



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA
DE MÉXICO

FACULTAD DE CIENCIAS

HETEROGENEIDAD FLORÍSTICA Y ESTRUCTURAL DE LA
VEGETACIÓN HERBÁCEA DE LOS HUMEDALES DEL
RÍO SAN PEDRO (BALANCÁN Y TENOSIQUE),
TABASCO, MÉXICO

T E S I S

QUE PARA OBTENER EL TÍTULO DE:

BIÓLOGA

P R E S E N T A:

DIANA CITLALLI JIMENO MARQUEZ



DIRECTOR DE TESIS:

DR. JORGE ARTURO MEAVE DEL CASTILLO

CIUDAD UNIVERSITARIA, CDMX, 2023



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.

AGRADECIMIENTOS ACADÉMICOS

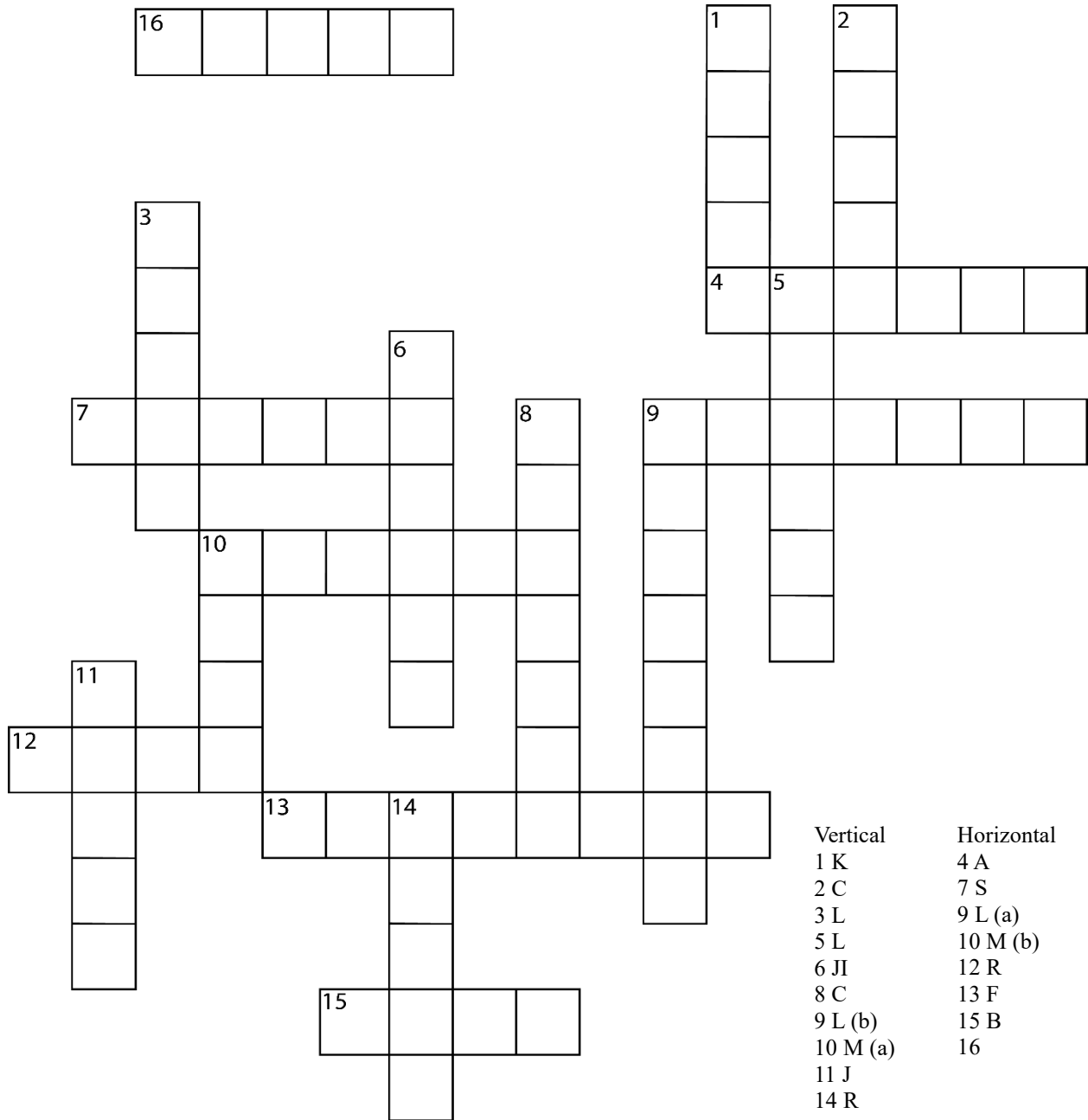
Este trabajo recibió financiamiento del Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACyT) a través del Proyecto FORDECyT 273646, “Cambio global y sustentabilidad en la cuenca del río Usumacinta y zona marina de influencia. Bases para la adaptación al cambio climático desde la ciencia y la gestión del territorio”.

Al Dr. Jorge Arturo Meave del Castillo por brindarme la oportunidad de trabajar en este proyecto y por su orientación a lo largo del desarrollo de esta tesis.

Agradezco al comité de sinodales compuesto por el Dr. Rubén Martínez Camilo, la Dra. Silvia Castillo Argüero, la M. en C. Rosa María Fonseca y el M. en C. Daniel Chávez Ramírez por su dedicación en la revisión y enriquecimiento de este trabajo.

A todas las personas que colaboraron en el Centro del Cambio Global y la Sustentabilidad en el Sureste, especialmente al equipo de vegetación. Su valiosa ayuda en la organización de la salida de campo y su apoyo durante todo el proceso posterior fueron fundamentales para la realización de este trabajo.

AGRADECIMIENTOS A TÍTULO PERSONAL



Agradezco a mis padres, **5 L** y **9 L (a)**, por el amor, el cuidado y el apoyo incondicional que me han brindado. A **3 L** quien ha estado siempre a mi lado compartiendo momentos especiales. A **9 L (b)** por su apoyo y ser una persona en la que puedo confiar. A **15 B** por su apoyo y palabras de aliento. Los quiero y les agradezco por acompañarme en este camino.

Agradezco a **11 J** pues a pesar de los momentos de tensión por los que pasamos le estoy verdaderamente agradecida ya que a través de su orientación adquirí lecciones invaluable que han dejado huella no solo en mi desarrollo académico, sino también en mi crecimiento personal.

A **7 S** por ir más allá de tu deber como profesora. Gracias por creer en mí y brindarme tu apoyo y guía en los momentos que más lo he necesitado.

A **12 R**, por su apoyo con la identificación taxonómica de las plantas colectadas en este trabajo. Muchas gracias por enseñarme tanto e introducirme en estudio de la taxonomía vegetal.

A **14 R**, por su valiosa ayuda durante el levantamiento de información en campo. Fue una experiencia enriquecedora en la que aprendí mucho. Si algún día vuelves a trabajar en humedales ribereños por favor ten cuidado al bajar de la lancha.

A **2 C** cuya influencia fue fundamental para llegar a este punto, pues su dedicación y pasión por la enseñanza de la biología me ayudo a redescubrir el camino que había olvidado.

A **1 K** a quien conocí cuando me pidió prestado un lápiz para realizar su examen extraordinario y a **8 C** con quien no tuve la mejor primera impresión pero que a pesar de ese inicio hoy esta plasmada aquí. Gracias por todos estos años compartiendo sus vidas conmigo, sin duda han sido las mejores amigas que este helecho ha podido tener.

A los amigos que hice durante este periodo de mi vida. **10 M** (a), la amiga que conozco desde la primera clase de la universidad. **4 A**, quien se acercó a mi para llegar al salón de física, aunque yo también estaba perdida. **13 F**, la persona más intensa que conocí, pero con quien logré congeniar y ser yo misma. **10 M** (b), con quien volvería a llevar nuestra divertida clase de los viernes de 6 a 9. Todos ustedes hicieron de esta etapa algo inolvidable.

A **6 J**, quien me cautivó con su sonrisa, pero del que me enamore a través de aquellas inagotables conversaciones. Espero con entusiasmo las muchas aventuras que nos aguarda el futuro.

Agradezco profundamente a todas aquellas personas que, si bien no han sido mencionadas individualmente, ejercen un impacto innegable en mi vida. Sus gestos amables, sus palabras de aliento y sus acciones desinteresadas son motivo de gratitud (**16**).

Contenido

Resumen	1
1. Introducción	3
1.1 <i>Presentación</i>	3
1.2 <i>Humedales: importancia y definición</i>	4
1.3 <i>Vegetación de los humedales</i>	6
1.4 <i>Comunidades herbáceas de los humedales</i>	7
1.5 <i>Características de la zona ribereña</i>	8
1.6 <i>Presentación del problema de investigación</i>	9
1.7 <i>Objetivo</i>	12
2. Región de estudio	13
2.1 <i>Cuenca del río Usumacinta</i>	13
2.2 <i>Río San Pedro Mártir</i>	14
2.2.1 <i>Vegetación</i>	15
3. Método	17
3.1 <i>Selección de los sitios de estudio</i>	17
3.2 <i>Muestreo de la vegetación</i>	17
3.3 <i>Estimación de la cobertura de las plantas</i>	19
3.4 <i>Análisis de datos</i>	21
3.4.1 <i>Composición florística</i>	21
3.4.2 <i>Diversidad</i>	21
3.4.3 <i>Estructura cuantitativa de la vegetación</i>	23
3.4.4 <i>Análisis de la heterogeneidad florística</i>	24
3.4.5 <i>Análisis del efecto de la distancia al cauce</i>	24
4. Resultados	26
4.1 <i>Composición florística</i>	26
4.2 <i>Diversidad de la comunidad completa de humedal herbáceo y de las comunidades locales</i>	28
4.3 <i>Estructura cuantitativa de la comunidad</i>	31
4.4 <i>Clasificación de los sitios y análisis de similitud</i>	34
4.4.1 <i>Análisis de clasificación de los sitios</i>	34
4.4.2 <i>Ordenación</i>	36
4.5 <i>Heterogeneidad interna de los humedales: efecto de la distancia al cauce del río</i>	40

5. Discusión	42
5.1 <i>Consideraciones generales sobre los atributos de la vegetación de los humedales herbáceos del río San Pedro</i>	42
5.2 <i>Heterogeneidad de la comunidad de humedal herbáceo a lo largo del río</i>	43
5.3 <i>Heterogeneidad interna de los humedales</i>	46
5.4 <i>Necesidades futuras de investigación</i>	46
5.5 <i>Implicaciones para el manejo y la conservación de las comunidades de humedal herbáceo</i>	47
5.6 <i>Conclusiones</i>	48
6. Referencias	49
Apéndice I	66
Apéndice II	69

Resumen

A pesar de la importancia ecológica de los humedales y de los servicios ecosistémicos que estos ofrecen, el conocimiento de muchos aspectos de su ecología es insuficiente. En particular, no se ha evaluado adecuadamente la heterogeneidad espacial de su composición florística y su estructura. El objetivo de esta investigación fue caracterizar la estructura florística (es decir, la composición de especies y sus abundancias relativas) y la estructura cuantitativa (en particular, la cobertura vegetal) de las comunidades herbáceas de los humedales asociados al río San Pedro Mártir (Tabasco, México), así como explorar los factores potencialmente responsables de la variación dentro y entre estas comunidades. Para ello, la vegetación se muestreó en 10 sitios ubicados en un tramo de ca. 40 km del río San Pedro Mártir, en los que se registró la riqueza de (morfo-) especies y se evaluó la cobertura vegetal por medio de fotografías digitales. Los datos se analizaron por medio de modelos lineales generalizados de efectos mixtos (GLMMs) y de métodos de estadística multivariada (NMDS, PERMANOVA y Clasificación con el Método de Ward), la diversidad se analizó por medio de los números de Hill. La riqueza total observada fue de 76 morfoespecies (67 de las cuales fueron identificadas hasta alguna categoría taxonómica). El descenso drástico en los valores de diversidad verdadera conforme aumenta el coeficiente q (menor peso a las especies raras) indica que se trata de comunidades hiperdominadas, donde la matriz comunitaria está conformada por muy pocas especies mientras que las especies restantes, aunque numerosas, permanecen ocultas en los intersticios entre las especies dominantes. Respecto a la estructura de la vegetación, los valores de importancia relativa más altos corresponden a dos especies de la familia Cyperaceae, siendo *Cladium jamaicense* la especie más frecuente y de mayor cobertura en estas comunidades a lo largo del río. El análisis de clasificación y la ordenación NMDS sugieren la existencia de tres grupos de sitios que representan sendas comunidades florísticamente diferentes.

Los GLMMs utilizados para analizar el efecto de la distancia desde el borde del cuerpo de agua sobre la riqueza de especies mostró una relación inversa, aunque débil, entre la riqueza de especies y la distancia al río. En el caso de la cobertura, entre los modelos seleccionados la distancia al cauce del río no explicó la variación de este atributo. Conforme aumente nuestra comprensión de la relación entre la vegetación de los humedales herbáceos y las características ambientales determinadas por el cuerpo de agua asociado será posible hacer mejores predicciones sobre cambios futuros en la vegetación causados por modificaciones en la dinámica fluvial de los ríos.

Palabras clave: humedales, comunidades herbáceas, estructura florística, estructura cuantitativa, heterogeneidad espacial, diversidad.

1. Introducción

1.1 Presentación

El estudio de los humedales ha adquirido gran relevancia debido a la importancia ecológica y económica que tienen estos ecosistemas (Clarkson *et al.*, 2013). Aunque es indudable el importante papel que juegan en el mantenimiento de la biodiversidad y la provisión de servicios ecosistémicos (Turner *et al.*, 2000), las presiones antropogénicas a las que se ven sometidos han ocasionado la pérdida de la mitad de su cobertura a nivel mundial (Zedler y Kercher, 2005). Esta situación hace que los humedales sean uno de los ecosistemas más amenazados en el planeta.

Uno de los componentes más característicos de los humedales es la vegetación que se desarrolla en ellos, ya que las plantas presentes en estos ecosistemas tienen adaptaciones muy particulares que les permiten sobrevivir en el medio acuático (Cronk y Fennessy, 2001). No obstante, pese a su importancia y su relevancia ecológica e incluso evolutiva, hay muy poca información sobre las características ecológicas de los humedales, quizá debido a su limitada accesibilidad (Vis *et al.*, 2003). En México, la mayor parte del conocimiento generado sobre los humedales es producto de estudios taxonómicos sobre su componente vegetal (Mora-Olivo *et al.*, 2013; López-Jiménez *et al.*, 2020). Además, debido a su importancia ecológica y económica, el estudio de los humedales se ha centrado principalmente en las zonas costeras (Olmsted, 1993), en las que se han llevado a cabo numerosos trabajos enfocados en manglares pero pocos dirigidos a ecosistemas herbáceos y arbóreos de agua dulce (Landgrave y Moreno-Casasola, 2012; Ochoa-Gaona *et al.* 2018; Chávez *et al.* 2020).

La cuenca del río Usumacinta es una de las regiones con mayor diversidad de especies y de ecosistemas de Mesoamérica (March y Castro, 2010; Meave *et al.* 2021). Actualmente, la tendencia de aumento y concentración de asentamientos humanos en las partes alta y media de la cuenca pone

en riesgo su estabilidad ecológica (March y Fernández, 2003). Esta situación motivó el desarrollo de proyectos encaminados a hacer una evaluación integral de esta región natural. Tal es el caso del proyecto FORDECyT titulado “Cambio global y sustentabilidad en la cuenca del río Usumacinta y zona marina de influencia, bases para la adaptación al cambio climático desde la ciencia y la gestión del territorio”, el cual fue liderado por el Centro del Cambio Global y la Sustentabilidad entre 2016 y 2019, y en el que participaron numerosas instituciones del centro y el sur de México. Dentro del componente “Diagnóstico Socioambiental” del proyecto, uno de los objetivos fue la caracterización de los tipos de vegetación presentes en la cuenca y la evaluación de su estado de conservación (Informe Final FORDECyT, 2019).

Es en este contexto en el que se desarrolló este estudio, cuya finalidad fue contribuir al conocimiento de las comunidades vegetales presentes en la cuenca, haciendo énfasis en las comunidades herbáceas presentes en los humedales que constituyen uno de los ecosistemas dominantes en la porción baja del río Usumacinta (Meave *et al.*, 2021).

1.2 Humedales: importancia y definición

Los humedales están considerados como uno de los ecosistemas más valiosos del mundo en términos ambientales y económicos (Clarkson *et al.*, 2013) debido al papel fundamental que juegan en los procesos ecológicos a gran escala (Keddy, 2010). Entre sus funciones clave están el mantenimiento de la biodiversidad, la mejora de la calidad del agua, la reducción de las inundaciones, el secuestro de carbono y la disponibilidad de recursos alimenticios (Greeson *et al.*, 1979; Betancur *et al.*, 2016). Se calcula que estos sistemas proporcionan el 39.6 % de los servicios ecosistémicos renovables globales anuales, a pesar de cubrir menos del 9 % de la superficie de la Tierra (Zedler y Kercher 2005).

Los humedales son ecosistemas propios de la zona de transición entre los ecosistemas terrestres y los acuáticos (Mitsch y Gosselink, 2002; Keddy, 2010). Debido a su posición intermedia entre dos ambientes tan contrastantes, los humedales presentan características compartidas (Dodds, 2002). La gran variedad de condiciones hidrológicas y de composición de especies, junto con la amplia distribución geográfica que cubren y la dificultad de trazar una línea bien definida entre los ambientes húmedos y secos, han obstaculizado proponer una definición única que delimite con exactitud a los humedales (Mitsch y Gosselink, 2002). Sin embargo, existen características que permiten diferenciar claramente a estos ecosistemas de otros con los que conviven cercanamente.

El factor ambiental determinante en los humedales es la inundación (Braddock y Berntsen, 2007). La consecuencia más importante de la saturación temporal o permanente del sustrato es la reducción permanente en los niveles de oxígeno (Cherry, 2011). Esta condición induce procesos anaeróbicos que transforman la geoquímica del suelo, formándose así suelos hidromórficos (Reddy y Delaune, 2008). La interacción entre el nivel del agua y las reacciones químicas del suelo crean un entorno único, donde solo ciertas plantas con diferentes adaptaciones morfológicas, tolerancias ecológicas particulares y ciertas historias de vida pueden tener un buen desarrollo (Cronk y Fennessy, 2001).

La gran variedad de hábitats que abarcan los humedales y la dificultad de delimitar con precisión un sitio de humedal ha propiciado la creación de numerosos sistemas de clasificación en todo el mundo, los cuales por lo general solo pueden aplicarse a los humedales para los cuales fueron creados (Finlayson y van der Valk, 1995; Scott y Jones, 1995). Aun así, uno de los esquemas de clasificación más ampliamente utilizados a nivel mundial es el propuesto por Cowardin *et al.* (1976). Este esquema reconoce cinco sistemas hidrológicos (Cuadro 1).

Cuadro 1. Clasificación de los humedales propuesta por Cowardin *et al.* (1979)

Categoría de humedal	Características de cada categoría
Humedales marinos	Ubicados en áreas a lo largo de las costas marinas en donde el agua es predominantemente salada y que están influenciados por el ciclo de mareas diarias, las corrientes oceánicas, las olas y las tormentas.
Humedales estuarinos	Humedales costeros caracterizados por una mezcla de agua dulce y salada, y que forman un área transicional dependiente del ciclo de mareas y del agua dulce proveniente de tierras altas.
Humedales lacustres	Sistemas ecológicos ubicados alrededor de lagos y embalses.
Humedales palustres	Esta categoría incluye zonas inundables someras de agua dulce, que puede presentar comunidades arbóreas, arbustivas, herbáceas e incluso no tener vegetación.
Humedales ribereños	Incluyen a todos los humedales asociados a las corrientes activas, llanuras aluviales, valles, laderas o terrazas de los ríos con antecedentes regulares de inundación.

1.3 Vegetación de los humedales

En términos generales, la vegetación típica de los humedales corresponde a una gran unidad denominada vegetación acuática y subacuática (Lot *et al.*, 2015) Ésta se ha definido como el conjunto de comunidades vegetales que se encuentran ligadas al medio acuático o a suelos que por lo general están saturados con agua (Huerta, 1978).

Las comunidades vegetales presentes en los humedales tienen un alto grado de heterogeneidad florística, estructural y de formas de crecimiento (Wheeler *et al.*, 2002). Esta variación está vinculada a diferentes condiciones ambientales, como la microtopografía, las características del sustrato, la química del agua, el contenido de nutrientes y, de manera muy importante, el nivel y

tiempo de inundación (Flores-Verdugo *et al.* 2007; van der Valk, 2012). La descripción del componente vegetal de los humedales parte de la distinción de dos grandes unidades: las comunidades arbóreas y las comunidades herbáceas (Moreno-Casasola y López, 2009).

