

00381

40

2eq.



UNIVERSIDAD NACIONAL  
AUTONOMA DE MEXICO

FACULTAD DE CIENCIAS  
DIVISION DE ESTUDIOS DE POSGRADO

DISTRIBUCION Y DIVERSIDAD DE SELVAS BAJAS  
DE MEXICO: RELACIONES CON EL CLIMA  
Y EL SUELO

258119

T E S I S

QUE PARA OBTENER EL GRADO ACADEMICO DE  
DOCTORA EN CIENCIAS  
(BIOLOGIA)

P R E S E N T A :  
ROSA IRMA TREJO VAZQUEZ

DIRECTOR DE TESIS: DR. RODOLFO DIRZO MINJAREZ

MEXICO, D.F.

1998



Universidad Nacional  
Autónoma de México



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

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

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

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

ESTA  
SALUD  
ES  
LA  
VIA  
DE  
LA  
VIDA

RESERVA  
DE  
DIRECHOS  
DE  
AUTORIA

El presente documento es una obra de arte que ha sido creada por el autor con el fin de expresar sus ideas y sentimientos. Se reserva todos los derechos de autor y se prohíbe la reproducción total o parcial sin el consentimiento escrito del autor.

Este documento es una obra de arte que ha sido creada por el autor con el fin de expresar sus ideas y sentimientos. Se reserva todos los derechos de autor y se prohíbe la reproducción total o parcial sin el consentimiento escrito del autor.

El presente documento es una obra de arte que ha sido creada por el autor con el fin de expresar sus ideas y sentimientos. Se reserva todos los derechos de autor y se prohíbe la reproducción total o parcial sin el consentimiento escrito del autor.

Este documento es una obra de arte que ha sido creada por el autor con el fin de expresar sus ideas y sentimientos. Se reserva todos los derechos de autor y se prohíbe la reproducción total o parcial sin el consentimiento escrito del autor.

El presente documento es una obra de arte que ha sido creada por el autor con el fin de expresar sus ideas y sentimientos. Se reserva todos los derechos de autor y se prohíbe la reproducción total o parcial sin el consentimiento escrito del autor.

Este documento es una obra de arte que ha sido creada por el autor con el fin de expresar sus ideas y sentimientos. Se reserva todos los derechos de autor y se prohíbe la reproducción total o parcial sin el consentimiento escrito del autor.

## RESUMEN

La selva baja caducifolia (SBC) (Miranda y Hernández-X., 1963), constituye cerca del 60% de la vegetación tropical de México, es la representación más norteña de las comunidades tropicales en el continente y probablemente son los bosques más extensos de su tipo en Latinoamérica. En este trabajo se hace una descripción de su distribución y las condiciones físicas en las que se establece este tipo de vegetación en México, a partir de un análisis cartográfico, así como un análisis de su estructura y diversidad florística basado en 20 muestreos de 0.1 ha, representativos del ámbito geográfico y ecológico en el que se desarrolla, en donde fueron censadas todas las plantas con un DAP  $\geq$  1 cm.

El análisis de la información confirma la gran amplitud ambiental y geográfica en la que se distribuyen las SBC en el país. Existen preferencias en las condiciones abióticas en las que se establecen, como los climas cálido subhúmedos, con una marcada estacionalidad, lo que les confiere la característica que los distingue de otros bosques tropicales. Las condiciones promedio en las que se desarrollan estas selvas se reflejan en su fisonomía, de manera que al alejarse de la condición típica, las comunidades adquieren características de las comunidades aledañas, con afinidades xéricas o más húmedas, de acuerdo a la dirección en la que se observe el gradiente de cambio.

El asentamiento de las SBC en relieve accidentado (laderas de lomeríos y serranías), contribuyen a crear un ambiente, que se constituye en una matriz heterogénea (diferentes orientaciones, captación de radiación, microcuencas más húmedas, afloramientos rocosos, cambios en el suelo, disponibilidad de nutrimentos, etc.) en la cual se desarrollan las diferentes especies que componen a estas selvas. Toda esta gran variación influye directamente en los parámetros estructurales, como la densidad, la estratificación y la cobertura, así como en la proporción de distintas formas de vida y en la riqueza de estas selvas.

Las condiciones ambientales ejercen cierta influencia en el desarrollo de determinados taxa. Aún cuando estas condiciones hayan cambiado a través del tiempo, la historia ambiental de un sitio se ve reflejada en la composición de los elementos que conforman el elenco florístico de la zona. A nivel familiar se encuentran ciertos patrones de consistencia en la predominancia de determinadas familias en la SBC, como la Leguminosae, y la profusión de otras como la Burseraceae. Las SBC de México constituyen una entidad vegetal con características florísticas que los distingue de otros tipos de vegetación en el país. Básicamente sus componentes son de afinidad tropical y con un alto contenido de elementos endémicos.

Los árboles son los elementos dominantes de este tipo de selvas, típicamente comunidades de baja estatura (por lo general alrededor de los 8 m); los arbustos constituyen una proporción muy importante en la composición de la estructura de la comunidad; de tal manera que cuando los individuos con diámetros menores a 2.5 cm no son cuantificados, prácticamente no se considera a la mitad del elenco de la comunidad. La proporción de formas de vida de estas selvas parece también estar influida por algunos factores del ambiente; hay una tendencia a incrementar la proporción de árboles y lianas y a disminuir la de los arbustos al aumentar la cantidad de lluvia en un sitio, así como un incremento en la participación de las cactáceas al disminuir el número de meses húmedos. Las SBC suponen una complejidad estructural menor que las selvas tropicales húmedas, pero la variación fisonómica en el área de distribución en México es notable, lo que promueve una amplitud en los parámetros estructurales.

El análisis de la diversidad en sitios de 0.1 ha propuesto por Gentry (1982b, 1988) constituye un buen estimador de la diversidad de las comunidades. Los análisis realizados de este modo en México, muestran que la riqueza florística depositada en las SBC, es alta, generalmente no al nivel de los bosques neotropicales húmedos, pero sí mayor a la encontrada en otros sitios neotropicales similares. Hay una gran proporción de especies representadas por un sólo individuo; estas marcadas diferencias en la composición de especies de las comunidades establecidas en su ámbito geográfico, señalan una alta diversidad  $\beta$ .

Las causas de la variación en la magnitud de la diversidad entre los diferentes sitios, no puede ser explicada por factores físicos aislados, no hay alguna variable ambiental, que por sí sola sea lo suficientemente significativa para explicar las variaciones en la diversidad. Se encontró que el número de meses húmedos es una variable que participa en todos los modelos predictivos, lo que indica que la cantidad de humedad disponible en una determinada época ejerce una fuerte influencia en la riqueza de especies presente en las SBC.

Las diferencias en las condiciones ambientales de los sitios contribuyen a la variación en la composición de los sitios, pero no hay algún factor que sea el determinante en las diferencias florísticas en los sitios. Esto hace suponer que la explicación en la diferente composición florística de los sitios, mas que poder relacionarse con algún factor físico del ambiente, parecería estar basado en las diferencias florísticas que existen en las áreas de distribución geográfica de los bosques secos, surgidas de eventos de especiación y diversificación en las distintas zonas, así como con los ámbitos de distribución más o menos restringido de varias de estas especies. Por lo tanto los modelos predictivos de la diversidad, considerando variables del ambiente, serán capaces de predecir el probable número de especies en un sitio, pero no la composición específica, que será distinta de un sitio a otro.

La riqueza de especies presente en un área, es el resultado de la combinación de factores históricos y ecológicos, bajo la consideración que a nivel de escalas, los factores históricos predominan sobre los procesos ecológicos que tienen más peso a nivel local. En la medida en que se incorporen elementos históricos y patrones biogeográficos en el estudio de las comunidades será posible ampliar el concepto del origen y el mantenimiento de la diversidad.