1.4 Comunidades herbáceas de los humedales

Las comunidades vegetales suelen describirse a partir de sus caracteres fisonómicos en particular por el predominio de diferentes formas de crecimiento (*e.g.*, árboles, arbustos o hierbas; van der Maarel, 2005). Por ello, aunque de forma natural se pueden encontrar elementos leñosos y herbáceos entremezclados formando parte de una comunidad, la dominancia de una forma de crecimiento sobre otra permite nombrar y diferenciar a la comunidad (Lot *et al.*, 2015).

Las comunidades herbáceas de los humedales están dominadas (más del 75 %) por plantas hidrófilas (Bryce, 2014) y la descripción y clasificación de estas comunidades se han hecho a partir de las diferentes formas de crecimiento propuestas para las plantas acuáticas (Lot *et al.*, 2015). Estas formas de crecimiento se delimitan en función de la profundidad del agua en la que crecen las especies, dependiendo además de si están enraizadas o en flotación libre (Cronk y Fennessy, 2001; van der Valk, 2012). El sistema de clasificación más utilizado para las plantas de los humedales es el propuesto por Sculthorpe (1967), quien agrupó a las plantas en cinco categorías: (1) hidrófitas enraizadas emergentes, (2) hidrófitas enraizadas de hojas flotantes, (3) hidrófitas enraizadas sumergidas, (4) hidrófitas libremente flotadoras, y (5) hidrófitas libremente sumergidas. Posteriormente se propusieron dos formas de crecimiento adicionales: epífitas y anfibias (Thomaz. *et al.*, 2008).

La distribución espacial de las formas de crecimiento está determinada por la profundidad del agua (Spence, 1982). Las especies emergentes dominan en áreas poco profundas mientras que las

sumergidas colonizan principalmente sitios más profundos; además, las especies flotantes se concentran en una zona intermedia entre los dos extremos de profundidad (Thomaz. *et al.*, 2008).

La mayoría de las plantas herbáceas presentes en los humedales son perennes con crecimiento clonal (van Groenendael *et al.*, 1996). Debido a que el hábitat acuático ejerce fuertes presiones sobre la supervivencia de las plantas (Thomaz *et al.*, 2008), la reproducción vegetativa ha dominado sobre la reproducción sexual (Grace, 1993), lo que permite que las plantas se establezcan y propaguen en entornos muy variables (van der Valk, 2012). Uno de los efectos de la expansión clonal es la dominancia de este tipo de especies en los humedales, ya que la dispersión dentro del humedal es predominantemente a través de mecanismos asexuales (van der Valk, 2012). Por esta razón, cualquier modificación en el crecimiento clonal de las especies de un año a otro puede dar como resultado cambios en las especies dominantes (van der Valk, 1998).

La forma de crecimiento predominante entre las plantas acuáticas herbáceas es la hidrófita enraizada emergente (Lot *et al.*, 2013). Esta forma de crecimiento puede expandirse clonalmente, formando rodales o manchones densos que cubren áreas continuas grandes en comparación con otras agrupaciones (Lot *et al.*, 2015), permitiendo que otras especies con diferentes formas de crecimiento se establezcan y crezcan únicamente entre sus intersticios (Boutin y Keddy, 1993).

1.5 Características de la zona ribereña

Las zonas ribereñas son una fracción sustancial del área total de los humedales en todo el mundo (Hamilton, 2009). Estas zonas representan hábitats dinámicos y de paisaje complejo (Naiman *et al.*, 1993) que poseen diferentes características dependiendo de su localización en la red hidrológica; por ejemplo, varían desde áreas pequeñas incrustadas en el bosque, localizadas en las cabeceras de los ríos, hasta llanuras de inundación muy amplias en las que se establecen diversas

comunidades vegetales adaptadas a periodos estacionales de inundación (Malanson, 1993; Naiman y Décamps, 1997).

Los cambios constantes en los procesos hidrológicos y geomorfológicos de las riberas hacen que sus características ecológicas sean muy variables, tanto en el espacio como en el tiempo (Hamilton, 2009). En consecuencia, las comunidades vegetales propias de estos ambientes presentan un alto grado de variabilidad estructural y de composición de especies (Gregory *et al.*, 1991). Esta variación no sólo se observa a lo largo del río, se da también de forma perpendicular desde su cauce hacia tierra firme (Meli *et al.*, 2015), ya que las plantas se presentan a lo largo de un gradiente de profundidad, en función de su tolerancia a inundaciones y suelos anaeróbicos, pero también en respuesta a interacciones con otras especies (Thomaz *et al.*, 2008; Cherry, 2011). Otros factores que influyen en la distribución de las plantas son la cantidad de nutrientes, la exposición a la luz y la geomorfología, en particular las diferencias en la elevación del terreno (Meli *et al.*, 2015; Chávez *et al.*, 2020; Solórzano *et al.*, 2020).

1.6 Presentación del problema de investigación

A pesar de la gran importancia ecológica y de los servicios ecosistémicos que brindan los humedales, éstos están sometidos a fuertes presiones (Turner *et al.*, 2000) asociadas a numerosas actividades humanas como la agricultura y la ganadería, la industria, la expansión urbana y el turismo, que han causado el drenado y el relleno sistemático de los humedales (Clarkson *et al.*, 2013). Esta situación está causando la pérdida acelerada de estos ecosistemas (Mitsch y Gosselink, 2002). El conocimiento generado que permite entender y estudiar a los humedales ha sido desequilibrado, ya que, aunque más del 50 % de ellos se distribuye en las regiones tropicales y subtropicales del planeta (Cronk y Fennessy, 2001), la investigación sobre estos ecosistemas se ha

centrado principalmente en las regiones templadas de América del Norte y de Europa (Barba-Macías *et al.*, 2006).

En México, el 71 % de la extensión de humedales del país se localiza en los estados de Campeche (17 %), Quintana Roo (12 %), Tabasco (9 %), Chihuahua (7 %), Sinaloa (6 %), Baja California Sur (5 %), Veracruz (5 %), Tamaulipas (5 %), y Sonora (5 %) (DUMAC, 2020), siendo los humedales costeros los de mayor distribución en el país (Olmsted, 1993). Se calcula que en el país se han perdido 69 684 km² de humedales, lo que equivale al 61 % de la superficie original de humedales en todo el territorio nacional (Landgrave y Moreno-Casasola, 2012).

El estudio de los humedales mexicanos y de su vegetación se ha llevado a cabo principalmente en las zonas costeras del país (Moreno-Casasola *et al.*, 2010; Landgrave y Moreno-Casasola, 2012), siendo los manglares los más estudiados (Thom, 1967; Flores-Verdugo *et al.*, 1992; López-Portillo y Ezcurra, 2002; Téllez-García y Valdez-Hernández, 2012; López-Medellín y Ezcurra, 2012; Rodríguez-Zúñiga *et al.*, 2013; Chávez *et al.*, 2020). Sin embargo, los manglares no son el único tipo de vegetación presente en los humedales, ni las zonas costeras son las únicas regiones con presencia de estos ecosistemas (Chávez *et al.*, 2020). En lo que respecta al estudio de otros tipos de comunidades vegetales presentes en los humedales mexicanos, la Planicie Costera del Golfo de México ha sido la región más estudiada respecto a las comunidades herbáceas de humedal (Orozco-Segovia y Lot, 1976; Gutiérrez y Zolá, 1987; Lot, 1991; Ocaña y Lot, 1996; Lot, 2004; Novelo, 2006; Peralta-Peláez y Moreno-Casasola, 2009; Moreno-Casasola *et al.*, 2010; Lot y Olvera, 2011; López-Jiménez *et al.* 2020). Asimismo, se han llevado a cabo estudios en las regiones de la Península de Yucatán, en la Planicie Costera del Pacífico, en el Altiplano Central de México y en los estados de Michoacán, México, Durango y Nuevo León (Lot y Novelo, 1988; Diego-Pérez *et al.*, 1993; Fonseca y Lozada, 1993; Bonilla-Barbosa y Novelo, 1995; Rojas y Novelo, 1995; Rico-

Gray y Palacios-Ríos, 1996; Velazco-Macías, 2008; Heynes-Silerio *et al.* 2017; Lobato-de Magalhaes y Martínez, 2018). A pesar de los numerosos esfuerzos realizados para conocer a las comunidades vegetales presentes en los humedales, es notable que la mayoría de los estudios han sido trabajos taxonómicos y listados florísticos, siendo pocos los que abordan aspectos ecológicos, al menos para el caso de las comunidades herbáceas.

La cuenca del río Usumacinta es una de las regiones de mayor desarrollo hidrológico de Mesoamérica (March y Castro, 2010). Los grandes aportes de agua provenientes de la cuenca alta en el estado de Chiapas y en Guatemala crean las condiciones necesarias para el desarrollo de grandes áreas de humedal en su porción más baja (Rodríguez, 2014; Meave *et al.*, 2021). A pesar de que los humedales cubren una tercera parte de la cuenca baja, el conocimiento que se tiene sobre estos ecosistemas es escaso y la mayoría de la información ha sido producida para la Reserva de la Biosfera Pantanos de Centla (Guerra y Ochoa, 2005; Macossay-Cortez *et al.*, 2011, Córdova-Avalos y Alcántara-Carbajal, 2019; Jesús-García *et al.*, 2019; López-Jiménez, 2020), mientras que para otras regiones la información es poca o nula.

Uno de los afluentes más importantes del río Usumacinta es el río San Pedro Mártir (Toledo, 2003). A pesar de su importancia, el conocimiento que se tiene acerca de la vegetación asociada a este río es insuficiente y la información generada proviene en su mayoría de trabajos realizados en su porción mexicana. Los estudios de la región del río San Pedro Mártir incluyen un análisis de las unidades geomorfológico-ambientales de las tierras bajas del río Usumacinta (Solis-Castillo *et al.*, 2014), así como estudios sobre peces y macroinvertebrados bentónicos de la región (Estrada, 2008; Estrada, 2011; Castillo-Domínguez *et al.*, 2011). De hecho, mucho del conocimiento disponible sobre la vegetación de la región es producto de estudios realizados en la reserva ecológica Cascadas de Reforma (Palomeque *et al.*, 2011; Castillo-Acosta *et al.*, 2019) y de los enfocados a describir la vegetación del estado de Tabasco (Cámara-Cabrales *et al.*, 2019; Hernández-Trejo *et al.* 2019), en

los que se reporta la presencia de acahuales sobre las riberas del río San Pedro Mártir, formados a partir de la implementación del plan Balancán-Tenosique (Camara-Cabrales *et al.*, 2019). Asimismo, se han realizado estudios que reportan la presencia de individuos de *Rhizophora mangle* establecidos sobre las riberas del río a más de 200 km de la costa (Martínez-Camilo *et al.*, 2020; Aburto-Oropeza *et al.*, 2021; Meave *et al.*, 2021).

1.7 Objetivo

El objetivo de esta investigación fue caracterizar la estructura florística (es decir, la composición de especies y sus abundancias relativas) y la estructura cuantitativa (en particular la cobertura vegetal) de las comunidades herbáceas de los humedales asociados al río San Pedro Mártir (Tabasco), así como la variación espacial a lo largo del río y en cada sitio.

2. Región de estudio

2.1 Cuenca del río Usumacinta

La cuenca del río Usumacinta es una de las seis cuencas fronterizas del sur de México (García-García y Kauffer-Michel, 2011). Abarca un área de 73,192 km², de los cuales 58.08 % corresponden a Guatemala, 41.91 % a México y sólo 0.01 % a Belice (Soares y García, 2017). Esta cuenca trinacional es una de las más importantes no solo de México sino de toda América del Norte (González- Villela y Montero- Martínez, 2017); esto se debe a su impresionante red hidrológica, la cual resulta de su ubicación en una de las regiones con los niveles de precipitación más altos de toda Mesoamérica (March y Castro, 2010). La cuenca se conforma principalmente por los tributarios La Pasión, Lacantún, Chixoy, Salinas y San Pedro Mártir, los cuales se unen al cauce principal, el río Usumacinta, en algún punto de su trayecto (Meave *et al.* 2021), cuyo caudal promedio anual es de 3,727 m³/s de agua, que lo convierte en la segunda corriente más importante del Golfo de México y la séptima en el ámbito mundial (Kolb y Galicia, 2012).

En función del papel hidrológico que desempeña, la cuenca del Usumacinta puede dividirse en tres secciones con características muy diferentes en términos ambientales y de su vegetación; estas secciones se conocen como cuenca alta (30 %), cuenca media (48.5 %) y cuenca baja (21.5 %) (Garrido *et al.*, 2010; Saavedra *et al.*, 2015; Meave *et al.*, 2021). La mayor parte de las cuencas alta y media se encuentra en Guatemala, mientras que la cuenca baja es casi exclusivamente mexicana (81.31 %). En esta última sección de la cuenca se desarrolla un sistema grande y complejo de canales y humedales (Rodríguez, 2014; Saavedra *et al.*, 2015), del cual forman parte las comunidades de humedal investigadas en este estudio.

2.2 Río San Pedro Mártir

El río San Pedro Mártir, denominado de aquí en adelante solo como San Pedro, es un río compartido entre México y Guatemala, que se origina en el departamento de Petén, en el norte de Guatemala, y desemboca en el río Usumacinta, en el estado de Tabasco (Castillo-Domínguez *et al.*, 2011). Este río tiene una longitud de 728.85 km y forma parte de la red hidrológica de la cuenca del río Usumacinta, siendo uno de los ríos secundarios más importantes y caudalosos de ese sistema hidrológico (Toledo, 2003; Saavedra *et al.*, 2019). La subcuenca del río San Pedro se localiza en el margen sur de la plataforma de roca caliza de la Península de Yucatán, y su cauce fluye en el límite entre dos formaciones geológicas diferentes, la Plataforma de Yucatán y la Sierra de Chiapas (Islas *et al.*, 2006; Bauer-Gottwein *et al.*, 2011). Esta composición rocosa le confiere su característica física de coloración azul turquesa (West *et al.*, 1985). El clima de la región es cálido húmedo con abundantes lluvias en verano y con una temperatura promedio anual que oscila entre los 26 y 28 °C y una precipitación total anual que varía entre 1,500 y 2,500 mm (Arriaga-Cabrera *et al.*, 2000).

A lo largo de su recorrido por Guatemala, el río San Pedro fluye en dirección oeste, pero justo en el punto donde entra a territorio mexicano por el municipio de Tenosique, en el sureste de Tabasco, cambia de dirección y continúa fluyendo hacia el norte hasta el poblado de San Pedro en el municipio de Balancán (Aburto-Oropeza *et al.*, 2021). A partir de ese punto retoma nuevamente la dirección oeste, conservándola hasta su desembocadura en el río Usumacinta (Castillo-Domínguez *et al.*, 2011). En su recorrido por México, el ancho del cauce del San Pedro tiene un valor promedio de 145 m, y sus llanuras de inundación corresponden a ambientes fluviales de corriente alóctona, pues los sedimentos que las componen provienen de otras regiones (Estrada, 2011; Solís-Castillo *et al.*, 2014). Aunque Castillo-Acosta *et al.* (2019) reportan que su patrón de drenaje es recto durante la mayor parte de su trayecto, observaciones de campo indican que el

patrón a drenaje anastomosado está presente en muchos tramos de su recorrido, sobre todo cerca de su desembocadura, en la reserva de ecológica Cascadas de Reforma. Este patrón de drenaje es típico de un río de gran caudal que fluye a través de un terreno muy plano y bajo, situación que le permite migrar lateralmente de manera muy activa, dando lugar a una geomorfología fluvial compleja, caracterizada por la presencia de meandros pronunciados, numerosos canales laterales de distintas anchuras, cambios notables de anchura en el cauce y presencia de segmentos cercenados del cauce conocidos como lagos de herradura (*oxbow lakes*) (Christopherson y Byrne, 2006; Charlton, 2008).

2.2.1 Vegetación

Sobre las riberas se establecen diferentes comunidades vegetales adaptadas a la planicie fluvial carbonatada del río San Pedro (Castillo-Acosta *et al.*, 2019). En estos ambientes se ha reportado la presencia de los siguientes tipos de vegetación: selva mediana perennifolia de pukté, selva baja perennifolia de tinto, matorral bajo, pastizales naturales y cultivados, vegetación acuática, además de vegetación secundaria compuesta por acahuals altos y medianos (Estrada, 2011; Camara-Cabrales *et al.*, 2019; Castillo-Acosta *et al.*, 2019; Meave *et al.*, 2021). Uno de los distintivos de la vegetación asociada al río es la presencia de *Rhizophora mangle* a más de 200 km, en línea recta, de la costa (Martínez-Camilo *et al.*, 2020; Aburto-Oropeza *et al.*, 2021). Los individuos de esta especie pueden estar asociados a la selva mediana de pukté o presentarse de forma solitaria sobre las márgenes del río (Hernández-Trejo *et al.*, 2019).

La vegetación acuática forma parte de los humedales asociados al cauce del río. Estrada (2011) reporta que los humedales cubren un área de 10,271.35 ha a lo largo del recorrido del río San Pedro en México y que llegan a tener valores máximos de 1,031 m de ancho y 2,468 m de largo.

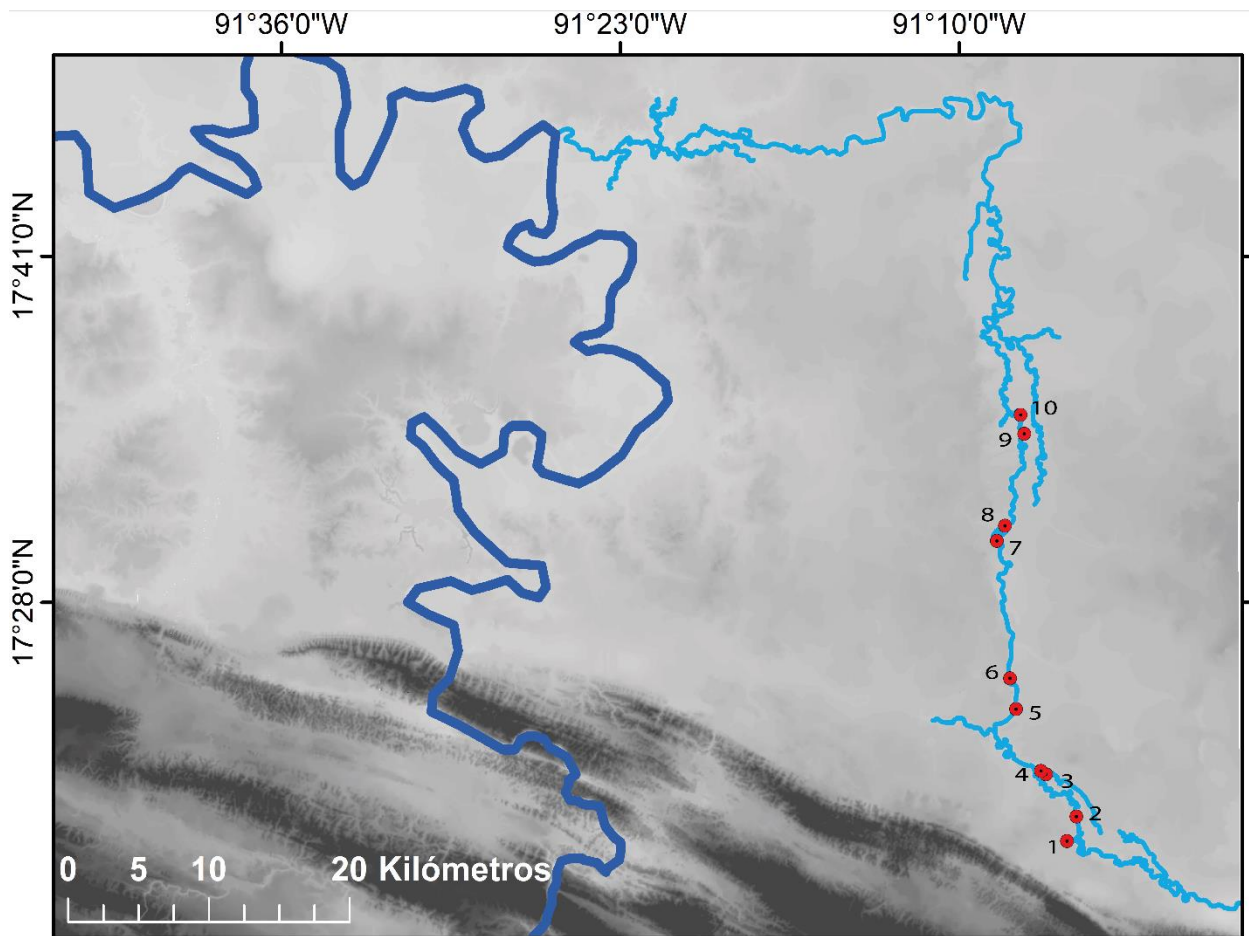
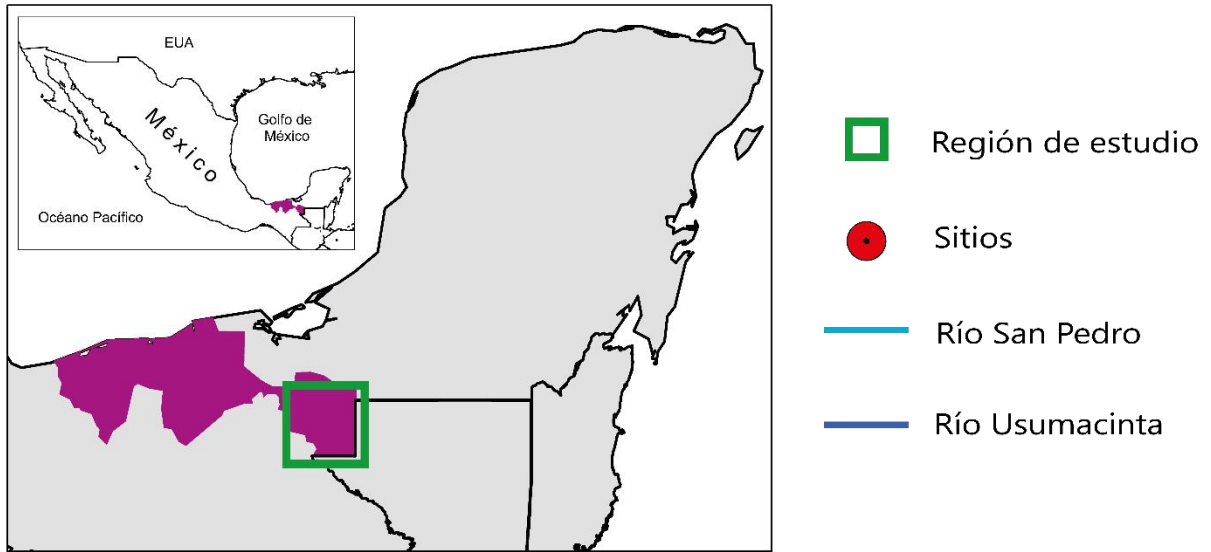


Figura 2.1. Ubicación de la región de estudio. Del lado izquierdo se muestra el río Usumacinta y del lado derechos el río San Pedro Mártir y los 10 sitios muestreados.

3. Método

3.1 Selección de los sitios de estudio

En mayo de 2017 se realizó una salida de prospección a la región de estudio, durante la cual se recorrieron en lancha aproximadamente 12 km del canal principal del río San Pedro y uno de los canales secundarios. Se hicieron anotaciones sobre aspectos de la vegetación como su altura y la densidad de las plantas, y se registraron posibles sitios de estudio. La selección final de los sitios se hizo en campo aplicando el criterio de que los sitios no tuvieran indicios de perturbación, es decir, que no estuvieran quemados o que no hubiera presencia de ganado. Este procedimiento permitió elegir 10 sitios de muestreo a lo largo del río. Los sitios más lejanos entre sí estuvieron separados por una distancia de aproximadamente 40 km.

3.2 Muestreo de la vegetación

El trabajo de campo se llevó a cabo en mayo de 2018, al final de la temporada seca, y el inicio de la temporada de lluvias. Estas fechas consideraron la temporalidad de las lluvias a fin de maximizar el acceso a los sitios de estudio, evitando el periodo de niveles máximos de agua.

La unidad de muestreo de la vegetación fue un área de 48 m², distribuida en 12 cuadros de 2×2 m (4 m²). Con excepción del sitio 7 en donde el área de muestreo fue de solo la mitad, pues solo se muestrearon 6 cuadros. Este tamaño de cuadro se basó en la recomendación de Kent (2012) para vegetación herbácea conformada por plantas de tallas medianas. En cada sitio los cuadros se colocaron a intervalos de 5 m a lo largo de dos líneas paralelas y perpendiculares al cauce del río. Cada línea tenía una longitud de 37 m y aunque la distancia entre las líneas fue variable en todos los sitios, se intentó que no fuera menor que 30 m para maximizar la variabilidad de la vegetación (Figura 3.1).

En cada cuadro se registraron las morfoespecies presentes y se tomaron entre cinco y ocho fotografías con una cámara *Evorok Adventure III* de 20 megapíxeles. Las fotografías se tomaron en el centro del cuadro desde la parte superior. Para ello, la cámara se colocó en un soporte adosado a una estructura en forma de L construida con tubos de PVC, la cual permitió mantener la cámara sobre la vegetación a una altura aproximada de 3 m (Figura 3.2).

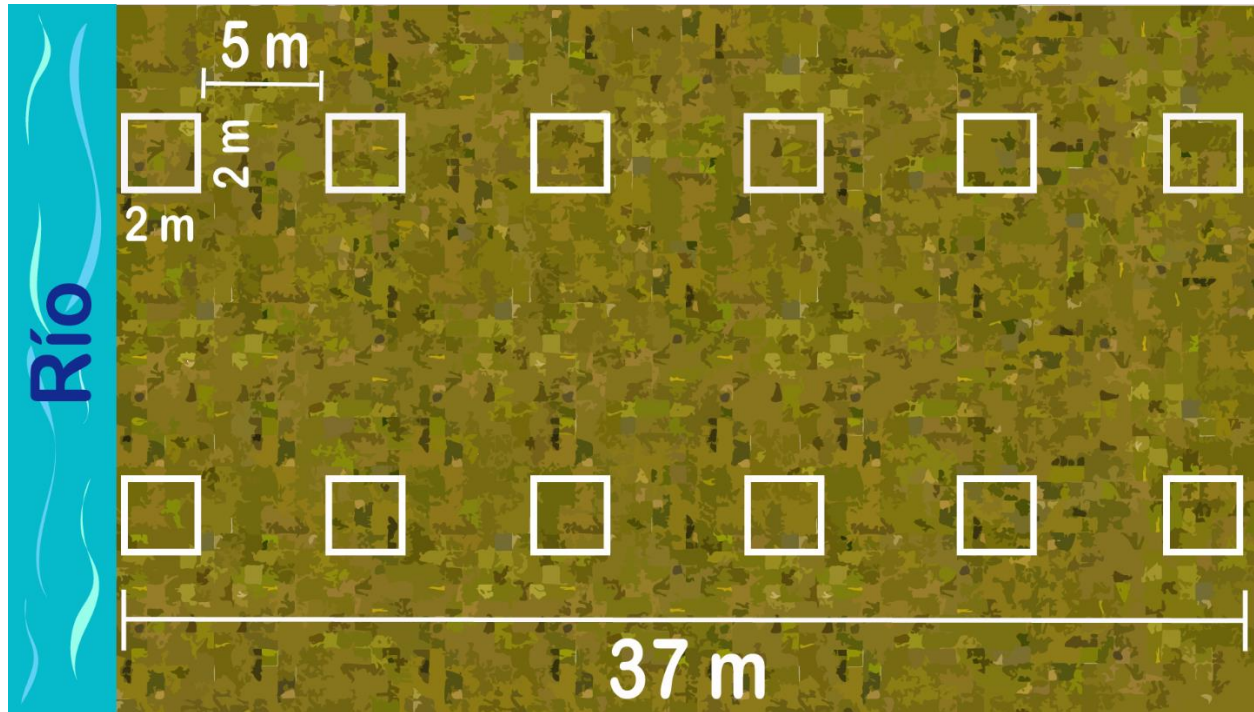


Figura 3.1 Esquema del diseño de la unidad de muestreo de la vegetación de humedal herbáceo en las riberas del río San Pedro, Tabasco.

La toma de fotografías permitió agilizar el trabajo de campo, ya que con ellas se registró la cobertura total y la cobertura por especie de cada cuadro. El uso de fotografías para evaluar la cobertura de las plantas en el campo se puso a prueba en noviembre de 2017 con un muestreo piloto realizado en un humedal herbáceo de Pantanos de Centla. De manera complementaria, la cobertura de algunas especies se estimó y registró en campo, pues se consideró que no serían captadas por las fotografías, ya fuera porque se encontraban debajo de otras plantas o por tener tamaños muy pequeños.

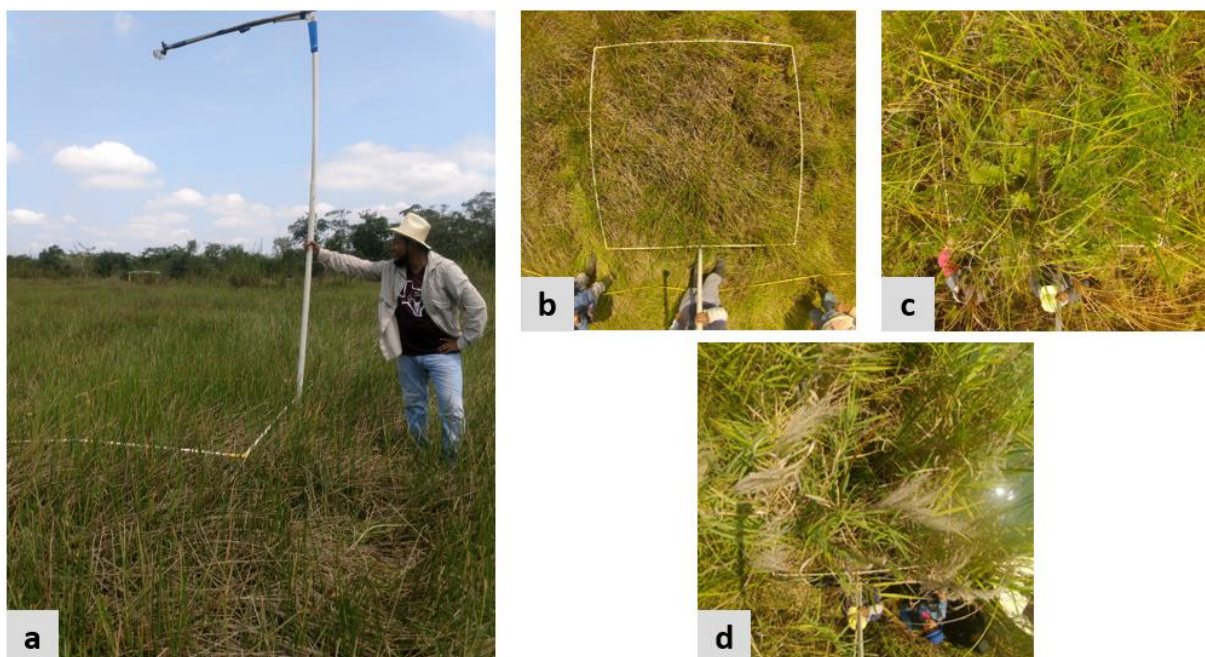


Figura 3.2 Estructura utilizada para la toma de fotografías (a). Fotografías de los cuadros tomadas en los sitios 4 (b), 1(c) y 6 (d).

Además de registrar las morfoespecies observadas, se recolectaron muestras de las plantas la primera vez que aparecieron; en algunos casos, se repitió la colecta de algunas morfoespecies debido a que se encontraron ejemplares que sí presentaron estructuras reproductoras (flores o frutos), las cuales facilitarían su identificación.

3.3 Estimación de la cobertura de las plantas

El primer paso para la estimación de la cobertura de las especies presentes en los cuadros consistió en un proceso de corrección de las fotos con el programa Adobe Photoshop CC 2018, a fin de reducir la distorsión esférica producida por la lente gran angular de la cámara. Una vez hecha la corrección, se procedió a estimar la cobertura de cada morfoespecie presente en los cuadros. Para ello, las fotos de los cuadros se dividieron varias veces, en cuatro secciones iguales (Figura 3.3). El objetivo de esta división fue facilitar el uso de la modificación a la escala de nueve valores ordinales (*Ordinal*

Transfer Value u *OTV*) propuesta por van der Maarel (1979), que utiliza el promedio de los extremos de cada intervalo de cobertura (Cuadro 3.1).

Cuadro 3.1 Intervalos de porcentajes de cobertura correspondiente a cada valor de la escala de van der Maarel. En la tercera columna se presenta la modificación hecha en este estudio, la cual consistió en el cálculo del promedio entre los valores extremos de cada intervalo de cobertura. *c*, cobertura.

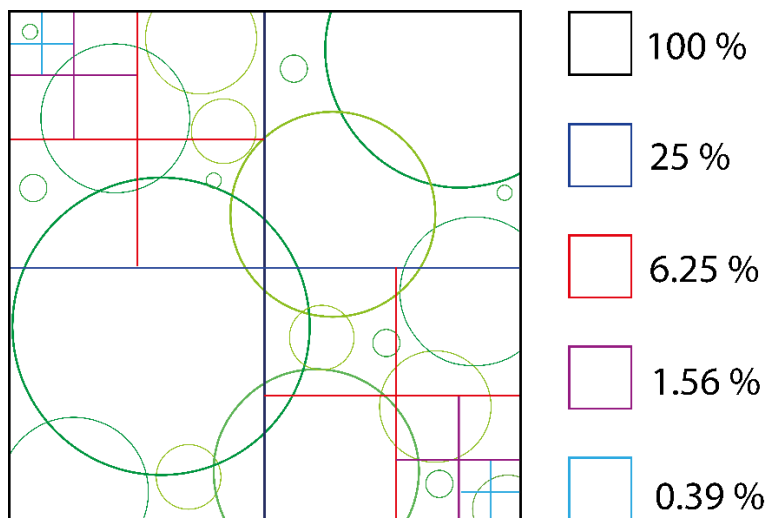
Valor de la escala (OTV)	Intervalo interpretado de cobertura (%)	Cobertura promedio %
1	$0 < c \leq 0.5$	0.25
2	$0.5 < c \leq 1.5$	1
3	$1.5 < c \leq 3$	2.25
4	$3 < c \leq 5$	4
5	$5 < c \leq 12.5$	8.75
6	$12.5 < c \leq 25$	18.75
7	$25 < c \leq 50$	37.5
8	$50 < c \leq 75$	62.5
9	$c > 75$	87.5

Las coberturas porcentuales de cada planta así estimadas fueron transformadas a coberturas expresadas en área (m²) por medio de la siguiente fórmula:

$$A = \frac{\text{Cobertura \%} \times \text{Área del cuadro}}{100 \%}$$

donde el área del cuadro = 4 m².

Figura 3.3 Esquema de la división de las fotografías para la estimación de coberturas. Cada sección equivale a un porcentaje de cobertura.



3.4 Análisis de datos

3.4.1 Composición florística

La identificación de las morfoespecies registradas en campo se llevó a cabo con el material recolectado. Éste fue determinado a nivel de familia, género y, en algunos casos, especie. Para este fin se utilizaron claves taxonómicas (Standley y Steyermark, 1946; Davidse *et al.*, 1994; Davidse *et al.*, 1995; Stevens *et al.*, 2001; Lot *et al.*, 2013) y además se consultó a especialistas en diferentes familias. El material no determinado corresponde a muestras que no presentaron las estructuras necesarias (principalmente estructuras reproductivas) para asignarles una identidad taxonómica con certeza. Sin embargo, este material fue examinado cuidadosamente para evitar tener especies no identificadas repetidas en el conjunto y con claves diferentes, lo que resultaría en una sobreestimación de la diversidad.

3.4.2 Diversidad

La diversidad de las comunidades de estudio fue evaluada con base en el concepto de número efectivo de especies utilizando números de Hill (1973) de tres órdenes de diversidad: diversidad de orden 0 (0D), diversidad de orden 1 (1D), y diversidad de orden 2 (2D) (Jost, 2006). El componente

0D ignora las frecuencias o abundancias de las especies y solo toma en cuenta el número total de ellas (S), de modo que representa la riqueza o el número total de especies en la comunidad; 1D da un peso mayor a las especies comunes y se calcula mediante el exponencial del índice de diversidad de Shannon (se interpreta como el número de especies comunes); y 2D da un peso mucho mayor a las abundancias de las especies, de modo que favorece a las especies dominantes, y se calcula como el inverso al índice de Simpson.

$${}^1D = \exp(H) = \exp \left[- \left(\sum_{i=1}^s \left(\frac{COB_i}{COB_{tot}} \right) \ln \left(\frac{COB_i}{COB_{tot}} \right) \right) \right]$$

$${}^2D = \frac{1}{\sum \frac{(COB_i)(COB_i - 1)}{(COB_{tot})(COB_{tot} - 1)}}$$

donde COB_i = cobertura de la i_{ava} especie y COB_{tot} = cobertura total de todas las especies.

Se utilizaron las ecuaciones sugeridas por Chao *et al.* (2014) para reportar los valores de diversidad de orden 1 y 2, con las adaptaciones propuestas por López- Olmedo (2001) a los índices de Shannon y Simpson para su uso en comunidades en las que el crecimiento predominantemente clonal no permite la diferenciación de individuos, por lo que sus abundancias se estiman por medio de las coberturas y no de sus densidades.

Con los datos de la diversidad de orden 0 (0D) se construyeron curvas de rarefacción para las comunidades de humedal herbáceo de todo el río en general y para las comunidades locales de cada sitio por separado. Para ello, se utilizó el paquete de R iNext (Hsieh *et al.* 2016). En el caso del Sitio 7, en el que solo se muestreó la mitad de los cuadros, se construyó una curva de extrapolación para estimar el número de especies en un área igual a la muestreada en los otros sitios.

3.4.3 Estructura cuantitativa de la vegetación

La descripción de la estructura cuantitativa de la comunidad de humedal herbáceo se basó en la cobertura de las plantas. Para ello, se calcularon las coberturas individuales (*i.e.*, de cada planta presente en los cuadros). Posteriormente, se sumaron las coberturas individuales para calcular la cobertura total de cada especie por sitio, y finalmente se obtuvo la cobertura total de cada sitio por medio de la suma de la cobertura de todas las especies. A continuación, se calculó la cobertura relativa de cada especie (COB_{rel}) con la siguiente fórmula:

$$COB_{rel} = \frac{COB_{esp}}{COB_{tot}} \times 100$$

donde COB_{esp} = cobertura de la especie y COB_{tot} = cobertura total del sitio

Para evaluar la contribución de las especies a la estructura comunitaria, además de la cobertura de cada especie, se calculó su frecuencia por sitio, utilizando la siguiente fórmula:

$$F = \frac{\text{número de cuadros en los que aparece la especie}}{\text{número total de cuadros}} \times 100$$

Para obtener los valores relativos de estas frecuencias, primero se calculó la suma de las frecuencias de las especies presentes en el sitio y después la frecuencia relativa (Fr) se obtuvo con la siguiente ecuación:

$$Fr = \frac{f_{sp}}{f_m} \times 100$$

donde f_{sp} = frecuencia de la especie y f_m = suma de las frecuencias de las especies.

Finalmente, los valores relativos de cobertura y frecuencia de cada especie fueron sumados para obtener el valor de importancia relativa (VIR) de las especies por sitio:

$$VIR = Fr + CR$$

3.4.4 Análisis de la heterogeneidad florística

Para visualizar las relaciones florísticas entre los sitios de humedal herbáceo muestreado a lo largo del río San Pedro se utilizó un Escalamiento Multidimensional No Métrico (*Non-metric Multidimensional Scaling* o NMDS), el cual consiste en una ordenación no paramétrica basada en los rangos de las distancias (disimilitud florística) entre los sitios (se utilizó este método debido a que las relaciones entre especies suelen ser no lineales). Para detectar diferencias significativas entre la composición de especies entre los sitios se usó un Análisis de Varianza Multivariado Permutacional (*Permutational Multivariate Analysis of Variance* o PERMANOVA). Las especies que más contribuyeron a la disimilitud observada entre sitios fueron identificadas con el procedimiento de desglose de porcentaje de similitud (*Similarity Percentages* o SIMPER).

Además de la ordenación NMDS, los sitios se sometieron a un proceso de clasificación mediante el método de Ward, con distancias euclidianas como distancias de unión y utilizando tanto los datos de presencia-ausencia de las especies como los valores de importancia relativa (es decir, se hicieron dos clasificaciones).

3.4.5 Análisis del efecto de la distancia al cauce

Para evaluar el efecto de la distancia al cauce del río sobre los atributos de las comunidades de humedal herbáceo de las zonas ribereñas se ajustaron modelos lineales de efectos mixtos y modelos lineales generalizados de efectos mixtos. Se usaron dos tipos de modelos debido a que la familia de distribución del error cambia en función de la variable de respuesta (Gaussiana para la cobertura, que es una variable continua, y Poisson para la riqueza, que es una variable de conteo), y los modelos lineales generalizados permiten el análisis de datos con distribución diferente a la Gaussiana. Los cinco modelos que se construyeron incluyeron un modelo nulo (*i.e.*, sin efecto de la distancia al río) y cuatro modelos donde sí existe este efecto (Cuadro 3.2); en estos últimos la

variable explicativa (distancia al río) se usó tal cual (como se midió en el campo), o elevada al cuadrado, al cubo, o transformada a logaritmo natural, debido a la posibilidad de que la relación no fuera lineal. Los modelos ajustados se compararon mediante el Criterio de Información de Akaike (AIC), considerando como indistinguibles entre sí (igualmente apoyados) a aquellos con $\Delta AIC \leq 2$ (Burnham y Anderson 2002). Dado que varios de los modelos analizados tanto para la riqueza de especies como para la cobertura vegetal fueron estadísticamente indistinguibles, se construyó un modelo promedio para cada variable de respuesta. Los modelos fueron ajustados usando las funciones *lmer* (cobertura) y *glmer* (riqueza) del paquete lme4 (Bates *et al.*, 2015) de R (R Core Team, 2020).