~~Adicionalmente se reconoce que existe un alto grado de deterioro en las SBC de México. Los niveles de deforestación, que aún cuando parecerían ser menores a los encontrados en áreas de selvas tropicales húmedas, son alarmantes, y de no tomar medidas al respecto, pronto lamentaremos la irreparable pérdida de extensas áreas de bosque tropical seco. La presión ejercida por las actividades humanas en las zonas ocupadas por estas selvas, es cada vez es mayor y los decretos de protección que incluyen a este tipo vegetación son muy pocos.~~

La importancia de estas selvas radica no sólo en la magnitud de la diversidad que contienen, sino además en la particularidad de sus componentes, por lo tanto, las SBC que se desarrollan en México presentan características que los hacen únicos y los distinguen de otros bosques neotropicales similares, por lo que es importante redoblar esfuerzos para tener un conocimiento amplio de ellos y contribuir a su conservación. Por su extensión, distribución geográfica y por su afinidad a zonas áridas y semiáridas, estas selvas constituyen la más conspicua y característica vegetación tropical de México.

## AGRADECIMIENTOS

Mi mas sincero agradecimiento a todas aquellas personas que de una u otra manera participaron durante la elaboración de este trabajo.

Al Dr. Rodolfo Dirzo y a la M. en C. Enriqueta García quienes dirigieron esta tesis. Su dedicación, tenacidad y entrega a la investigación han sido un gran ejemplo a seguir y han contribuido a mi formación dentro del rigor científico. Sus enseñanzas, consejos, apoyo y confianza, pero primordialmente su amistad me han hecho madurar como ser humano. El Dr. Jerzy Rzedowski formó parte del Comité Tutorial que contribuyó en el desarrollo de la tesis. Para él, mi sincero agradecimiento por haber aceptado invertir su valioso tiempo en mi trabajo. El haber tenido la oportunidad de compartir esta experiencia con un Comité Tutorial formado por excelentes investigadores, ha sido realmente un gran privilegio. Les reitero a todos ellos mi respeto y admiración.

Al M. en C. Francisco González Medrano quien siguió muy de cerca el desarrollo de la tesis y participó como revisor de la misma. De su amplio conocimiento sobre la vegetación y flora de México y su gran experiencia en el campo, he tratado de aprender y aplicar sus enseñanzas.

Al Dr. Victor Jaramillo Luque, Dra. Angelina Martínez Yrizar y Dr. Manuel Maass Moreno por sus valiosas revisiones críticas del manuscrito, lo cual contribuyó al enriquecimiento del mismo.

Una mención muy especial a la memoria del Dr. Alwyn H. Gentry, sus trabajos fueron la inspiración de este proyecto.

Al Instituto de Geografía de la UNAM, por haberme brindado su infraestructura y apoyo durante todo el desarrollo de la tesis. Al CONACyT, por haberme otorgado una beca que hizo posible la elaboración del trabajo. A la National Geographic Society por el soporte financiero (No.4875-92), para la realización del trabajo de campo, análisis edafológicos y obtención de materiales para el proyecto. Al Instituto de Ecología de la UNAM y al Pew Scholars Program in Conservation and the Environment, que contribuyeron económicamente por medio del presupuesto operativo del Dr. Dirzo.

Un reconocimiento muy especial al Biól. Pedro Tenorio por su incondicional apoyo para llevar a buen término el trabajo de campo, base fundamental en la realización de la tesis. Al Biól. Germán Avila Sakar que con su capacidad y entusiasmo hizo que esta tarea fuera llevadera y sorprendente. A los Biólogos Gabriel Flores, Belinda Maldonado, Rolando Ramírez, Rafael Torres y la M. en C. Consuelo Bonfil, por su colaboración en algunas etapas del trabajo de campo. Juntos descubrimos la belleza de las selvas bajas de México.

Al M. en C. Salvador Sánchez Colón por ayudarme a resolver los problemas estadísticos con los métodos multivariados. Muchas gracias por su infinita paciencia y su gran capacidad.

Mi agradecimiento a la Geog. Josefina Hernández por su colaboración y auxilio en el manejo de los sistemas de información y el procesamiento de las imágenes de satélite. Al Dr. José Luis Palacio y al Dr. Jorge López Blanco, por resolver varias de las dudas en el manejo de estos sistemas. A la Dra. Lourdes Villers, quien me ha apoyado y animado durante la realización de la tesis.