Cuadro 3.2 Modelos utilizados para evaluar el efecto de la distancia al cauce del río sobre dos atributos comunitarios de la comunidad de humedal herbáceo. V_r , la variable de respuesta (riqueza de especies o cobertura); $D.río$, distancia al río (variable explicativa); (1 | sitio), factor aleatorio. El primer modelo representa el modelo nulo, el cual supone que la variable de respuesta no está explicada por la distancia al cauce del río.

	Modelo
1	$V_r \sim 1 + (1 sitio)$
2	$V_r \sim D. río + (1 sitio)$
3	$V_r \sim D. río^2 + (1 sitio)$
4	$V_r \sim D. río^3 + (1 sitio)$
5	$V_r \sim \log D. río + (1 sitio)$

4. Resultados

4.1 Composición florística

En los 10 sitios de muestreo de los humedales herbáceos del río San Pedro se registraron en total 76 morfoespecies, de las cuales 45 (58.4 %) fueron determinadas a nivel de especie, 12 (15.5 %) hasta género y otras 10 (13.2 %) solo a nivel de familia. En total, los taxones determinados incluyen 31 familias, 45 géneros y 45 especies. La fracción no determinada a ningún nivel taxonómico (debido a la falta de estructuras que permitieran su identificación) incluyó nueve morfoespecies (11.8 %), las cuales quedaron clasificadas como especies desconocidas.

De las 67 morfoespecies asignadas a algún nivel taxonómico, la gran mayoría (95.5 %) fueron angiospermas y solo una fracción muy pequeña (4.5 %) fueron helechos. Dentro del grupo de las angiospermas, un poco más de la mitad (54.7 %) perteneció a las eudicotiledóneas, el 43.7 % fueron monocotiledóneas y el 1.6 % restante corresponde a una especie que pertenece al orden Nymphaeales (Cuadro 4.1). La lista completa de los taxones determinados y de las especies desconocidas se presenta en el Apéndice I. Cyperaceae fue la familia más rica, tanto en número de especies (12) como de géneros (6), y estuvo seguida de Poaceae (11 especies, 4 géneros), y Fabaceae (6 y 5). El resto de las familias estuvieron representadas por una o dos especies, a excepción de Convolvulaceae (4 especies), Asteraceae y Verbenaceae (3 especies cada una) (Figura 4.1). En cuanto a la riqueza de especies por género, los géneros más ricos fueron *Eleocharis* (Cyperaceae), *Fuirena* (Cyperaceae), *Ipomoea* (Convolvulaceae) y *Phyla* (Verbenaceae), con tres especies cada uno.

Cuadro 4.1 Número de familias, géneros y especies presentes en los cuadros de muestreo en los humedales herbáceos del río San Pedro, Tabasco. La clasificación de los grupos de plantas emplea los sistemas de clasificación taxonómica APG IV (angiospermas) y PPG I (helechos).

	No. de familias	No. de géneros	No. de especies
Helechos	3	3	3
Eudicotiledóneas	20	26	35
Monocotiledóneas	7	15	28
Nymphaeales	1	1	1

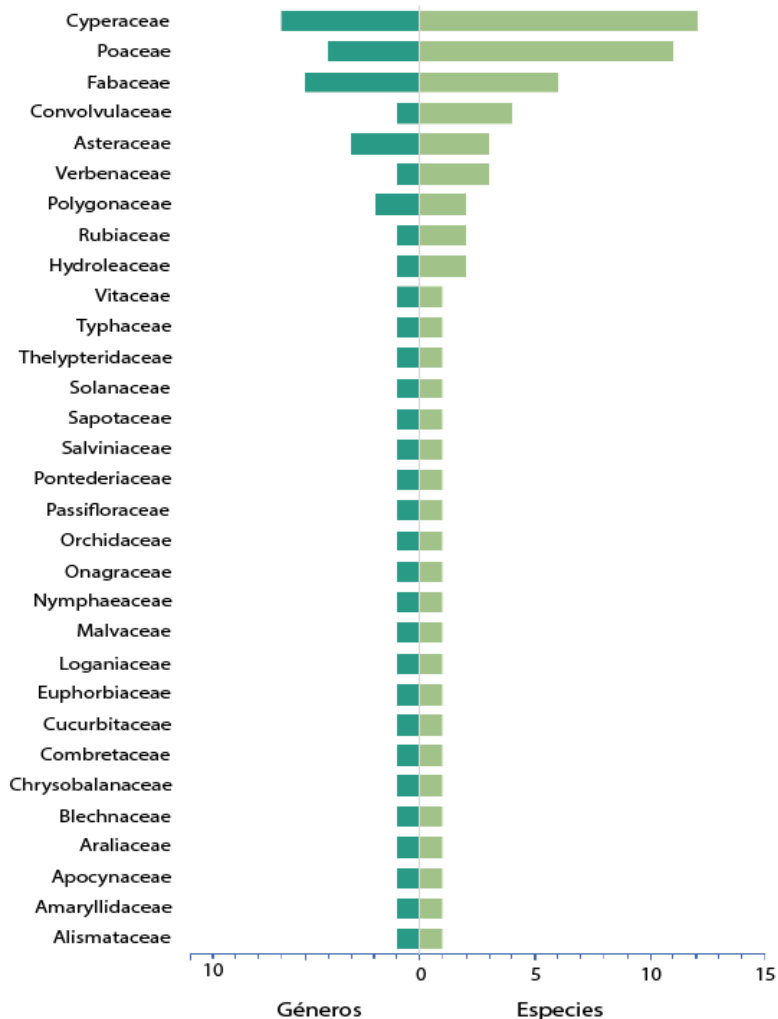


Figura 4.1. Número de géneros y especies por familia presentes en 10 sitios de muestreo. Las morfoespecies que no pudieron ser asignadas a alguna familia botánica no están incluidas en la figura.

4.2 Diversidad de la comunidad completa de humedal herbáceo y de las comunidades locales

La curva de rarefacción de especies para toda el área muestreada (*i.e.*, combinando todos los sitios de estudio) no mostró la estabilización de su pendiente (Figura 4.2); esto indica que si hubiera sido posible aumentar el área de muestreo hubieran seguido apareciendo otras especies que no fueron registradas en el muestreo. La riqueza total observada (0D) en todo el muestreo fue de 76 especies; sin embargo, la estimación de diversidad asintótica (riqueza total promedio) calculada mediante la función `ChaoRichness()` del paquete `iNEXT` fue de 115.65 especies (intervalo de confianza de 95% = 76 a 181.55), lo que indica que una completitud moderada del muestreo en este estudio (65.72 %). Los valores de diversidad que dan más peso a las especies abundantes (1D) y las especies dominantes (2D) fueron de 11.89 y 4.99, respectivamente.

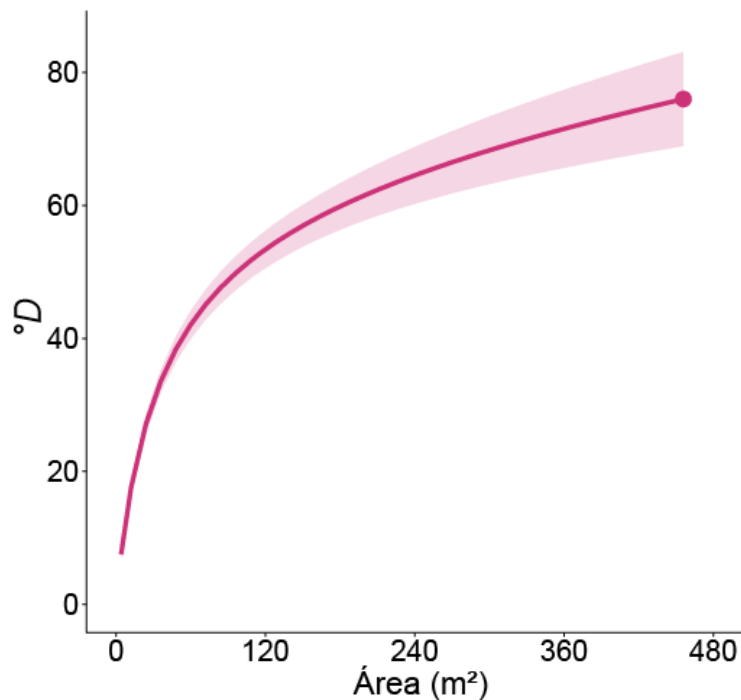


Figura 4.2. Curva de rarefacción de especies de los 10 sitios de muestreo en los humedales herbáceos del río San Pedro, Tabasco, obtenida a partir del cálculo de la diversidad de orden 0 (0D) mediante el paquete de R `iNEXT` (Hsieh *et al.* 2016). El área sombreada representa el intervalo de confianza de 95 %.

Las curvas de rarefacción de especies respecto al área obtenidas para los 10 sitios de muestreo por separado (Figura 4.3) muestran un comportamiento diferente para cada uno de ellos, con pendientes muy pronunciadas en algunos casos y más bien bajas en otros. Sin embargo, todas ellas muestran que el área muestreada no fue suficiente para llegar a las asíntotas teóricas, es decir, el muestreo nunca registró la totalidad de especies en la comunidad. Aun así, solo dos sitios tuvieron una completitud < 60 % y en cuatro sitios la completitud fue > 70 % (Cuadro 4.2).

Cuadro 4.2. Síntesis de la evaluación de la diversidad florística en los humedales herbáceos del río San Pedro, Tabasco. Se presenta el número promedio de especies observado por cuadro y su desviación estándar, la riqueza asintótica, la completitud y los valores de diversidad de verdadera de cada sitio. La diversidad verdadera está representada por tres medidas, riqueza de especies ($^{\circ}D$), número efectivo de especies comunes (1D) y número efectivo de especies dominantes (2D).

Sitio	Número promedio de especies por cuadro	$^{\circ}D$	1D	2D	Riqueza asintótica	Completitud (%)
Sitio 1	11.17 (\pm 2.07)	27	7.11	3.76	35.25	76.60
Sitio 2	7.5 (\pm 1.32)	20	3.28	2	32.37	61.79
Sitio 3	5.43 (\pm 2.25)	16	2.92	1.69	29.75	53.78
Sitio 4	6.67 (\pm 2.43)	21	2.47	1.52	30.78	68.23
Sitio 5	5.42 (\pm 2.18)	16	3.15	2.44	27.46	58.27
Sitio 6	9.17 (\pm 1.52)	26	10.28	7.94	41.67	62.40
Sitio 7*	6.67 (\pm 1.6)	16	2.50	1.57	22.80	70.18
Sitio 8	8.75 (\pm 2.13)	29	4.13	2.21	40.09	72.34
Sitio 9	6.25 (\pm 1.42)	15	2.48	1.59	18.82	79.70
Sitio 10	8 (\pm 1.83)	20	10	9.16	31.23	64.04

* Nota: en este sitio solo fue posible muestrear una área equivalente a la mitad del área muestreada en los sitios restantes.

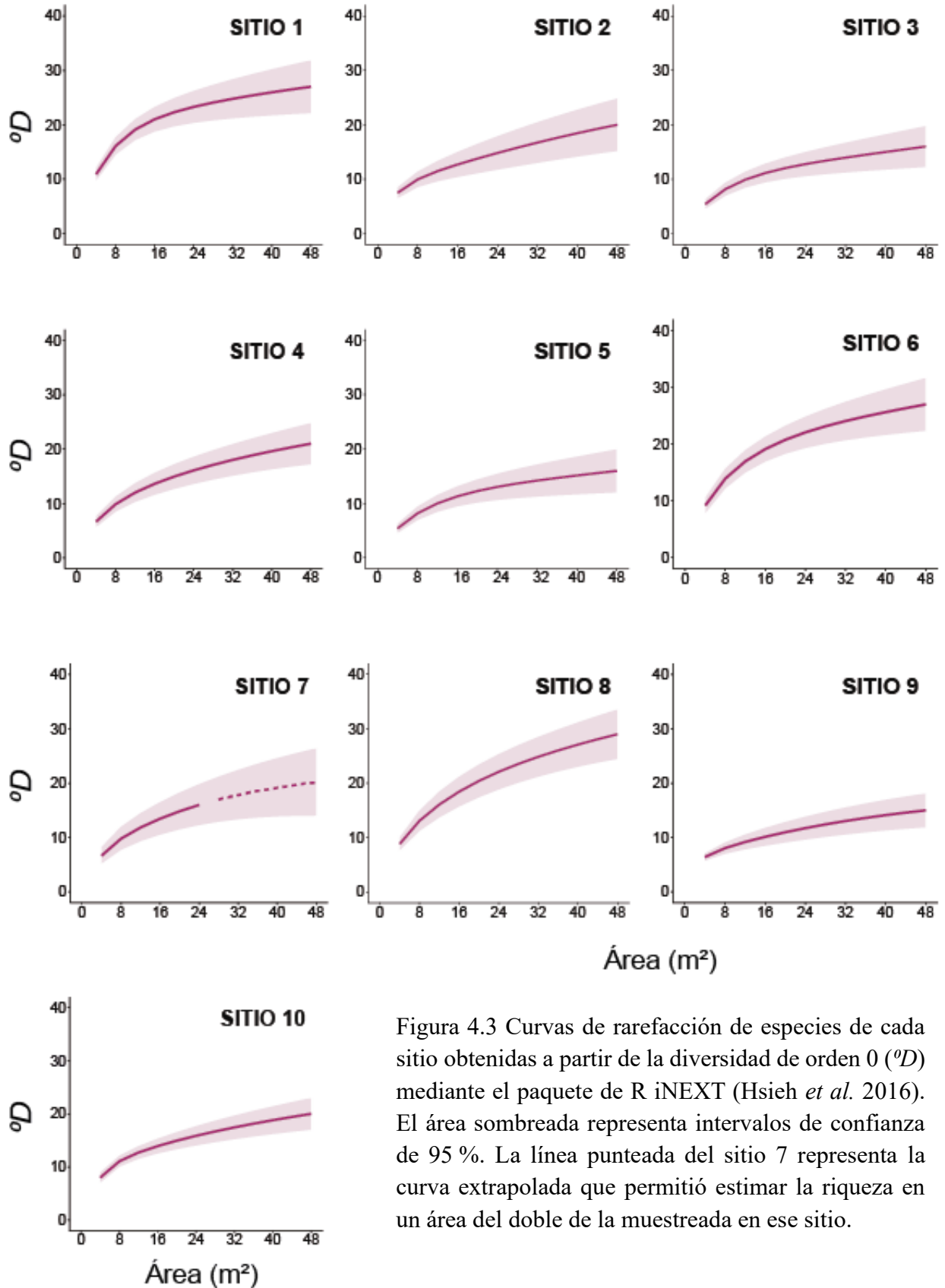


Figura 4.3 Curvas de rarefacción de especies de cada sitio obtenidas a partir de la diversidad de orden 0 ($^{\circ}D$) mediante el paquete de R iNEXT (Hsieh *et al.* 2016). El área sombreada representa intervalos de confianza de 95 %. La línea punteada del sitio 7 representa la curva extrapolada que permitió estimar la riqueza en un área del doble de la muestreada en ese sitio.

Los valores de riqueza total observada fueron iguales o mayores a 20 especies, con excepción de los Sitios 3, 5 y 7, con 16 especies cada uno, y el Sitio 9, con 15 especies. No obstante, cabe recordar que en el Sitio 7 solo fue posible hacer el muestreo de la vegetación en un área equivalente a la mitad del área muestreada en otros sitios debido a problemas logísticos; por lo tanto, la extrapolación realizada para estimar el número de especies en 48 m² arrojó un valor de aproximadamente 20 especies.

Es notable que los valores de diversidad verdadera (Cuadro 4.2) presentaron reducciones muy grandes en el número efectivo de especies como resultado de dar un peso cada vez mayor a sus abundancias relativas, tanto para el total de los humedales herbáceos presentes a lo largo del río como para los sitios por separado: aunque los valores de 0D fueron altos en general, 1D y 2D disminuyeron drásticamente, indicando la presencia de un número muy alto de especies raras en estas comunidades y de una dominancia muy marcada por parte de unas pocas.

4.3 Estructura cuantitativa de la comunidad

El área total muestreada fue de 456 m²; en ella se registró un valor total de 361.22 m² de cobertura vegetal, lo que equivale a un poco menos del 80 % de la superficie. La especie con mayor cobertura fue *Cladium jamaicense*, con un valor total de 149.3 m², equivalente al 41.3 % de la cobertura vegetal total en toda la comunidad muestreada a lo largo del río. Además, cabe destacar que esta fue también la especie más frecuente, ya que se registró en todos los sitios y estuvo presente en una proporción alta (67.0 %) de los cuadros.

Solo dos especies tuvieron valores de importancia relativa (VIR) > 10. Aun así, la discontinuidad entre ambas especies fue considerable (casi 30 unidades de VIR), siendo *Cladium jamaicense* la especie con el valor más alto (46.08), seguida de *Eleocharis interstincta* (16.68). A

partir de esta especie disminuyó la discontinuidad en los valores, con una prevalencia de especies con un VIR bajo (Apéndice II). De las dos variables que componen el VIR, la frecuencia contribuyó más a su valor en la mayoría de las especies, excepto en *Cladium jamaicense*, *Eleocharis interstincta* y *Eleocharis cellulosa*, para las cuales la cobertura tuvo una contribución de más del 85 % al valor del VIR.

En general, se detectó una asimetría muy grande en cuanto a la importancia de las especies, ya que en todos los sitios hubo una especie claramente dominante, con valores de cobertura y VIR altos, mientras que el resto de las especies presentaron VIR mucho más bajos (Figura 4.4). La excepción a este patrón fue el Sitio 10, en donde tres especies presentaron valores de VIR y cobertura similares (*Ipomoea carnea*, *Scleria macrophylla* y *Wedelia acapulcensis*), representando en conjunto el 56.3 % de la cobertura vegetal total del sitio. Además, a diferencia de lo observado en otros sitios en los que hubo una especie muy dominante con un valor de VIR > 60, en el Sitio 10 ninguna de las especies más importantes tuvo un VIR > 30, además de que las diferencias de los valores de las especies más importantes respecto a las que les siguieron en orden no fueron tan marcados.

Cladium jamaicense fue la especie dominante en más de la mitad de los sitios, en los que representó generalmente más del 60 % de cobertura vegetal total del sitio y con diferencias muy grandes (< 40) en su VIR en comparación con las especies en segundo lugar en importancia; este fue el caso en los Sitios 1, 2, 7, 8 y 9. En contraste, en el Sitio 6 la dominancia de *Cladium jamaicense* no fue tan marcada, ya que allí su cobertura fue de aproximadamente el 30 % de la cobertura total; eso hizo que su VIR solo fuera ligeramente mayor (39 vs. 22) que el de *Wedelia acapulcensis*, la especie con el segundo VIR más alto y con una cobertura de aproximadamente 12 % del total dentro de este sitio.