Al personal del Herbario Nacional (MEXU), principalmente al M.en C. Oswaldo Tellez, Dra. Patricia Dávila, M.en C. Mario Sousa, Dra. Lourdes Rico, Dr. Fernando Chiang, M.en C Alfredo Pérez y al Sr. Francisco Ramos por su ayuda en la identificación del material botánico y por las facilidades prestadas para trabajar en sus instalaciones. Igualmente al personal del Herbario de la Facultad de Ciencias (FCME), especialmente al M. en C. Jaime Jiménez.

Al Laboratorio de Análisis Químicos del Instituto de Ecología de la UNAM, particularmente al M.en C. Enrique Solís por llevar a cabo el análisis de las muestras de suelo. Al Dr. Francisco Sour por su ayuda en la identificación de los tipos de roca.

Al personal de las bibliotecas del Instituto de Ecología, Instituto de Biología e Instituto de Geografía de la UNAM, por las facilidades prestadas.

Finalmente, mi mayor agradecimiento es para mi familia quien siempre me ha apoyado y ha tenido que sufrir las consecuencias de afrontar un reto de esta magnitud. Con ella comparto la satisfacción de haber concluido esta tesis.

## CONTENIDO

	PAG.
Presentación	1
CAPITULO 1. LA SELVA BAJA CADUCIFOLIA EN MÉXICO	5
INTRODUCCIÓN	7
La selva baja caducifolia	8
MÉTODOS	12
RESULTADOS	15
Superficie y distribución	15
Clima	16
Precipitación y temperatura	19
Variables climáticas	23
Zonas de vida	26
Geología y suelo	28
DISCUSIÓN	32
CAPITULO 2. ENDEMISMO, RIQUEZA A NIVEL FAMILIA Y FITOGEOGRAFÍA DE LAS SELVAS BAJAS CADUCIFOLIAS DE MÉXICO	39
INTRODUCCIÓN	41
MÉTODOS	44
RESULTADOS	47
Endemismo	47
Riqueza a nivel familia	55
Formas de vida	57
Composición a nivel familia por sitio	59
Similitud a nivel familia entre sitios	62
Riqueza y composición a nivel género	65
DISCUSIÓN	67
CAPITULO 3. ESTRUCTURA FLORÍSTICA DE LAS SELVAS BAJAS CADUCIFOLIAS EN MÉXICO	73
INTRODUCCIÓN	75
SITIOS Y MÉTODOS	77



RESULTADOS	79
Sitios	79
Densidad	81
Área basal	84
Estructura diamétrica	84
Altura	91
Forma de vida	97
Composición florística	99
Una selva baja caducifolia “promedio”	109
La estructura y el ambiente	113
DISCUSIÓN	115
CAPITULO 4. DIVERSIDAD FLORISTICA DE LAS SELVAS BAJAS CADUCIFOLIAS DE MÉXICO Y SU RELACION CON VARIABLES AMBIENTALES	121
INTRODUCCIÓN	123
MÉTODOS	125
Variables climáticas	126
Variables edáficas	127
Diversidad florística	127
Similitud florística	129
Relación lluvia-diversidad	130
Relación diversidad-variables abióticas	131
Relación composición florística-variables ambientales	132
RESULTADOS	133
Sitios	133
Riqueza florística de las selvas bajas caducifolias de México	137
Indices de diversidad	
Diversidad local ( $\alpha$ )	140
Similitud florística	
Diversidad regional ( $\beta$ )	141
Relación lluvia-diversidad	147
Relación diversidad-variables abióticas	150

Modelos de predicción de la diversidad en bosques tropicales secos estacionales	152
Composición florística y su relación con las variables ambientales	156
DISCUSIÓN	162
CAPITULO 5. LA DEFORESTACION DE LA SELVA BAJA CADUCIFOLIA:	
EL ESTADO DE MORELOS COMO CASO DE ESTUDIO	173
INTRODUCCIÓN	175
MÉTODOS	178
La visión general	178
Deforestación en el estado de Morelos, México	179
RESULTADOS	180
DISCUSIÓN	191
BIBLIOGRAFIA	199