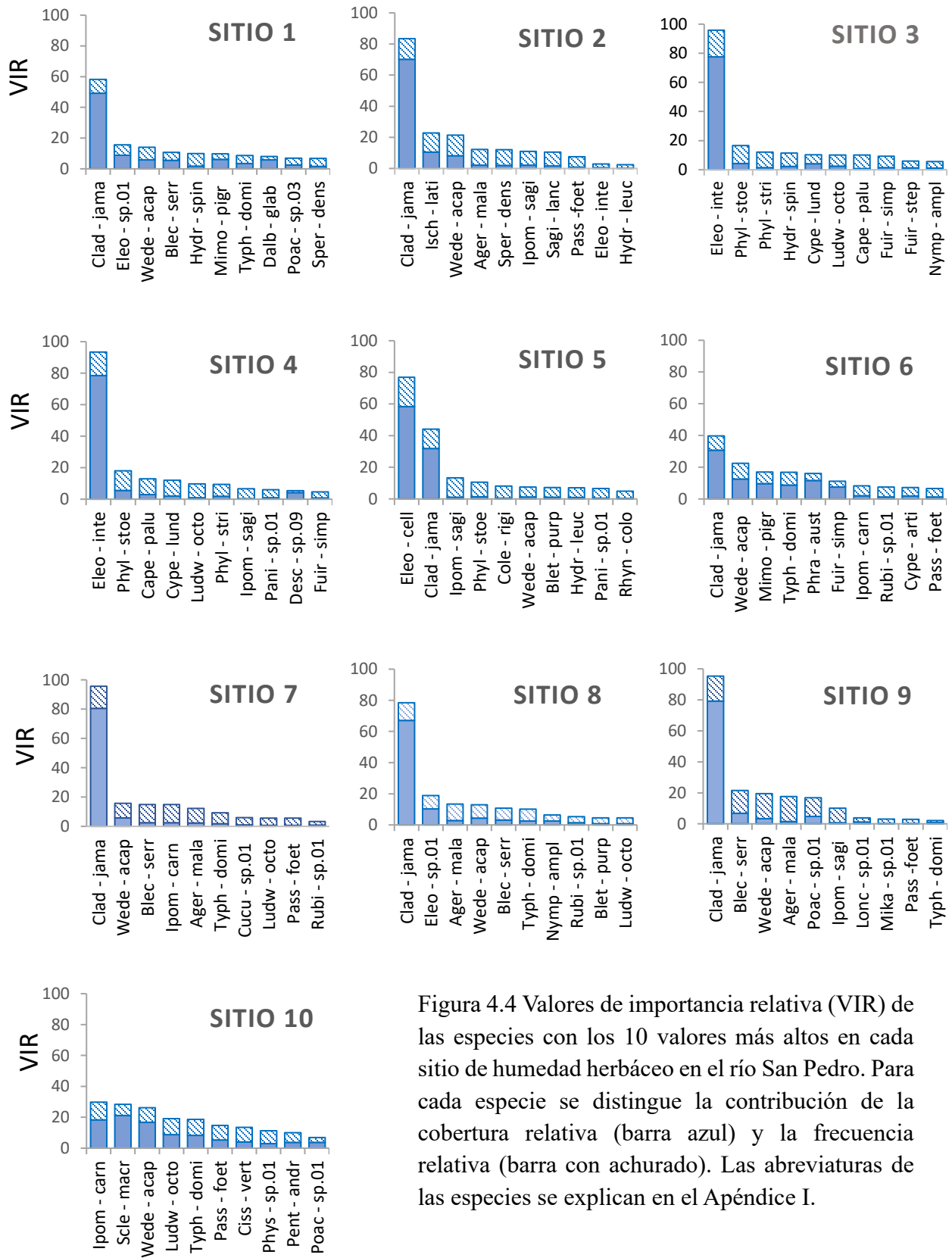


Figura 4.4 Valores de importancia relativa (VIR) de las especies con los 10 valores más altos en cada sitio de humedad herbácea en el río San Pedro. Para cada especie se distingue la contribución de la cobertura relativa (barra azul) y la frecuencia relativa (barra con achurado). Las abreviaturas de las especies se explican en el Apéndice I.

En contraste con los sitios donde la comunidad estuvo dominada por *Cladium jamaicense*, llama la atención que en los Sitios 3 y 4 la especie dominante fue *Eleocharis interstincta*. La dominancia de esta especie fue evidente en ambos sitios, representando más del 70 % de la cobertura total, con valores de VIR mayores a 90 y una diferencia de más de 70 unidades con la especie que le sigue en importancia. En ambos casos, la especie que ocupó el segundo lugar fue *Phyla stoechadifolia*, para la cual la variable que más contribuyó al VIR fue la frecuencia, ya que en los dos sitios tuvo valores muy pequeños (ca. 4%) de la cobertura total en cada sitio.

Finalmente, el Sitio 5 también difirió de la mayoría en términos de la dominancia, ya que en él la especie más importante fue *Eleocharis cellulosa*, con un VIR de ca. 80 (58 % de la cobertura total del sitio). Curiosamente, la especie con el segundo VIR más alto (44) fue *Cladium jamaicense*, la cual tuvo un poco más del 30 % de la cobertura vegetal total del sitio.

4.4 Clasificación de los sitios y análisis de similitud

4.4.1 Análisis de clasificación de los sitios

Con la información binaria de presencia-ausencia de las especies y los valores de importancia relativa, utilizando el Método de Ward con distancias euclidianas, se obtuvieron los dendrogramas que se muestran en la Figura 4.5. Ambos dendrogramas sugieren la existencia de tres grupos cuya estructura y homogeneidad interna es similar, al usar una distancia de unión = 6 en el análisis basado en datos de presencia-ausencia, y de ca. 110 en el análisis basado en los valores de importancia relativa.

En ambas clasificaciones, el primer grupo en formarse es el compuesto por los Sitios 3 y 4, el cual constituye un grupo particular, cuyos componentes son muy parecidos entre sí, pero muy diferentes a todos los demás sitios, de forma tal que se une con ellos cuando la distancia de unión (distancia euclidiana) se hace mucho más grande. Los otros grupos se unen casi en el mismo orden,

quedando un grupo grande conformado por cinco sitios y otro grupo más heterogéneo formado por tres. En la línea de corte se producen esencialmente los mismos grupos con la diferencia de que el Sitio 1 y el Sitio 10 se intercambian entre dos grupos. En función de los valores de presencia-ausencia de las especies, es evidente que el Sitio 1 es florísticamente semejante a los Sitios 6 y 5, pero cuando se clasifican los sitios en función de los valores de importancia relativa, entonces el Sitio 10 se parece más a los Sitios 5 y 6.

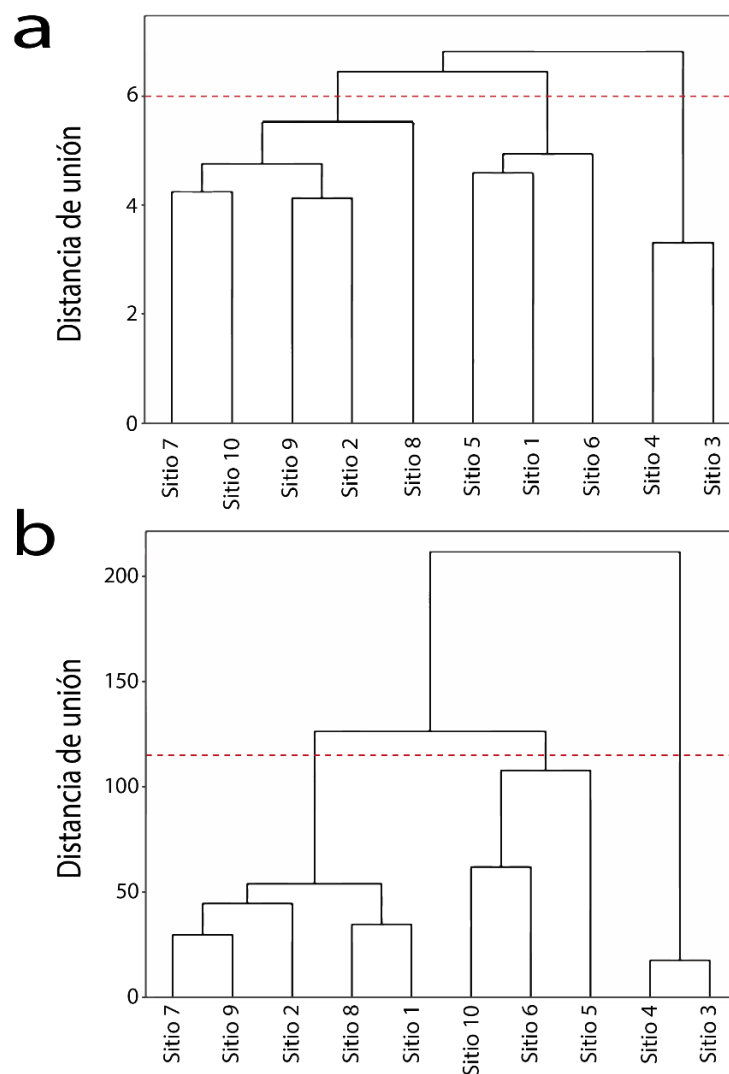


Figura 4.5. Clasificación de los 10 sitios de muestreo obtenida por el método de Ward. La distancia de unión se calculó con distancias euclidianas a partir de los datos de presencia-ausencia de las especies (a) y de los valores de importancia relativa (b).

4.4.2 Ordenación

La ordenación (NMDS) basada en los datos de cobertura de las especies presentes en los 114 cuadros (Figura 4.6) mostró que a lo largo del eje principal (Eje 1), la distribución de los sitios es discontinua, ya que se observa una clara separación entre conjuntos de sitios que representan tres comunidades florísticamente diferentes.

En la porción derecha del espacio de ordenación se ubica una comunidad integrada por los Sitios 3 y 4. A su vez, del lado izquierdo de la ordenación se observa que la mayoría de los sitios están sobrepuestos, por lo que podemos considerarlos como una misma unidad de vegetación, constituyendo una comunidad grande y ampliamente distribuida, pero también muy heterogénea. En lo que respecta al Sitio 5, éste parece representar a una comunidad distinta que difiere de todas las demás, ya que no se sobrepone en lo más mínimo con los demás sitios en el espacio de ordenación.

Respecto al segundo eje, los Sitios 3 y 4 son muy homogéneos, a diferencia del conjunto más grande, en el que los sitios están más dispersos sobre este eje. Es notorio que sobre el eje dos existe una clara segregación del Sitio 5, siendo los sitios más distantes entre sí los Sitios 5 y 10.

El PERMANOVA aplicado a los datos de la ordenación mostró que el conjunto formado por los Sitios 3 y 4 difiere significativamente de todos los demás, más no entre sí (Cuadro 4.3). Al analizar el conjunto más grande, de todos los sitios que comparten el mismo espacio de ordenación, hay uno (Sitio 2) que difiere significativamente de todos, y tres sitios que no presentan diferencias significativas con solo uno de los sitios del conjunto (6 y 1, 9 y 7, 10 y 7). Los Sitios 1, 7 y 8 no difirieron entre sí y de algunos otros sitios del conjunto. En cuanto al Sitio 5, este difirió significativamente de todos los sitios, con excepción del Sitio 7.

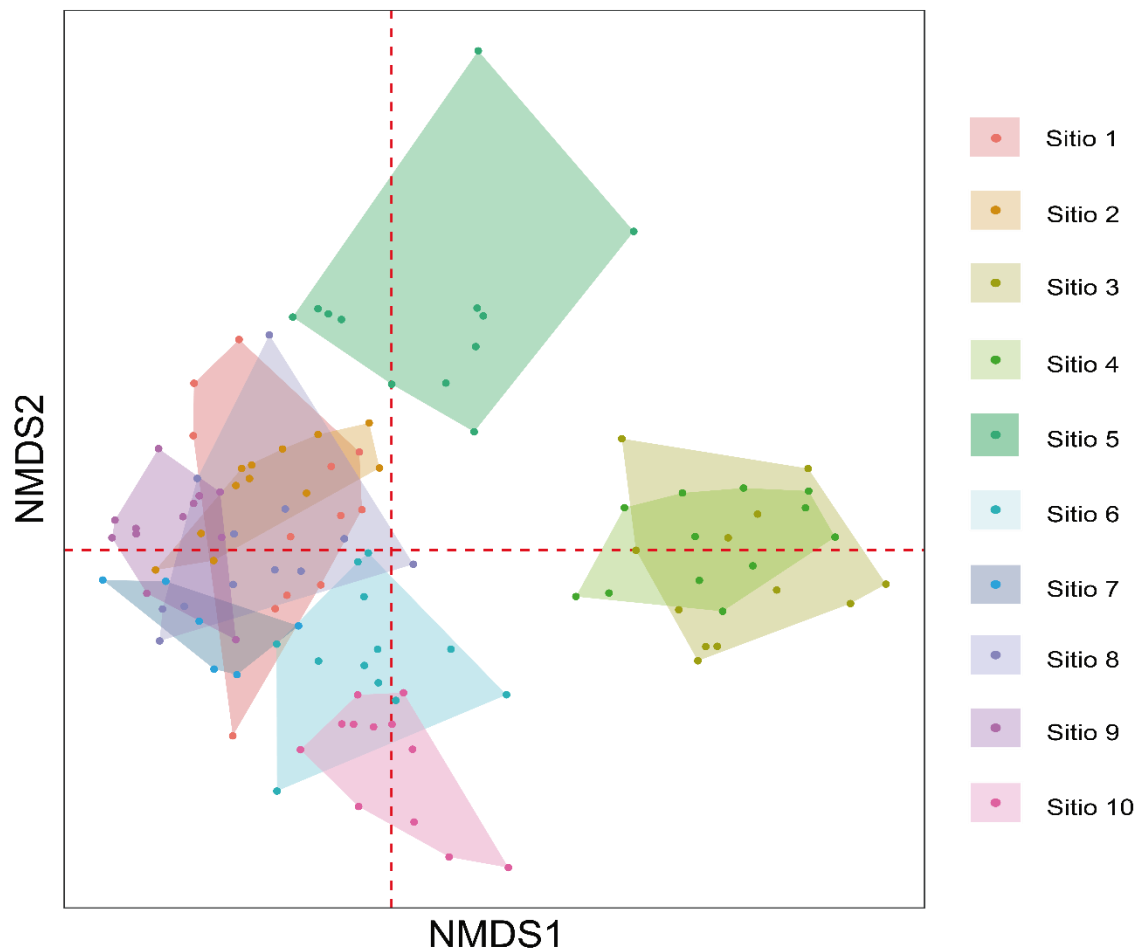
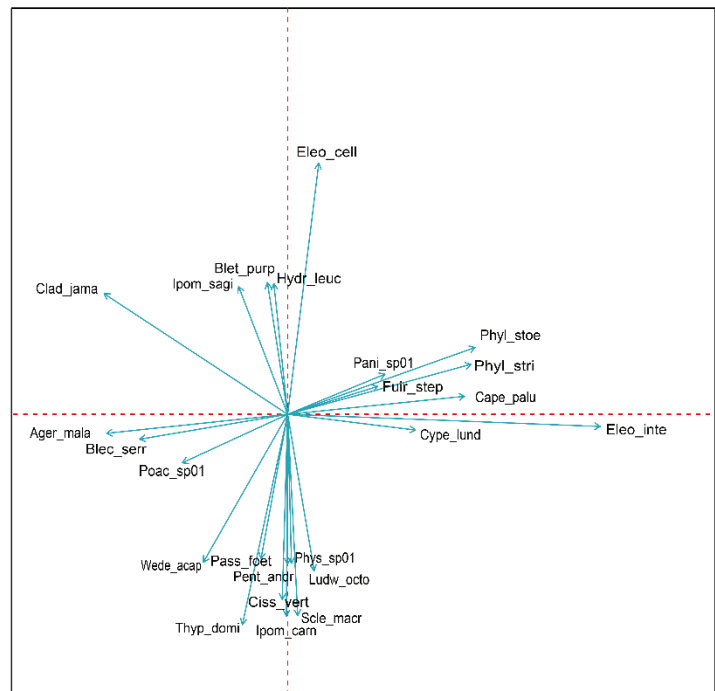


Figura 4.6 Diagrama de ordenación de escalamiento multidimensional no métrico (NMDS) de los sitios muestreados a lo largo del río San Pedro en función de la cobertura de las especies presentes en cada sitio. Los puntos representan los cuadros muestreados en cada sitio. Las flechas en la figura inferior derecha representan las especies que determinan el patrón de distribución. Las abreviaturas de las especies están explicadas en el Apéndice I.



Cuadro 4.3 Resumen del análisis de varianza multivariado permutacional (PERMANOVA) y el análisis de porcentaje de similitud (SIMPER); ambos análisis se realizaron comparando pares de sitios. El PERMANOVA considera como significativamente diferentes entre sí a las parejas de sitios con valore de $P > 0.05$ (los valores mayores están marcados en rojo). El SIMPER muestra las contribuciones porcentuales promedio de las especies a la disimilitud de los sitios.

Sitios comparados		PERMANOVA	SIMPER	
Sitio	Sitio	P	Especies con una contribución ≥ 0.05	
1	2	0.045	Clad_jama (0.18), Poac_sp03 (0.07), Isch_lati (0.05)	
	3	0.045	Eleo_inte (0.30), Clad_jama (0.30), Poac_sp03 (0.07)	
	4	0.045	Eleo_inte (0.32), Clad_jama (0.29), Poac_sp03 (0.07)	
	5	0.045	Eleo_cell (0.23), Clad_jama (0.21), Poac_sp03 (0.07)	
	6	0.135	Clad_jama (0.18), Poac_sp03 (0.07), Mimo_pigr (0.05)	
	7	0.675	Clad_jama (0.21), Poac_sp03 (0.07)	
	8	0.135	Clad_jama (0.18), Poac_sp03 (0.07), Eleo_sp01 (0.05)	
	9	0.045	Clad_jama (0.23), Poac_sp03 (0.07)	
	10	0.045	Clad_jama (0.28), Scle_macr (0.09), Ipom_carn (0.08), Poac_sp03 (0.07), Wede_acap (0.06)	
	2	3	0.045	Clad_jama (0.40), Eleo_inte (0.33), Isch_lati (0.06)
4		0.045	Clad_jama (0.39), Eleo_inte (0.35), Isch_lati (0.06)	
5		0.045	Eleo_cell (0.26) Clad_jama (0.22) Isch_lati (0.06)	
6		0.045	Clad_jama (0.23) Isch_lati (0.06) Phra_aust (0.05)	
7		0.045	Clad_jama (0.08), Isch_lati (0.05)	
8		0.045	Isch_lati (0.05), Clad_jama (0.05), Eleo_sp01 (0.05)	
9		0.045	Clad_jama (0.09), Isch_lati (0.05)	
10		0.045	Clad_jama (0.37), Scle_macr (0.10), Ipom_carn (0.09), Wede_acap (0.07), Isch_lati (0.06)	
3		4	1.000	Eleo_inte (0.19)
		5	0.045	Eleo_inte (0.36), Eleo_cell (0.30), Clad_jama (0.19)
	6	0.045	Eleo_inte (0.36), Clad_jama (0.17), Wede_acap (0.06), Phra_aust (0.06), Mimo_pigr (0.05), Thyp_domi (0.05)	

	7	0.045	Clad_jama (0.44), Eleo_inte (0.34)
	8	0.045	Clad_jama (0.37), Eleo_inte (0.34), Eleo_sp01 (0.06)
	9	0.045	Clad_jama (0.46), Eleo_inte (0.32)
	10	0.045	Eleo_inte (0.35), Scle_macr (0.12), Ipom_carn (0.10), Wede_acap (0.09)
4	5	0.045	Eleo_inte (0.39), Eleo_cell (0.28), Clad_jama (0.18)
	6	0.045	Eleo_inte (0.39), Clad_jama (0.16), Wede_acap (0.06) Phra_aust (0.06), Mimo_pigr (0.05)
	7	0.045	Clad_jama (0.43), Eleo_inte (0.37)
	8	0.045	Eleo_inte (0.36), Clad_jama (0.36), Eleo_sp01 (0.05)
	9	0.045	Clad_jama (0.44), Eleo_inte (0.35)
	10	0.045	Eleo_inte (0.38), Scle_macr (0.11), Ipom_carn (0.10), Wede_acap (0.09)
5	6	0.045	Eleo_cell (0.28), Clad_jama (0.15), Wede_acap (0.06), Phra_aust (0.05), Mimo_pigr (0.05), Thyp_domi (0.05)
	7	0.090	Clad_jama (0.27), Eleo_cell (0.26)
	8	0.045	Eleo_cell (0.26), Clad_jama (0.22), Eleo_sp01 (0.05)
	9	0.045	Clad_jama (0.28), Eleo_cell (0.25)
	10	0.045	Eleo_cell (0.27), Clad_jama (0.17), Scle_macr (0.11), Ipom_carn (0.10), Wede_acap (0.08)
6	7	0.045	Clad_jama (0.27), Phra_aust (0.05), Wede_acap (0.05)
	8	0.045	Clad_jama (0.22), Eleo_sp01 (0.05), Phra_aust (0.05)
	9	0.045	Clad_jama (0.30), Phra_aust (0.05)
	10	0.045	Clad_jama (0.15), Scle_macr (0.11), Ipom_carn (0.09), Wede_acap (0.09), Phra_aust (0.05), Mimo_pigr (0.05)
7	8	1.000	Clad_jama (0.11) Eleo_sp0 (0.05)
	9	1.000	Clad_jama (0.11)
	10	0.090	Clad_jama (0.41), Scle_macr (0.10), Ipom_carn (0.08), Wede_acap (0.07)
8	9	0.045	Clad_jama (0.11), Eleo_sp01 (0.05)

10	0.045	Clad_jama (0.35), Scle_macr (0.10), Ipom_carn (0.09), Wedde_acap (0.07), Eleo_sp01 (0.05)	
9	10	0.045	Clad_jama (0.43), Scle_macr (0.10), Ipom_carn (0.09), Wedde_acap (0.07)

4.5 Heterogeneidad interna de los humedales: efecto de la distancia al cauce del río

Del conjunto de modelos evaluados para analizar la variación de la cobertura y la riqueza en función de la distancia al cauce del río no se obtuvo un único modelo con el mejor ajuste; cabe recordar que se consideró que todos los modelos con $\Delta AIC \leq 2$ tenían el mismo apoyo en los datos. Por lo tanto, para las dos variables de respuesta se construyó un modelo promedio que integró los coeficientes de los modelos que tuvieron el mejor ajuste (Cuadro 4.4).

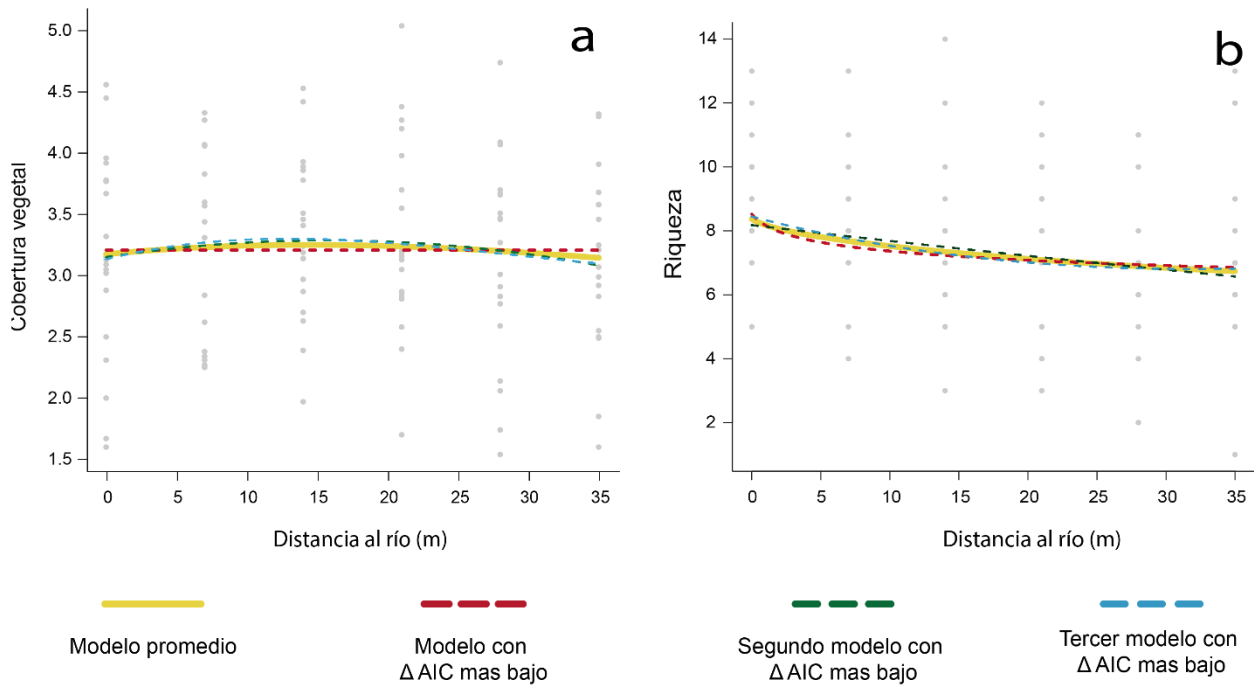
En el caso de la cobertura, el modelo nulo se encontró entre los mejores modelos, ya que de hecho tuvo un valor de $\Delta AIC = 0$: el modelo nulo representa una situación en la que no hay ningún efecto de la distancia al cauce sobre la cobertura vegetal en esos humedales herbáceos. Sin embargo, tanto el modelo promedio como los demás modelos seleccionados sí indican que hay algunos cambios en la cobertura respecto a la distancia al río, aumentando un poco a la mitad del trayecto (15 m) y disminuyendo en su parte final (Figura 4.7 a).

A diferencia de la cobertura, en el caso de la riqueza como variable de respuesta el modelo nulo no estuvo entre los modelos mejor apoyados en los datos. De hecho, todos los modelos muestran claramente que la riqueza presenta sus valores más altos justo en la orilla del río y a partir de allí descende de manera monotonía hasta alcanzar su valor más bajo en la porción del trayecto más alejada del cuerpo de agua (Figura 4.7 b).

Cuadro 4.4. Resumen de los modelos seleccionados bajo el criterio de $\Delta AIC \leq 2$. AIC= criterio de información de Akaike, ΔAIC = diferencia en el valor del AIC del mejor modelo y un modelo dado. El asterisco (*) indica el modelo nulo.

Cobertura			Riqueza		
Modelo	AIC	ΔAIC	Modelo	AIC	ΔAIC
1*	266.98	0	5	522.94	0
3	267.45	0.47	2	523.05	0.10
4	268.14	1.16	3	524.45	1.51

Figura 4.7 Efecto de la distancia al cauce del río sobre la cobertura vegetal (a) y la riqueza de especies (b). Los puntos grises representan los valores individuales de cobertura (a) y de riqueza (b) de las unidades de muestreo de todos los sitios. La línea amarilla corresponde al modelo promedio, formado por los modelos con valores de $\Delta AIC \leq 2$ unidades (líneas discontinuas).



5. Discusión

5.1 Consideraciones generales sobre los atributos de la vegetación de los humedales herbáceos del río San Pedro

El ambiente acuático característico de los humedales constituye barrera difícil de superar para el establecimiento de las plantas que habitan en estos ecosistemas. Sin embargo, las plantas han desarrollado adaptaciones especiales que les permiten vivir en entornos de inundación constante o permanente (Duarte *et al.*, 1994). En la composición florística de los humedales ribereños estudiados se observa una clara dominancia de angiospermas (95.52 %) y una baja representatividad de los helechos (4.48 %); esta característica es propia de las comunidades vegetales que se desarrollan en ambientes de agua dulce, cuya fisonomía ha estado dominada por las angiospermas acuáticas desde su aparición en el Cretácico Inferior (Martín-Closas, 2003).

La división de las angiospermas en monocotiledóneas y eudicotiledóneas mostró que el grupo de las eudicotiledóneas tiene una riqueza de especies ligeramente mayor (54.7 %) que las monocotiledóneas (43.7 %); no obstante, las familias con mayor riqueza de especies y géneros (Cyperaceae y Poaceae) pertenecen al grupo de las monocotiledóneas. Esta riqueza tan alta concuerda con la información referente a la prevalencia de las monocotiledóneas acuáticas y subacuáticas a nivel nacional, ya que en estas dos familias se concentra la mayoría de los géneros y especies (Lot, 2012).

El análisis estructural reveló que las ciperáceas, de acuerdo con los valores de importancia relativa, son el componente predominante en los humedales estudiados, en particular como resultado de sus altos valores de cobertura. Esta dominancia puede ser producto de la habilidad que tiene la mayoría de las especies presentes en los humedales de reproducirse vegetativamente, lo que les ha permitido colonizar de manera exitosa ambientes acuáticos (van Groenendael *et al.*,

1996). Esta misma característica explica por qué especies como *Cladium jamaicense*, *Eleocharis interstincta* y *Eleocharis cellulosa* presentan valores de importancia relativa tan altos en los sitios donde fueron registradas, pues la reproducción asexual es el tipo de dispersión local predominante en los humedales herbáceos (van del Valk, 2012). Esta característica explica el típico patrón que tienen los humedales herbáceos, consistente en tener una especie predominante acompañada por varias especies raras que crecen entre los espacios dejados por la especie dominante (Boutin y Keddy, 1993). No obstante, este patrón no es universal porque, a diferencia de los demás sitios, el Sitio 10 no tiene una especie claramente hiperdominante, pues el 56.25 % de la cobertura vegetal total del sitio se repartió en tres especies y sus valores de importancia relativa no fueron tan marcados respecto a las que las especies que les siguieron en orden.

5.2 Heterogeneidad de la comunidad de humedal herbáceo a lo largo del río

Los resultados de este estudio sugieren que lo que hemos denominado comunidad de humedal herbáceo no es uniforme, sino que está compuesta por al menos dos o tres comunidades vegetales diferentes, las cuales difieren notablemente en sus características estructurales y en la composición de especies. La estrecha relación que existe entre la vegetación y el ambiente hace que exista una correlación entre algunas propiedades del ambiente y la diversidad de la vegetación (Mueller-Dombois y Ellenberg, 1974; Houston, 1994; Terradas, 2001). Bajo este supuesto, es posible que la variación observada a lo largo de los humedales ribereños estudiados sea producto de la variación inducida por la dinámica fluvial del río y la variación edáfica.

Una primera posibilidad es que la heterogeneidad observada tenga alguna relación con la geomorfología fluvial del río. El San Pedro es un sistema dinámico de canales serpenteantes propios de caudales fluviales de alta energía, que por procesos constantes de erosión y deposición migra lateralmente de forma constante (Charlton 2008). Esta dinámica fluvial ha propiciado una

alta heterogeneidad en la morfología tanto del río como de las llanuras aluviales asociadas a este (Figura 5.1). La variación en las unidades geomorfológicas proporciona diferentes hábitats sobre los que se establecen las comunidades vegetales asociadas a la corriente, lo que da como resultado diferencias en sus características, dependiendo de la unidad donde se establezcan (Gregory *et al.*, 1991; Naiman y Decámps, 1997; Hamilton 2009). En principio, esto puede explicar por qué el análisis PERMANOVA no detectó diferencias significativas entre pares de sitios que se establecen en las zonas de erosión del río (1, 5, 7, 8, 9 y 10). Además, esta variación en las llanuras aluviales explica por qué la curva de rarefacción no alcanzó la diversidad asintótica, pues otras unidades geomorfológicas, tales como lagos, ramificaciones del canal principal y paleocanales, que no fueron muestreadas en este trabajo, podrían albergar otras especies que se desarrollan mejor en cuerpos de agua menos turbulentos, por ejemplo, las especies que están completamente sumergidas o las de flotación libre (Madsen *et al.*, 2001).

Sin embargo, existe la posibilidad de que la dinámica fluvial del río no sea el único factor causante de la heterogeneidad de la comunidad a lo largo de la corriente. Esto se debe a que el San Pedro se ubica en el límite entre dos formaciones geológicas contrastantes, que son la plataforma de roca caliza que forma la Península de Yucatán, por un lado, y la Sierra de Chiapas, por el otro (Islas *et al.*, 2006). Como consecuencia, las llanuras fluviales de este río son propensas de presentar una alta variabilidad edáfica. Por lo tanto, es probable que el eje principal de variación de la ordenación NMDS, la cual separó a las comunidades que comprenden los Sitios 3, 4 y 5 del resto, corresponde a esta variación geológica. Las características visuales (suelos de coloración verdosa, con presencia de costras blanquecinas poco adheridas al sustrato, que parecen ser biopelículas) de los suelos sobre los que se establecen las comunidades de los Sitios 3, 4 y 5 dan indicio de que su material parental es diferente a la de los suelos circundantes. La presencia de *Fuirena stephani*,

ciperácea reportada como endémica de Campeche y los reportes de costras blanquecinas en la superficie de los suelos de humedales en el noreste de la Península de Yucatán (Sedov *et al.*, 2008; González-Elizondo *et.al*, 2018), sugieren que estos suelos pueden ser producto de la meteorización de afloramientos de la roca que prevalece en la Plataforma de Yucatán. Este proceso dio origen a suelos inusuales (Hulshof y Spasojevic, 2020), cuyo aislamiento espacial y propiedades diferentes a la de suelos circundantes permitió el establecimiento de comunidades vegetales diferentes, en las que especies del género *Eleocharis* son las dominantes (*Eleocharis interstincta* y *E. cellulosa*), a diferencia del resto de los sitios en los que *Cladium jamaicense* fue claramente dominante.

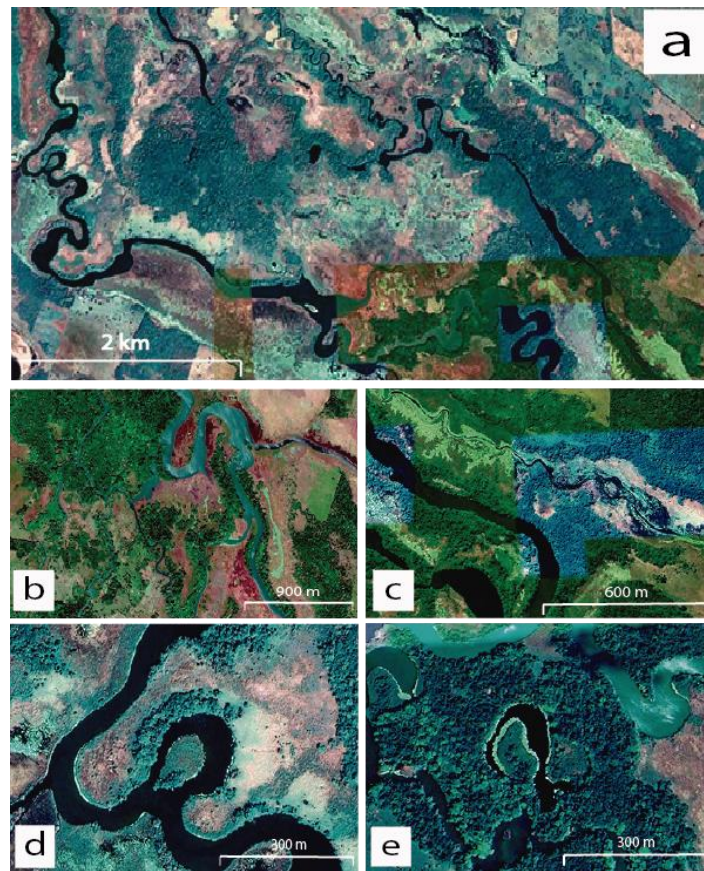


Figura 5.1 Heterogeneidad geomorfológica del río San Pedro. (a) Diferentes unidades geomorfológicas presentes en el río, tales como (b) ramificaciones del canal principal, (c) paleocanales, (d) meandros cortados y la isla producto de ese corte, y (e) lagos de herradura formados por meandros abandonados.

5.3 Heterogeneidad interna de los humedales

Los modelos utilizados para evaluar el efecto de la distancia al cuerpo de agua permitieron apreciar un nivel más de heterogeneidad de las comunidades de estudio, pero esta vez asociada al gradiente que se forma entre el borde del río y tierra adentro. De manera interesante, los resultados mostraron que la riqueza de especies es mayor en las zonas cercanas al cauce del río, y que ésta disminuye conforme aumenta la distancia desde el cauce. Este patrón de diversidad decreciente revelado por los modelos puede indicar una respuesta de la comunidad vegetal al disturbio natural de las zonas ribereñas, tales como la erosión de las riberas o eventos de inundación, los cuales son más frecuentes en las áreas cercanas al canal activo (Lite *et al.*, 2005). Estos procesos de disturbio estarían reduciendo la exclusión competitiva causada por las especies clonales hiperdominantes, características de la matriz comunitaria de los humedales herbáceos, lo que resulta en un aumento de la diversidad de las áreas sujetas a disturbio (Huston, 1994). Esto explica, en parte, los resultados de los modelos seleccionados para la cobertura vegetal, pues en dos de ellos se observa que los valores de cobertura son menores en las zonas cercanas al cauce del río.

5.4 Necesidades futuras de investigación

A pesar de los avances logrados con este estudio para el entendimiento de los atributos de la comunidad de humedal herbáceo del río San Pedro, es evidente que persisten incógnitas que deberán ser resueltas en investigaciones futuras. En particular, en este estudio no fue posible hacer una caracterización del medio físico en el que se desarrollan estas comunidades, por lo que a futuro sería necesario estudiar las propiedades del suelo y del agua que anega estos sitios. De esta manera sería posible determinar si las relaciones hipotéticas entre la comunidad vegetal y el ambiente son realmente las causantes de la heterogeneidad observada. Sobre este punto, los resultados de este estudio sugieren que los suelos aparentemente derivados de la roca caliza tienen propiedades

específicas que afectan a las plantas de estas comunidades de forma muy diferente a los otros suelos.

Otro punto que requiere más atención se refiere a la clara hiperdominancia que presentan estas comunidades vegetales por parte de un número reducido de especies, ya sea del género *Cladium* o de *Eleocharis*. Aunque la dominancia de humedales herbáceos por estos taxa es un fenómeno ampliamente descrito, en realidad no están claros los mecanismos que explican la relación de dominancia-subordinación que establecen las especie dominantes y sus especies asociadas.

Las comunidades que fueron determinadas en este estudio como como “raras” por haberse registrado en pocos sitios, y la presencia de una comunidad dominada por *Eleocharis interstincta* a 15 km en línea recta de la comunidad vegetal semejante más cercana, demuestran la necesidad de realizar un mapeo de las diferentes comunidades vegetales que conforman este sistema de humedal herbáceo, ya que solo así se podrá determinar con precisión si dichas comunidades raras realmente están restringidas o, por el contrario, si simplemente se requiere de un muestreo más exhaustivo.

5.5 Implicaciones para el manejo y la conservación de las comunidades de humedal herbáceo

A partir de la implementación del Plan Balancán-Tenosique en 1972, la principal actividad económica del oriente de Tabasco ha sido la ganadería (Isaac-Márquez *et al.*, 2008). Esta actividad económica se lleva a cabo principalmente sobre las llanuras de inundación, pues las inundaciones constantes limitan su uso agrícola (Isaac-Márquez *et al.*, 2005).

Cualquier esquema de conservación futuro enfocado a salvaguardar los relictos de vegetación presentes en la zona de estudio deberá tomar en consideración dos aspectos; el primero está relacionado con la perturbación ocasionada por los incendios forestales productos de las

actividades agropecuarias, pues los incendios en conjunto con un aumento en los niveles de agua, eventos característicos de los humedales ribereños, resultan en el aumento de la mortalidad de *Cladium jamaicense* y la pérdida de la dominancia de esta especie (Herndon *et al.*, 1991). El otro aspecto para tomar en cuenta es la heterogeneidad encontrada en este estudio. Los futuros esfuerzos de conservación deben considerar que el tramo del río a conservar debe contener a todas las comunidades vegetales presentes a lo largo de su curso, principalmente aquellas que en el estudio se determinó que estaban restringidas (por ejemplo, las comunidades dominadas por *Eleocharis intersticta* y *E. cellulosa*), con la finalidad de evitar su desaparición.

5.6 Conclusiones

Los humedales herbáceos a lo largo del río San Pedro son muy heterogéos, con comunidades vegetales que difieren en su composición, riqueza, diversidad y estructura. La comunidad predominante es la dominada por *Cladium jamaicense*; sin embargo, es importante revisar si la proporción de área que ocupa efectivamente corresponde con lo encontrado en este estudio, o si fue resultado de un sesgo en el muestreo. En el caso de que las comunidades de *Eleocharis* sean efectivamente raras, como lo sugiere el estudio, entonces es necesario hacer un mayor esfuerzo para su conservación, ya que se trata una comunidad con diferente dominancia, así como otras características y posiblemente otra dinámica y otras relaciones con el ambiente. Dado el grado de deterioro que actualmente afecta a las comunidades vegetales a lo largo del río San Pedro, esperamos que el análisis aquí presentado permita contar con más herramientas para poder hacer un mejor manejo y conservación de estos sistemas, asegurando su permanencia en el futuro.

6. Referencias

- Aburto-Oropeza, O., C.M. Burelo-Ramos, E. Ezcurra, P. Ezcurra, C.L. Henriquez, S.E. Vanderplank, F. Zapata. 2021. Relict inland mangrove ecosystem reveals Last Interglacial sea levels. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 118: 1-8
- Arriaga-Cabrera, L., V. Aguilar-Sierra y J. Alcocer-Durand. 2000. *Aguas Continentales y Diversidad Biológica de México*. México D.F.: Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad.
- Barba-Macías, E., J. Rangel-Mendoza y R. Ramos-Reyes. 2006. Clasificación de los humedales de Tabasco mediante sistemas de información geográfica. *Universidad y Ciencia*, 22: 101-110.
- Bates D, Mächler M, Bolker B, Walker S (2015). “Fitting Linear Mixed-Effects Models Using lme4.” *Journal of Statistical Software*, 67: 1-48
- Bauer-Gottwein, P., B.R.N. Gondwe, G. Charvet, L.E. Marín, M. Rebolledo-Vieyra y G. Merediz-Alonso. 2011. Review: The Yucatán Peninsula karst aquifer, Mexico. *Hydrogeology Journal*, 19: 507-524.
- Betancur, T., E. Bocanegra, E. Custodio, M. Manzano y G. Cardoso. 2016. Estado y factores de cambio de los servicios ecosistémicos de aprovisionamiento en humedales relacionados con aguas subterráneas en Iberoamérica y España. *Biota Colombiana*, 17: 106-119.
- Bonilla-Barbosa J.R. y A. Novelo. 1995. *Manual de Identificación de Plantas Acuáticas del Parque Nacional Lagunas de Zempoala, México*. México D.F.: Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México.
- Boutin, C. y P. Keddy. 1993. A functional classification of wetland plants. *Journal of Vegetation Science*, 4: 591-600.