## INDICE DE TABLAS

	PAG.
Tabla 1.1. Superficie de la selva baja caducifolia en México según las estimaciones de diferentes fuentes.	15
Tabla 1.2. Superficie (%) del total de la selva baja caducifolia que se establece en los distintos tipos climáticos, relativo para cada una de las áreas de distribución y para todas las SBC en México, según las cartas de clima (SPP, 1981).	17
Tabla 1.3. Superficie (%) de selva baja caducifolia en condiciones de temperatura y humedad, para cada área de distribución y en total para las SBC en México.	20
Tabla 1.4. Superficie (%) de selva baja caducifolia establecida en los diferentes intervalos de precipitación total anual, relativa a cada área de distribución y en el total de las SBC en México, según las cartas de precipitación (SPP, 1981).	22
Tabla 1.5. Superficie (%) de selva baja caducifolia establecida en los rangos de temperatura media anual relativa a cada una de las áreas de distribución y al total de SBC en México, según las cartas de temperatura (SPP, 1981).	22
Tabla 1.6. Características climáticas de las áreas de distribución de las selvas bajas caducifolias y en promedio para las SBC ( $\pm$ DE) en México, según datos de 390 estaciones climatológicas.	24
Tabla 1.7. Estaciones climatológicas (%) establecidas en áreas de selva baja caducifolia, y clasificadas según el sistema de Zonas de Vida (Holdridge), relativo para cada una de las áreas de distribución y para el total en México.	27
Tabla 1.8. Superficie (%) de selva baja caducifolia establecida en las formaciones geológicas relativa para cada una de las áreas de distribución y en total para los SBC en México, según las cartas geológicas (SPP, 1981).	29
Tabla 1.9. Superficie (%) de selva baja caducifolia establecida en diferente tipo de roca, relativa para cada una de las áreas de distribución y en total para las SBC en México, según las cartas geológicas (SPP, 1981).	29
Tabla 1.10. Superficie (%) de selva baja caducifolia establecida en diferente tipo de suelo, relativo para cada una de las áreas de distribución y en total para las SBC en México, según las cartas edafológicas (SPP, 1981).	31
Tabla 2.1. Sitios de 0.1 ha de selva baja caducifolia estudiados en México.	48
Tabla 2.2. Géneros endémicos en 20 sitios estudiados de selva baja caducifolia en México (en número absoluto y en %).	51
Tabla 2.3. Índice de similitud de Sørensen para familias y número de familias compartidas entre los 20 sitios estudiados de selva baja caducifolia en México.	63
Tabla 3.1. Localización y caracterización de los sitios de muestreo de selva baja	80

caducifolia en México.

Tabla 3.2. Características estructurales de los sitios de SBC. Los datos de cada sitio corresponden a 10 transectos independientes de 50 x 2m (= 0.1 ha en total).	82
Tabla 3.3. Especies de árboles emergentes en los sitios de selva baja caducifolia analizados.	98
Tabla 3.4. Valor de importancia de las cinco familias más importantes en cada sitio de las SBC analizados.	102
Tabla 3.5. Correlaciones (valores del coeficiente de correlación) entre las características estructurales y algunas variables ambientales en los 20 sitios de selva baja caducifolia, analizados en México.	114
Tabla 4.1. Localización y características climáticas de los 20 sitios de estudio de selva baja caducifolia en México.	135
Tabla 4.2. Características edáficas de los 20 sitios de estudio de selva baja caducifolia en México.	136
Tabla 4.3. Riqueza florística de los 20 sitios de estudio de selva baja caducifolia de México.	138
Tabla 4.4. Similitud florística (Índice de Sørensen y número de especies compartidas) entre los 20 sitios de estudio de selva baja caducifolia en México.	143
Tabla 4.5. Valores del coeficiente de regresión lineal simple entre variables ambientales y la diversidad en los 20 sitios de estudio de selvas bajas caducifolias en México, para diferentes categorías de plantas.	148
Tabla 4.6A. Significancia estadística ( $P < 0.05$ ) de variables ambientales relacionadas en conjunto con la diversidad florística en sitios de selva baja caducifolia en México.	154
Tabla 4.6B. Ecuaciones para predecir la diversidad florística en selvas bajas caducifolias en México.	155
Tabla 5.1. Grado de conservación de las selvas bajas caducifolias en México en la década de los 90's en toda el área de distribución original según Rzedowski (1990).	181
Tabla 5.2. Cambios en la cobertura vegetal del estado de Morelos, en el período 1973-1989.	187
Tabla 5.3. Áreas de selva baja caducifolia original calculadas, áreas perdidas y tasa de deforestación para el período 1973-1989, para el estado de Morelos, Mex.	189