- Braddock T. y L. Berntsen. 2007. *Wetlands: An introduction to Ecology, the Law and Permitting*. Lanham: Government Institutes.
- Bryce, S. 2014. *EnviroAtlas: Percent Emergent Herbaceous Wetlands*. Washington D.C.: Environmental Protection Agency
- Byng W., M.W. Chase, M.J.M. Christenhusz, M.F. Fay, W.S. Judd, D.J. Mabberley, A.N. Sennikov, D.E. Soltis, P. S. Soltis y P.F. Stevens. 2016. An update of the Angiosperm Phylogeny Group classification for the orders and families of flowering plants: APG IV. *Botanical Journal of the Linnean Society*, 181: 1-20.
- Cámara-Cabrales, L.C., O. Castillo-Acosta y H. Hernández-Trejo. 2019. La vegetación secundaria (acahuales). En: Cruz-Angón, A., J. Cruz-Medina, J. Valero-Padilla, F.P. Rodríguez-Reynaga y E.D. Melgarejo (coords). *La Biodiversidad en Tabasco, Estudio de Estado. Vol II*. Ciudad de México: Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad.
- Castillo-Acosta, O., J. Zavala-Cruz, L. Cámara-Cabrales, M.I. Palomeque-Martínez, I. Contreras-Rodríguez, H. Hernández-Trejo, J. Canul-Hernández, A.L. García-Pérez, C. Zequeira-Larios y S. Valenzuela-Izquierdo. 2019. Estudio de caso: Vegetación de la Reserva Ecológica Cascadas de Reforma, Balancán. En: Cruz-Angón, A., J. Cruz-Medina, J. Valero-Padilla, F.P. Rodríguez-Reynaga y E.D. Melgarejo (coords). *La Biodiversidad en Tabasco, Estudio de Estado. Vol II*. Ciudad de México: Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad.
- Castillo-Domínguez, A., E. Barba-Macías, A.J. Navarrete, R. Rodiles-Hernandez, M. Jiménez-Badillo. 2011. Ictiofauna de los humedales del río San Pedro, Balancán, Tabasco, México. *Revista de Biología Tropical*, 59: 693-708.

- Chao, A., N. J. Gotelli, T.C. Hsieh, E.L. Sander, K. H. Ma, R.K. Colwell y A.M. Ellison. 2014. Rarefaction and extrapolation with Hill numbers: a framework for sampling and estimation in species diversity studies. *Ecological Monographs*, 84: 45-67.
- Charlton, R. 2008. *Fundamentals of Fluvial Geomorphology*. Londres: Routledge.
- Chávez, D., J.A. Gallardo-Cruz, J.V. Solórzano, C. Peralta-Carreta, M. Enríquez, J.A. Meave. 2020. Spatial correlates of floristic and structural variation in a Neotropical wetland forest. *Wetlands Ecology and Management*, 28: 341-356.
- Cherry, J. A. 2011. Ecology of Wetland Ecosystems: Water, Substrate, and Life. *Nature Education Knowledge*, 3: 1-16
- Christopherson, R.W y M.L. Byrne. 2006. *Geosystems: An Introduction to Physical Geography*. Toronto: Pearson Prentice Hall.
- Clarkson, B.R., A.E. Ausseil y P. Gerbeaux. 2013. Wetland ecosystem services. En: Dymond J.R. (ed). *Ecosystem Services in New Zealand: Conditions and Trends*. Lincoln: Manaaki Whenua Press.
- Córdova-Avalos, A. y J.L. Alcántara-Carbajal. 2019. Estudio de caso: La avifauna de la Reserva de la Biosfera Pantanos de Centla. En: Cruz-Angón, A., J. Cruz-Medina, J. Valero-Padilla, F.P. Rodríguez-Reynaga y E.D. Melgarejo (coords). *La Biodiversidad en Tabasco, Estudio de Estado. Vol II*. Ciudad de México: Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad.
- Cowardin, L.M., V. Carter, F.C. Golet y E.T. LaRoe. 1979. *Classification of Wetlands and Deepwater Habitats of the United States*. Washington D.C.: U.S. Department of the interior: Fish and Wildlife.

- Cronk, J.K. y M.S. Fennessy. 2001. *Wetlands Plants: Biology and Ecology*. Boca Ratón: CRC Press
- Davidse, G., M. Sousa-Sánchez y A.O. Chater (eds). 1994. *Flora Mesoamericana. Volumen 6: Alismataceae a Cyperaceae*. Londres: Universidad Nacional Autónoma de México, Missouri Botanical Garden, The Natural History Museum.
- Davidse, G., M. Sousa-Sánchez y S. Knapp (eds). 1995. *Flora Mesoamericana. Volumen 1: Psilotaceae a Salviniaceae*. Londres: Universidad Nacional Autónoma de México, Missouri Botanical Garden, The Natural History Museum.
- Diego-Pérez N., R.M. Fonseca, L. Pérez-Lozada y F. Lorea-Hernández. 1993. Vegetación de las lagunas costeras y zonas inundables del Estado de Guerrero, México. *Brenesia*, 39: 7-28
- Dodds, W.K. 2002. *Freshwater Ecology: Concepts and Environmental Applications*. San Diego: Academic Press.
- Duarte, C.M., D. Planas, J. Peñuelas. 1994. Macrophytes, taking control of an ancestral home. En: Margalef, R. (ed). *Limnology Now: a Paradigm of Planetary Problems*. Ámsterdam: Elsevier Science.
- Ducks Unlimited de México (DUMAC). 2020. Inventario y clasificación de humedales en México: un instrumento de gestión inédito. <https://dumac.org/wp-content/uploads/2020/11/MDUMAC-Mayo-Junio-2020.pdf>
- Estrada F. 2008. *Inventario de humedales del municipio de Balancán, Tabasco: Biomonitorio de Ecosistemas Lénticos y Lóticos*. Tesis de licenciatura. Universidad Juárez Autónoma de Tabasco. División académica de Ciencias Biológicas.
- Estrada, F. 2011. *Indicadores Ecológicos de la Zona Riparia del Río San Pedro, Tabasco, México*. Tesis de maestría. El Colegio de la Frontera Sur. Repositorio ECOSUR

- Finlayson, C.M. y A.G. van der Valk. 1995. Wetland classification and inventory: A summary. *Vegetatio*, 118: 185-192
- Flores-Verdugo, F., F. González, D. Segura y P. Ramírez. 1992. Mangrove ecosystems of the Pacific Coast of Mexico: distribution, structure, litterfall and detritus dynamics. En: U. Seeliger, (ed). *Coastal Plant Communities in Latin America*. Nueva York: Academic Press.
- Flores-Verdugo, F., P. Moreno-Casasola, C. Agraz-Hernández, H. López-Rosas, D. Benítez-Pardo y A. Travieso-Bello. 2007. La topografía y el hidroperíodo: dos factores que condicionan la restauración de los humedales costeros. *Boletín de la Sociedad Botánica de México*, 80: 33-47.
- Fonseca, R.M. y Lozada, L. 1993. Laguna de Coyuca. En: Diego-Pérez N. y Fonseca R.M. (eds). *Estudios Florísticos en Guerrero, No. 1*. México D.F.: Las prensas de Ciencias, Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México.
- García-García, A. y E.F. Kauffer-Michel. 2011. Las cuencas compartidas entre México, Guatemala y Belice: Un acercamiento a su delimitación y problemática general. *Frontera Norte*, 23: 131-162.
- Garrido A., J.L. Pérez y C. Enríquez. 2010. Delimitación de zonas funcionales de las cuencas hidrográficas de México. En: Cotler H. (coord.) *Las Cuencas Hidrográficas de México. Diagnóstico y Priorización*. México: Instituto Nacional de Ecología, Fundación Gonzalo Río Arronte I.A.P.
- González-Elizondo, M.S., A.A. Reznicek y J.A. Tena-Flores. 2018. Cyperaceae in México: Diversity and distribution. *Botanical Sciences*, 96: 305-331.
- Gonzalez-Villela, R., M.J. Montero-Martínez. 2017. Efectos del cambio climático en la disponibilidad de agua en el caudal del río Usumacinta, México. En: Soares, D. y A. García-

- García (coords). *La Cuenca del Río Usumacinta desde la Perspectiva del Cambio Climático*. Ciudad de México: Instituto Mexicano de Tecnología del Agua.
- Grace, J.B. 1993. The adaptive significance of clonal reproduction in angiosperms: an aquatic perspective. *Aquatic Botany*, 44: 159-180.
- Greenson, P.E., J.R. Clark y J.E. Clark. 1979. *Wetland Functions and Values: The State of Our Understanding*. Minneapolis: American Water Resources Association.
- Gregory S.V., F.J. Swanson, W.A. McKee y K.W. Cummins. 1991. An ecosystem perspective of riparian zones. *BioScience*, 41: 540-51.
- Guerra-Martínez, V. y S. Ochoa-Gaona. 2005. Evaluación espacio-temporal de la vegetación y uso del suelo en la Reserva de la Biosfera Pantanos de Centla, Tabasco (1990-2000). *Investigaciones Geográficas, Boletín del Instituto de Geografía, UNAM*, 59: 7-25.
- Gutiérrez, B.C. y M.G. Zolá. 1987. Hidrófitas de Nevería, Veracruz, México. *Biotica*, 12: 21-34.
- Hamilton, S.K. 2009. Flood plains. En: Likens, G.E. (ed). *Encyclopedia of Inland Waters*. Oxford: Elsevier.
- Hernández-Trejo, H., M.C. Jesús-García, A.D. Anacleto-Rosas y V. Rivera Monroy. 2019. Los manglares. En: Cruz-Angón, A., J. Cruz-Medina, J. Valero-Padilla, F.P. Rodríguez-Reynaga y E.D. Melgarejo (coords). *La Biodiversidad en Tabasco, Estudio de Estado. Vol II*. Ciudad de México: Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad.
- Heynes-Silerio S.A., M.S. Gonzáles-Elizondo, L. Ruacho-González, M. Gonzáles-Elizondo y I.L. López-Enríquez. 2017. Vegetación de humedales de Durango, Durango, México. *Revista Mexicana de Biodiversidad*, 88: 358-364.

- Hill, M.O. 1973. Diversity and evenness: a unifying notation and its consequences. *Ecology*, 54: 427-432.
- Houston, M.A. 1994. *Biological Diversity*. Cambridge: Cambridge University Press.
- Hsieh, T.C., K.H. Ma y A. Chao. 2016. iNEXT: an R package for rarefaction and extrapolation of species diversity (Hill numbers). *Methods in Ecology and Evolution*, 7: 1451-1456
- Huerta, L. 1978. Vegetación acuática y subacuática. En: Rzedowski, J. *Vegetación de México*. México D.F.: Limusa.
- Hulshof C.M. y M.J. Spasojevic. 2020. The edaphic control of plant diversity. *Global Ecology and Biogeography*, 29: 1634-1650
- Isaac-Márquez, R., B. de Jong, A. Eastmond, S. Ochoa-Gaona y S. Hernández. 2005. Estrategias productivas campesinas: un análisis de los factores condicionantes del uso del suelo en el oriente de Tabasco, México. *Universidad y Ciencia*, 21: 56-72.
- Isaac-Márquez, R., B. de Jong, A. Eastmond, S. Ochoa-Gaona, S. Hernández y J.L. Sandoval. 2008. Programas gubernamentales y respuestas campesinas en el uso del suelo: el caso de la zona oriente de Tabasco, México. *Región y Sociedad*, 20: 97-129.
- Islas-Tenorio, J.J., R.M. Saénz-Pita, D.H. Beltrán-Castillo y J.E. Valdes-Vigil. 2006. *Carta Geológico-Minera Tenosique E15-9*, escala 1:250 000. Servicio Geológico Mexicano.
- Jesús-García, M.C., H. Hernández-Trejo, M. Campos-Hervert y A.D. Anacleto-Rosas. 2019. Estudio de caso: Patrón de diversidad en comunidades hidrófitas emergentes en la Reserva de la Biosfera Pantanos de Centla. En: Cruz-Angón, A., J. Cruz-Medina, J. Valero-Padilla, F.P. Rodríguez-Reynaga y E.D. Melgarejo (coords). *La Biodiversidad en Tabasco, Estudio de Estado. Vol II*. Ciudad de México: Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad.

- Jost, L. 2006. Entropy and diversity. *Oikos*, 113: 363-375.
- Keddy, P. A. 2010. *Wetlands Ecology: Principles and Conservation*. Cambridge: Cambridge University Press.
- Kent, M. 2012. *Vegetation Description and Data Analysis (2ed.)*. Chichester: Wiley-Blackwell.
- Kolb, M. y L. Galicia. 2012. Challenging the linear forestation narrative in the Neo-tropic: regional patterns and processes of deforestation and regeneration in southern Mexico. *The Geographical Journal*, 178: 147-161.
- Landgrave, R. y P. Moreno-Casasola. 2012. Evaluación cuantitativa de la pérdida de humedales en México. *Investigación Ambiental*, 4: 19-35
- Lite, S.J., K.J. Bagstad y J.C. Stromberg. 2005. Riparian plant species richness along lateral and longitudinal gradients of water stress and flood disturbance, San Pedro River, Arizona, USA. *Journal of Arid Environments*, 63: 785-813.
- Lobato-de Magalhaes, T. y M. Martínez. 2018. Temporary freshwater wetlands floristics in central Mexico highlands. *Botanical Sciences*, 96: 138-156.
- López Medellín, X.S.M. y E. Ezcurra. 2012, La productividad de los manglares en el noroeste de México: un metanálisis de los datos actuales. *Diario de la Conservación Costera*, 16: 399-403
- López- Olmedo, L.I. 2001. *Estructura y Composición Florística de las Sabanas de la Región de Nizanda y Chivela, Istmo de Tehuantepec (Oaxaca), México*. Tesis de licenciatura. Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México.

- López-Jiménez, L.N, D.A Jiménez-López, O. Castillo-Acosta, J.A. Gallardo-Cruz y A.I. Fernández-Montes de Oca. 2020. Plantas Vasculares de la Reserva de Biosfera Pantanos de Centla, México. *Botanical Sciences*, 98: 159-209.
- López-Portillo, J. y E. Ezcurra. 2002. Los Manglares de México: una revisión. *Madera y Bosques*, número especial: 27-51.
- Lot, A y A. Novelo. 1988. Vegetación y flora acuática del Lago de Pátzcuaro, Michoacán. *The Southwestern Naturalist*, 33: 167-175.
- Lot, A. 1991. Vegetación y flora vascular acuática del estado de Veracruz. Tesis doctoral. Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México, México D.F. 226 pp.
- Lot, A. 2004. Flora and vegetation of freshwater wetlands in the coastal zone of the Gulf of Mexico. En: Caso, M.; I. Pisanty y E. Ezcurra, (eds). *Environmental Analysis of the Gulf of Mexico*. México D.F.: SEMARNAT, Instituto Nacional de Ecología, Instituto de Ecología A.C., Harte Research Institute for Gulf of Mexico Studies, Texas A & M University.
- Lot, A. 2012. Las monocotiledóneas acuáticas y subacuáticas de México. *Acta Botanica Mexicana*, 100: 135-148.
- Lot, A. y Olvera, M. 2011. Angiospermas acuáticas. En: Cruz-Angón, A. (ed). *La Biodiversidad en Veracruz Estudio de Estado, Volumen 2*. México D.F.: Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad, Gobierno del Estado de Veracruz, Universidad Veracruzana, Instituto de Ecología, A.C.
- Lot, A., C. Zepeda y A. Mora. 2015. Vegetación acuática y subacuática de México. En: Lot, A. (ed). *Catálogo de la Flora y la Vegetación de los Humedales Mexicanos*. México D.F.: UNAM, IB.

- Lot, A., R. Medina y F. Chiang (eds). 2013. *Plantas Acuáticas Mexicanas: Una Contribución a la Flora de México*. México D.F.: Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México.
- Macossay-Cortez, A., A.J. Sánchez, R. Florido, L. Huidobro y H. Montalvo-Urgel. 2011. Historical and environmental distribution of ichthyofauna in the tropical wetland of Pantanos de Centla, southern Gulf of Mexico. *Acta Ichthyologica et Piscatoria*, 41: 229-245.
- Madsen, J.D., P.A. Cámaras, W.F. James, E.W. Koch y D.F. Westlake. 2001. The interaction between, sediment dynamics and submersed macrophytes. *Hydrobiologia*, 444: 71-84.
- Malanson, GP. 1993. *Riparian Landscapes*. Cambridge: Cambridge University Press.
- March, I. y J.C. Fernández. 2003. La gran cuenca del río Usumacinta: una contradicción regional. En: Ávila, P. (ed). *Agua, Medio Ambiente y Desarrollo en el siglo XXI: México Desde una Perspectiva Global y Regional*. Zamora: El colegio de Michoacán, Secretaria de Urbanismo y Medio Ambiente, SEMARNAT: Instituto Mexicano de Tecnología del Agua.
- March, I. y M. Castro. 2010. La cuenca del río Usumacinta: perfil y perspectivas para su conservación y desarrollo sustentable. En: Cotler, H. (ed). *Las Cuencas Hidrográficas de México Diagnóstico y Priorización*. México D.F.: Pluralia Ediciones e impresiones S.A de C.V.
- Martín-Closas, C. 2003. The fossil record and evolution of freshwater plants: A review. *Geologica Acta*, 4: 315-338.
- Martínez-Camilo, R., J.A. Gallardo-Cruz, J.V. Solórzano, C. Peralta-Carreta, D.A. Jiménez-López, O. Castillo-Acosta, M. Sánchez-González, J.A. Meave. 2020, An Assessment of the Spatial Variability of Tropical Swamp Forest along a 300 km Long Transect in the Usumacinta River Basin, Mexico. *Forest*, 11: 1-15

- Meave, J.A., J.A. Gallardo-Cruz, C.A. Méndez Hernández, R. Martínez-Camilo, M.E. Véliz Pérez, J. Carabias (coords). 2021. *Tipos de Vegetación de la Cuenca del Río Usumacinta*. Ciudad de México: Universidad Iberoamericana, A.C.
- Meli, P., L. Ruiz y J. Carabias. 2015. La vegetación riparia. En: Carabias J., J. de la Maza y R. Cadena. (coords). *Conservación y Desarrollo Sustentable en la Selva Lacandona: 25 Años de Actividades y Experiencias*. México D.F.: Natura y Ecosistemas Mexicanos, A.C.
- Mitsch, W. y J. Gosselink. 2002. *Wetlands*. Hoboken: John Wiley & Sons.
- Mora-Olivo, A., J.L. Villaseñor y M. Martínez. 2013. Las plantas vasculares acuáticas estrictas y su conservación en México. *Acta Botanica Mexicana*, 103: 27-63.
- Moreno-Casasola, P. y H. López. 2009. Muestreo y análisis de la vegetación de humedales. En: Moreno-Casasola, P. y B. Warner (eds). *Breviario para Describir, Observar y Manejar Humedales*. Xalapa: RAMSAR, Instituto de Ecología, CONANP, US Fish and Wildlife Service, US State Department.
- Moreno-Casasola, P., E. Cejudo-Espinosa, A. Capistrán-Barradas, D. Infante-Mata, H. López-Rosas, G. Castillo-Campos, J. Pale-Pale y A. Campos-Cascaredo. 2010. Composición florística, diversidad y ecología de humedales herbáceos emergentes en la planicie costera central de Veracruz, México. *Boletín de la Sociedad Botánica de México*, 87: 29-50.
- Mueller-Dombois, D. y H. Ellenberg. 1974. *Aims and Methods of Vegetation Ecology*. Nueva York: John Wiley and Sons.
- Naiman, R.J. y H. Decamps. 1997. The ecology of interfaces: Riparian zones. *Annual reviews*, 28: 621-658.