## INDICE DE FIGURAS

	PAG.
Figura 1.1. Fotografías representativas de la selva baja caducifolia en México. A). Epoca de lluvias. B). Epoca de sequía.	10
Figura 1.2. Area de distribución potencial de la selva baja caducifolia en México, según Rzedowski (1990).	11
Figura 1.3. Distribución de las selvas bajas caducifolias en México, y su ubicación en las diferentes regiones climática-biogeográficas.	14
Figura 1.4. Diagrama ombrotérmico representativo de las condiciones de humedad y temperatura de las selvas bajas caducifolias de México.	18
Figura 2.1. Contribución estimada de las principales formaciones vegetales en la flora fanerogámica de México.	42
Figura 2.2. Area de distribución de las selvas bajas caducifolias en México y ubicación de los sitios de muestreo.	49
Figura 2.3. Ambito de distribución de las especies de selva baja caducifolia en México.	52
Figura 2.4. Proporción de especies endémicas en 20 sitios de 0.1 ha en selva baja caducifolia de México: (A) proporciones, para cada sitio, de especies de ámbito restringido y (B) la proporción de especies que se pueden extender hasta Megaméxico3 ( <i>sensu</i> Rzedowski, 1991a).	54
Figura 2.5. Familias de mayor prevalencia en los 20 sitios censados (0.1 ha) de selva baja caducifolia en México. A: Representación por riqueza de especies; B: Representación por frecuencia en los sitios	56
Figura 2.6. Familias mejor representadas en cada forma de vida (A, árboles; B, arbustos; C, lianas y trepadoras) en 20 sitios de 0.1 ha de selva baja caducifolia en México.	58
Figura 2.7. Familias mejor representadas en sitios de 0.1ha de selva baja caducifolia en México (Sitios del 1 al 10).	60
Figura 2.8. Frecuencias en la similitud familiar en los 20 sitios de 0.1 ha de selva baja caducifolia en México con el índice de similitud de Sørensen.	64
Figura 3.1. Relación entre la densidad de individuos de sitios de SBC en México y variables climáticas como meses húmedos (A) y lluvia anual (B).	83
Figura 3.2. Relación entre la densidad de individuos de sitios de SBC en México con el Area Basal.	85
Figura 3.3 A. Estructura diamétrica de los sitios de selva baja caducifolia analizados. Sitios del 1 al 4 (con clave numérica).	86
Figura 3.3 B. Estructura diamétrica de los sitios de selva baja caducifolia. Sitios	87

	del 5 al 8 (con clave numérica).	
Figura 3.3 C.	Estructura diamétrica de los sitios de selva baja caducifolia analizados. Sitios del 9 al 12 (con clave numérica).	88
Figura 3.3 D.	Estructura diamétrica de los sitios de selva baja caducifolia analizados. Sitios del 13 al 16 (con clave numérica).	89
Figura 3.3 E.	Estructura diamétrica de los sitios de selva baja caducifolia analizados. Sitios del 1 al 20 (con clave numérica).	90
Figura 3.4 A.	Estructura altimétrica de los sitios de selva baja caducifolia analizados. Sitios del 1 al 4 (con su clave numérica).	92
Figura 3.4 B.	Estructura altimétrica de los sitios de selva baja caducifolia analizados. Sitios del 5 al 8 (con su clave numérica).	93
Figura 3.4 C.	Estructura altimétrica de los sitios de selva baja caducifolia analizados. Sitios del 9 al 12 (con su clave numérica).	94
Figura 3.4 D.	Estructura altimétrica de los sitios de selva baja caducifolia analizados. Sitios del 13 al 16 (con su clave numérica).	95
Figura 3.4 E.	Estructura altimétrica de los sitios de selva baja caducifolia analizados. Sitios del 1 al 20 (con su clave numérica).	96
Figura 3.5.	Aportación de las formas de vida en la abundancia (A), área basal (B) y valor de importancia (C) en los 20 sitios de selva baja caducifolia en México.	100
Figura 3.6 A.	Las diez especies más importantes, con base en el valor de importancia, en los sitios estudiados de selva baja caducifolia en México. Sitios del 1 al 4.	104
Figura 3.6 B.	Las diez especies más importantes, con base en el valor de importancia, en los sitios estudiados de selva baja caducifolia en México. Sitios del 5 al 8.	105
Figura 3.6 C.	Las diez especies más importantes, con base en el valor de importancia, en los sitios estudiados de selva baja caducifolia en México. Sitios del 9 al 12.	106
Figura 3.6 D.	Las diez especies más importantes, con base en el valor de importancia, en los sitios estudiados de selva baja caducifolia en México. Sitios del 13 al 16.	107
Figura 3.6 E.	Las diez especies más importantes, con base en el valor de importancia, en los sitios estudiados de selva baja caducifolia en México. Sitios del 17 al 20.	108
Figura 3.7 A.	Relación del número de individuos por especie en los 20 sitios analizados de SBC en México. Sitios del 1 al 10.	110
Figura 3.7 B.	Relación del número de individuos por especie en los 20 sitios analizados de SBC en México. Sitios del 11 al 20.	111

Figura 3.8. Relación especies/área en 20 sitios analizados de selva baja caducifolia en México.	112
Figura 4.1. Distribución de las especies en los sitios censados de selva baja caducifolia en México. Los número sobre la barra indican el número de especies en la categoría.	142
Figura 4.2. Distribución de las frecuencias de los valores de índice de similitud entre los 20 sitios de selva baja caducifolia en México.	145
Figura 4.3. Dendrograma de las relaciones florísticas entre los 20 sitios de selva baja caducifolia en México construido con base en la presencia y abundancia de especies.	146
Figura 4.4. Número de especies en sitios de selva baja caducifolia. Las barras de la izquierda representan el número de especies observadas y las punteadas las esperadas de acuerdo a la regresión de Gentry ( $y = 56.76(x) - 1.2$ ).	149
Figura 4.5. Relación lluvia-diversidad en sitios de 0.1 ha del Neotrópico, con la predicción de Gentry ( $y = 0.0488(x) + 10.2$ ).	151
Figura 4.6A. Diagrama de ordenación de los 20 sitios estudiados de selva baja caducifolia en México.	157
Figura 4.6B. Diagrama de ordenación de las especies censadas en los 20 sitios analizados de selva baja caducifolia en México.	158
Figura 4.6C. Diagrama de ordenación de las variables ambientales consideradas en el análisis para los 20 sitios estudiados de selva baja caducifolia en México.	159
Figura 5.1. Estado de conservación ( <i>sensu</i> Oropeza <i>et al.</i> , 1995) de la selva baja caducifolia en su área de distribución potencial ( <i>sensu</i> Rzedowski, 1990).	182
Figura 5.2. Localización, características topográficas y poblados principales del estado de Morelos, México.	183
Figura 5.3. Cambios en la cobertura vegetal del estado de Morelos. A. Cobertura original; B. Cobertura en 1973; C. Cobertura en 1989.	185
Figura 5.4. Tipos de cobertura vegetal original en el estado de Morelos y los cambios en superficie en 1973 y 1989 (A). Destino del área original cubierta por selva baja caducifolia en 1989 (B).	188
Figura 5.5. Superficie que ocupan las selvas bajas caducifolias (SBC); selvas bajas caducifolias secundarias (SBC secundaria); áreas deterioradas y zonas dedicadas a la agricultura, en los diferentes rangos de pendientes en el estado de Morelos en 1989.	190
Figura 5.6. Superficies y proporción del estado de Morelos que están sujetas a protección (A); y proporción de estas áreas protegidas que están cubiertas por bosques templados y selvas bajas caducifolias en distintos estados de conservación (B).	196

## PRESENTACION

Es ampliamente reconocido el hecho de que México cuenta con una gran variación ambiental, producto de una complicada historia geológica que dió como resultado un relieve muy accidentado, con una gran ámbito climático y edáfico, que se refleja en una amplia gama de escenarios ecológicos. Sobre el territorio mexicano prácticamente se encuentran representados todos los biomas de la Tierra, desde las comunidades alpinas, los bosques templados, la vegetación acuática, los matorrales de afinidad xérica, hasta los bosques tropicales (Toledo, 1988; Dirzo, 1992; Rzedowski, 1992).