- Naiman, R.J., H. Decamps y M. Pollock. 1993. The Role of Riparian Corridors in Maintaining Regional Biodiversity. *Ecological Applications*, 3: 209-212.
- Novelo, A. 2006. *Plantas acuáticas de la Reserva de la Biosfera Pantanos de Centla*. México D.F.: Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad y Espacios Naturales y Desarrollo Sustentable.
- Ocaña, D. y A. Lot. 1996. Estudio de la vegetación acuática vascular del sistema fluvio lagunar deltaico del Río Palizada en Campeche, México. *Anales del Instituto de Biología, UNAM. Serie Botánica*, 67: 303-327.
- Ochoa-Gaona, S., L.J. Ramos-Ventura, F. Moreno-Sandoval, N.C. Jiménez-Pérez, M.A. Haas-Ek, L.E. Muñoz-Delgado. 2018. Diversidad de flora acuática y ribereña en la cuenca del río Usumacinta, México. *Revista Mexicana de Biodiversidad*, 89: 3-44.
- Olmsted, I. 1993. Wetlands of Mexico. En: Whigham, D., D. Dykjavá y S. Hejný. (eds). *Wetlands of the World I: Inventory, Ecology and Management*. Dordrecht: Kluwer Academic Publishers.
- Orozco-Segovia A. y A. Lot. 1976. La vegetación de las zonas inundables del sureste de Veracruz. *Biotica*, 1:1-44.
- Palomeque-Martínez, I., I. Contreras-Rodríguez, O. Castillo-Acosta, J. Canul-Hernández, L. Cámara-Cabrales, H. Hernández-Trejo, A.L. García-Pérez, S. Izquierdo-Valenzuela, C. Zequeira-Larios, J. Zavala-Cruz. 2011. Vegetación y Uso del Suelo de la Reserva Ecológica Cascadas de Reforma, Balancán, Tabasco. *Kuxulkab' Revista de Divulgación de la División Académica de Ciencias Biológicas*, 32: 49-59

- Peralta-Peláez, L.A. y Moreno-Casasola, P. 2009. Composición florística y diversidad de la vegetación de humedales en los lagos interdunarios de Veracruz. *Boletín de la Sociedad Botánica de México*, 85: 89-101.
- R Core Team. 2020. R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. <https://www.r-project.org/>
- Reddy, K.R. y R.D. Delaune. 2008. *Biogeochemistry of Wetlands: Science and Applications*. Boca Ratón: CRC Press.
- Rico-Gray, V. y M. Palacios-Ríos. 1996. Salinidad y el nivel del agua como factores en la distribución de la vegetación en la ciénega del NW de Campeche. *Acta Botanica Mexicana*, 34: 53-61.
- Rodríguez-Aldabe, Y. 2014. El bajo Usumacinta. Repositorio institucional, Centro GEO. https://idegeo.centrogeo.org.mx/uploaded/documents/YRA_El_bajo_Usumacintaintegrado.pdf
- Rodríguez-Zúñiga, M.T., C. Troche-Souza, A.D. Vásquez-Lule, J.D. Márquez-Mendoza, B. Vázquez-Balderas, L. Valderrama-Landeros, S. Velázquez Salazar, M.I. Cruz-López, R. Ressler, A. Uribe-Martínez, S. Cerdeira-Estrada, J. Acosta-Velázquez, J. Díaz-Gallegos, R. Jiménez-Rosenberg, L. Fueyo-Mac Donald y C. Galindo-Leal. 2013. *Manglares de México: Extensión, Distribución y Monitoreo*. México D.F.: Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad.
- Rojas, J. y A. Novelo. 1995. Flora y vegetación acuáticas del Lago de Cuitzeo, Michoacán, México. *Acta Botanica Mexicana*, 31: 1-17.
- Saavedra A., D.M. López y L.A. Castellanos. 2015. Descripción del medio físico de la cuenca media del río Usumacinta en México. En: Carabias, J., J. de la Maza y R. Cadena. (coords).

Conservación y Desarrollo Sustentable en la Selva Lacandona. México D.F.: Natura y Ecosistemas Mexicanos, A.C. 14

Saavedra, A., D.M. López y L.A. Castellanos. 2019. *Análisis integral del Paisaje. Elementos conceptuales y metodológicos. Estudio de caso Cuenca del Río Usumacinta*. Ciudad de México: Centro de investigaciones en Ciencias de Información Geoespacial, A.C.

Schuettpeitz, E., H. Schneider, A.R. Smith, P. Hovenkamp, J. Prado, G. Rouhan, A. Salino, M. Sundue, T. E. Almeida, B. Parris, E.B. Sessa, A.R. Field, A.L. de Gasper, C.J. Rothfels, M.D. Windham, M. Lehnert, B. Dauphin, A. Ebihara, S. Lehtonen, P.B. Schwartsburd, J. Metzgar, L. Zhang, L. Kuo, P.J. Brownsey, M. Kato, y M.D. Arana. 2016. A community-derived classification for extant lycophytes and ferns. *Journal of Systematics and Evolution*. 54: 563-603.

Scott, D.A. y T.A. Jones. 1995. Classification and inventory of wetlands: A global overview. *Vegetatio*, 118: 3-16.

Sculthorpe, C.D. 1967. *The Biology of Aquatic Vascular Plants*. Londres: Edward Arnold Ltd.

Sedov, S., E. Solleiro-Rebolledo, S.L. Fedick, T. Pi-Puig, E. Vallejo-Gómez y M.L. Flores-Delgadillo. 2008. Micromorphology of soil Catena in Yucatán: Pedogenesis and Geomorphological Processes in a Tropical Karst Landscape. En: Kapur, S., A. Mermut y G. Stoops (eds). *New Trends in Soil Micromorphology*. Berlin: Springer.

Soares, D. y A. García-García (coords). 2017. *La Cuenca del Río Usumacinta desde la Perspectiva del Cambio Climático*. Juitepec: Instituto Mexicano de Tecnología del Agua.

Solis-Castillo, B., M.A. Ortiz-Pérez y E. Solleiro-Rebolledo. 2014. Unidades geomorfológico-ambientales de las Tierras Bajas Mayas de Tabasco-Chiapas en el río Usumacinta: Un registro de los procesos aluviales y pedológicos durante el Cuaternario. *Boletín de la Sociedad Geológica Mexicana*, 66: 279-290.

- Solórzano, J.V., J.A. Gallardo-Cruz, C. Peralta-Carreta, R. Martínez-Camilo y A. Fernández-Montes de Oca. 2020. Plant community composition patterns in relation to microtopography and distance to water bodies in a tropical forested wetland. *Aquatic Botany*, 167: 1-11.
- Spence, D.H.N. 1982. The zonation of plants in freshwater lakes. En: Macfayden A. y E.D. Ford. (eds). *Advances in Ecological Research, Vol. 12*. Londres: Academic Press.
- Standley, P.C. y J.A. Steyermark. 1952. *Flora of Guatemala*. (Volumen 24, parte III) Chicago: Chicago Natural History Museum.
- Stevens, W.D., C. Ulloa-Ulloa, A. Pool y O.M. Montiel (eds). 2001. *Flora de Nicaragua*. St. Louis: Missouri Botanical Garden.
- Téllez-García C.P. y J.I. Valdez-Hernández. 2012. Caracterización estructural del manglar en el Estero Palo Verde, Laguna de Cuyutlán, Colima. *Revista Chapingo Serie Ciencias Forestales y del Ambiente*, 18: 396-408
- Terradas, J. 2001. *Ecología de la Vegetación: De la Ecofisiología de las Plantas a la Dinámica de Comunidades y Paisajes*. Barcelona: Omega
- Thom, B.G. 1967. Mangrove Ecology and Deltaic Geomorphology: Tabasco, Mexico. *Journal of Ecology*, 55: 301-343
- Thomaz, S.M., F.A. Esteves, K.J. Murphy, A.M. dos Santos y R.D. Guariento. 2008. Aquatic macrophytes in the tropics: ecology, of populations and communities, impacts of invasions and use by man. En: Del Claro, K., P.S. Oliveira y V. Rico-Gray. (eds). *Tropical Biology and Conservation Management. Vol. IV. Botany*. Oxford: EOLSS Publishers.

- Toledo, A. 2003. *Ríos, Costas y Mares: Hacia un Análisis Integrado de las Regiones Hidrológicas de México*. México D.F.: Secretaría del Medio Ambiente y Recursos Naturales, Instituto Nacional de Ecología, El Colegio de Michoacán.
- Turner, R.K., J.C.J.M. van den Bergh, T. Söderqvist, A. Barendse, J. van der Straaten, E. Maltby y E.C. van Ierland. 2000. Ecological-economic analysis of wetlands: scientific integration for management and policy. *Ecological Economics*, 35: 7-23.
- Van der Maarel, E. 1979. Transformation of cover-abundance values in phytosociology and its effects on community similarity. *Vegetatio*, 39: 97-114.
- van der Maarel, E. 2005. Vegetation ecology: an overview. En: van der Maarel, E. (ed). *Vegetation Ecology*. Oxford: Blackwell Publishing.
- van der Valk, A. G. 1989. *Northern Prairie Wetlands*. Ames: Iowa State University Press.
- van der Valk, A.G. 2012. *The Biology of Freshwater Wetlands*. Nueva York: Oxford University Press.
- van Groenendael, J.M., L. Klimes, J. Klimesova y R.J.J. Hendriks. 1996. Comparative ecology of clonal plants. *Philosophical Transactions of the Royal Society*, 351: 1331-1339.
- Velazco-Macías, C., R. Foroughbakhch, M.A. Alvarado, G.J. Alanis. 2008. La familia Nymphaeaceae en el estado de Nuevo León, México. *Journal of the Botanical Research Institute of Texas*, 2: 593-603.
- Vis, C., C. Hudon y R. Carignan. 2003. An evaluation of approaches used to determine the distribution and biomass of emergent and submerged aquatic macrophytes over large spatial scales. *Aquatic Botany*, 77: 187-201.

West, R.C., N.P. Psuty y B.G. Thom. 1985. *Las Tierras Bajas de Tabasco, en el Sureste de México*.

Villahermosa: Gobierno del Estado de Tabasco, Instituto de Cultura de Tabasco.

Wheeler, B.D., R.P. Money y S.C. Shaw. 2002. Freshwater wetlands. En: Perrow, M.R. y A.J. Davy.

(eds). *Handbook of Ecological Restoration. Vol.2. Restoration in Practice*. Nueva York:

Cambridge University Press.

Zedler, J.B. y S. Kercher. 2005. Wetlands resources: Status, trends, ecosystem services and

restorability. *Annual Reviews of Environmental Resources*, 30: 39-74.

Apéndice I. Listado de taxones de plantas presentes en la vegetación herbácea de los humedales del río San Pedro (Tabasco, México) colectadas en los diez sitios de muestreo. La lista se basó en los sistemas de clasificación APG IV (angiospermas) y PPG I (helechos). Las morfoespecies que no fueron determinadas en ningún nivel taxonómico quedaron clasificadas como desconocidas.

Pteridofitas		
Polypodiopsida		
Familia	Especie	Abreviatura
Blechnaceae	<i>Blechnum serrulatum</i> Rich	Blec-serr
Thelypteridaceae	<i>Cyclosorus interruptus</i> (Willd.) H. Itô.	Thel-inte
Salviniaceae	<i>Salvinia auriculata</i> Aubl.	Salv-auri
Angiospermas		
Familia	Especie	Abreviatura
Nymphaeaceae	<i>Nymphaea ampla</i> (Salisb.) DC.	Nymp-ampl
Monocotiledóneas		
Familia	Especie	Abreviatura
Alismataceae	<i>Sagittaria lancifolia</i> L.	Sagi-lanc
Amaryllidaceae	<i>Crinum americanum</i> L.	Crin-amer
Cyperaceae	<i>Cladium jamaicense</i> Crantz	Clad-jama
	Cyperaceae sp.01	Cype-sp.01
	<i>Cyperus articulatus</i> L.	Cype-arti
	<i>Cyperus lundellii</i> O'Neill	Cype-lund
	<i>Eleocharis cellulosa</i> Torr.	Eleo-cell
	<i>Eleocharis interstincta</i> (Vahl) Roem. & Schult.	Eleo-inte
	Eleocharis sp.01	Eleo-sp.01
	<i>Fuirena camptotricha</i> C.Wright	Fuir-camp
	<i>Fuirena simplex</i> Vahl	Fuir-simp
	<i>Fuirena stephani</i> Ramos & Diego	Fuir-step
	<i>Rhynchospora</i> aff. <i>colorata</i> (L.) H.Pfeiff	Rhyn-colo
	<i>Scleria macrophylla</i> J.Presl & C.Presl	Scle-macr

Orchidaceae	<i>Bletia purpurea</i> (Lam.) A.DC.	Blet-purp
Poaceae	<i>Coleataenia rigidula</i> (Bosc ex Nees) LeBlond	Cole-rigi
	<i>Ischaemum latifolium</i> (Spreng.) Kunth	Isch-lati
	Panicum sp.01	Pani-sp.01
	<i>Phragmites australis</i> (Cav.) Trin. ex Steud.	Phra-aust
	Poaceae sp. 01	Poac-sp.01
	Poaceae sp. 02	Poac-sp.02
	Poaceae sp. 03	Poac-sp.03
	Poaceae sp. 04	Poac-sp.04
	Poaceae sp. 05	Poac-sp.05
	Poaceae sp. 06	Poac-sp.06
	Poaceae sp. 07	Poac-sp.07
Pontederiaceae	<i>Pontederia cordata</i> var. <i>sagittata</i> (C.Presl) Schery	Pont-cord
Typhaceae	<i>Typha domingensis</i> Pers.	Thyp-domi

Eudicotiledóneas

Familia	Especie	Abreviatura
Apocynaceae	<i>Pentalinon andrieuxii</i> (Müll.Arg.) B.F.Hansen & Wunderlin	Pent-andr
Apiaceae	<i>Hydrocotyle leucocephala</i> Cham. & Schltdl.	Hydr-leuc
Asteraceae	<i>Ageratina malacolepis</i> (B.L.Rob.) R.M.King & H.Rob.	Ager-mala
	Mikania sp.01	Mika-sp.01
	<i>Wedelia acapulcensis</i> Kunth	Wede-acap
Chrysobalanaceae	<i>Chrysobalanus icaco</i> L.	Chry-icac
Combretaceae	<i>Bucida buceras</i> L.	Buci-buce
Convolvulaceae	Convolvulaceae sp.01	Conv-sp.01
	<i>Ipomoea carnea</i> Jacq.	Ipom-carn
	<i>Ipomoea sagittata</i> Poir.	Ipom-sagi
	Ipomoea sp.01	Ipom-sp.01
Cucurbitaceae	Cucurbitaceae sp.01	Cucu-sp.01

Euphorbiaceae	<i>Caperonia palustris</i> (L.) A.St.-Hil.	Cape-palu
Fabaceae	<i>Dalbergia glabra</i> (Mill.) Standl.	Dalb-glab
	<i>Lonchocarpus</i> sp.01	Lonc-sp.01
	<i>Mimosa pigra</i> L.	Mimo-pigr
	<i>Vigna</i> sp.01	Vign-sp.01
	<i>Vigna</i> sp.02	Vign-sp.02
	<i>Zygia recordii</i> Britton & Rose	Zygi-reco
Hydrophyllaceae	<i>Hydrolea</i> sp.01	Hydr-sp.01
	<i>Hydrolea spinosa</i> L.	Hydr-spin
Loganiaceae	<i>Mitreola petiolata</i> (J.F.Gmel.) Torr. & A.Gray	Mitr-peti
Malvaceae	<i>Hibiscus</i> sp.01	Hibi-sp.01
Onagraceae	<i>Ludwigia</i> aff. <i>octovalvis</i> (Jacq.) P.H.Raven	Ludw-octo
Passifloraceae	<i>Passiflora foetida</i> L.	Pass-foet
Polygonaceae	<i>Polygonum</i> sp.01	Poly-sp.01
	<i>Rumex</i> sp.01	Rume-sp.01
Rubiaceae	Rubiaceae sp.01	Rubi-sp.01
	<i>Spermacoce densiflora</i> (DC.) Alain	Sper-dens
Sapotaceae	<i>Manilkara zapota</i> (L.) P. Royen	Mani-sapo
Solanaceae	<i>Physalis</i> sp.01	Phys-sp.01
Verbenaceae	<i>Phyla nodiflora</i> (L.) Greene	Phyl-nodi
	<i>Phyla stoechadifolia</i> (L.) Small	Phyl-stoe
	<i>Phyla strigulosa</i> (M.Martens & Galeotti) Moldenke	Phyl-stri
Vitaceae	<i>Cissus verticillata</i> (L.) Nicolson & C.E.Jarvis	Ciss-vert

Desconocidas

	Abreviatura
Desconocida sp. 01	Desc-sp.01
Desconocida sp. 02	Desc-sp.02
Desconocida sp. 03	Desc-sp.03
Desconocida sp. 04	Desc-sp.04
Desconocida sp. 05	Desc-sp.05

Desconocida sp. 06	Desc-sp.06
Desconocida sp. 07	Desc-sp.07
Desconocida sp. 08	Desc-sp.08
Desconocida sp. 09	Desc-sp.09

Apéndice II. Valores de importancia relativa (VIR) de las 76 especies presentes en la vegetación herbácea de los humedales del río San Pedro. Se desglosan los diferentes componentes del VIR, la frecuencia hace referencia a los sitios en que estuvo presente la especie. Las especies están referidas por su abreviatura y están en orden descendente de acuerdo con su VIR.

Especies	Cobertura (m ²)	Cobertura relativa	Frecuencia	Frecuencia relativa	VIR
Clad-jama	149.3	41.229	100	4.854	46.084
Eleo-inte	53.362	14.736	40	1.942	16.678
Wedde-acap	21.52	5.943	80	3.883	9.826
Typh-domi	9.65	2.665	70	3.398	6.063
Eleo-cell	19.6	5.413	10	0.485	5.898
Ludw-octo	5.484	1.514	80	3.883	5.398
Ipom-sagi	2.196	0.606	80	3.883	4.490
Blec-serr	7.06	1.950	50	2.427	4.377
Pass-foet	3.534	0.976	70	3.398	4.374
Ipom-carn	8.41	2.322	40	1.942	4.264
Fuir-simp	3.73	1.030	60	2.913	3.943
Eleo-sp01	7.81	2.157	30	1.456	3.613
Scle-macr	9.39	2.593	20	0.971	3.564
Cype-lund	2.24	0.619	60	2.913	3.531
Rubi-sp01	1.83	0.505	60	2.913	3.418
Hydr-spin	1.704	0.471	60	2.913	3.383
Ager-mala	3.352	0.926	50	2.427	3.353
Poac-sp01	4.21	1.163	40	1.942	3.104

Mimo-pigr	5.96	1.646	30	1.456	3.102
Nymp-ampl	1.65	0.456	50	2.427	2.883
Dalb-glab	3.27	0.903	40	1.942	2.845
Phyl-stoe	3.814	1.053	30	1.456	2.510
Sper-dens	1.65	0.456	40	1.942	2.397
Sagi-lanc	1.37	0.378	40	1.942	2.320
Phra-aust	4.2	1.160	20	0.971	2.131
Pent-andr	1.73	0.478	30	1.456	1.934
Cape-palu	1.332	0.368	30	1.456	1.824
Lonc-sp01	1.11	0.307	30	1.456	1.763
Isch-lati	4.36	1.204	10	0.485	1.689
Blet-purp	0.83	0.229	30	1.456	1.686
Rhyn-colo	0.82	0.226	30	1.456	1.683
Hydr-leuc	0.78	0.215	30	1.456	1.672
Cucu-sp01	0.75	0.207	30	1.456	1.663
Pani-sp01	0.58	0.160	30	1.456	1.616
Crin-amer	0.27	0.075	30	1.456	1.531
Ciss-vert	1.77	0.489	20	0.971	1.460
Phyl-stri	1.1	0.304	20	0.971	1.275
Cype-arti	0.742	0.205	20	0.971	1.176
Cype-sp01	0.48	0.133	20	0.971	1.103
Pont-cord	0.29	0.080	20	0.971	1.051
Hydr-sp01	0.27	0.075	20	0.971	1.045
Cole-rigi	0.21	0.058	20	0.971	1.029
Mitr-peti	0.17	0.047	20	0.971	1.018
Mika-sp01	0.14	0.039	20	0.971	1.010
Conv-sp01	0.13	0.036	20	0.971	1.007
Desc-sp.09	0.13	0.036	20	0.971	1.007
Poac-sp04	0.08	0.022	20	0.971	0.993
Desc-sp08	1.5	0.414	10	0.485	0.900
Phys-sp01	1.14	0.315	10	0.485	0.800

Poac-sp03	1.01	0.279	10	0.485	0.764
Desc-sp05	0.75	0.207	10	0.485	0.693
Vign-sp02	0.67	0.185	10	0.485	0.670
Poac-sp02	0.51	0.141	10	0.485	0.626
Fuir-step	0.41	0.113	10	0.485	0.599
Poac-sp07	0.35	0.097	10	0.485	0.582
Phyl-nodi	0.31	0.086	10	0.485	0.571
Poac-sp05	0.16	0.044	10	0.485	0.530
Desc-sp01	0.092	0.025	10	0.485	0.511
Desc-sp07	0.09	0.025	10	0.485	0.510
Poac-sp06	0.09	0.025	10	0.485	0.510
Zygi-reco	0.09	0.025	10	0.485	0.510
Fuir-camp	0.08	0.022	10	0.485	0.508
Buci-buce	0.04	0.011	10	0.485	0.496
Chry-icac	0.04	0.011	10	0.485	0.496
Desc-sp02	0.04	0.011	10	0.485	0.496
Desc-sp03	0.04	0.011	10	0.485	0.496
Desc-sp06	0.04	0.011	10	0.485	0.496
Mani-sapo	0.04	0.011	10	0.485	0.496
Poly-sp01	0.04	0.011	10	0.485	0.496
Rume-sp01	0.04	0.011	10	0.485	0.496
Salv-auri	0.04	0.011	10	0.485	0.496
Thel-inte	0.04	0.011	10	0.485	0.496
Vign-sp01	0.04	0.011	10	0.485	0.496
Desc-sp04	0.024	0.007	10	0.485	0.492
Hibi-sp01	0.024	0.007	10	0.485	0.492
Ipom-sp01	0.012	0.003	10	0.485	0.489