En relación a la vegetación tropical, desde el punto de vista bioclimático, cerca del 25% del país debería estar cubierto por selvas tropicales, de los cuales alrededor del 60% correspondería a comunidades con un marcado comportamiento estacional (Rzedowski, 1991). Las selvas bajas caducifolias (SBC) a pesar de su amplia distribución en la superficie de México, no han sido atendidos al nivel como ha ocurrido con las exuberantes selvas tropicales húmedas, en los que los biólogos y conservacionistas tropicales del país han centrado su atención (Dirzo, 1993; ver también Janzen, 1988).

Desde el punto de vista botánico, en la literatura es posible encontrar algunas listas florísticas desarrollados en áreas de bosques tropicales secos de México, pero es realmente escasa la información a nivel ecológico, tema sobre el cual las referencias son aisladas y difícilmente comparables por la disparidad de los métodos empleados. La excepción notable de esto, es que a raíz de la creación de la Estación de Biología de Chamela, Jalisco, de la Universidad Nacional Autónoma de México, establecida en un área cubierta por bosque seco estacional, se han generado algunas de las investigaciones más sobresalientes que abordan diversos temas relacionados con la ecología de este tipo de ecosistema en el país. Sin embargo, es de destacar que en México este tipo de vegetación se establece en una amplia gama de condiciones físicas y por lo tanto ecológicas, que difícilmente pueden ser encontradas en una sola área, como la de Chamela.

A nivel global, poco a poco se ha despertado el interés por este tipo de ecosistemas tropicales estacionales, y recientemente fue publicado un libro editado por Bullock, Mooney y Medina (1995), producto de un simposio realizado en Chamela, en donde se abordaron distintos temas y se hizo la mejor recopilación del conocimiento que se tiene sobre estos



bosques en el mundo. En los capítulos del libro, varios autores hacen una revisión de algunos aspectos de la distribución y estructura de bosques tropicales expuestos a condiciones estacionales, en Centroamérica y el Caribe (Murphy y Lugo), en Brasil (Sampaio), en África (Menaut, Lepage y Abbadie) y en Tailandia (Rundel y Boonpragob). Se analiza la magnitud de la diversidad florística (Gentry) y de vertebrados (Ceballos), en este tipo de bosques, en donde se resalta la importancia de áreas como México y Bolivia como centros de diversificación y endemismo. Se revisan también la diversidad en las formas de vida presentes en los bosques secos (Medina), así como las adaptaciones fisiológicas (Holbrook, Whitbeck y Mooney) y estrategias reproductivas y de dispersión (Bullock) de algunas de las especies que forman parte del elenco de este tipo de bosque. Otros aspectos analizados son las interacciones planta-herbívoro (Dirzo y Domínguez), la productividad primaria (Martínez-Yrizar), los ciclos de nutrientes (Jaramillo y Sanford), las emisiones de gases (Matson y Vitousek) y las principales causas de la desaparición de estos bosques (Maass), para convertirlos en áreas de pastizales y dedicarlas a la agricultura. Este compendio resalta, de manera global, la gran importancia científica de este tipo de ecosistemas, por una parte y la gran cantidad de lagunas en el conocimiento que aguardan a ser cubiertas para complementar nuestra comprensión de la biología tropical.

La motivación de este estudio, ha sido fundamentalmente, aportar elementos que contribuyan al mejor conocimiento de la selva baja caducifolia en el país, reconocer su ámbito de distribución, las condiciones físicas en las que se establece, describir sus características estructurales y la magnitud de su diversidad florística, por medio de una descripción cuantitativa, basada en información que pueda ser comparable entre sí y con otros bosques similares. Una motivación complementaria es sentar algunas bases de conocimiento que sirva de apoyo a investigaciones ecológicas subsecuentes y al interés de conservación de este bioma. Bajo este contexto se desarrolla el presente trabajo, en el que se abordan varios tópicos concernientes a la ecología y florística de las selvas bajas caducifolias que se establecen en México.

En la primera parte de la tesis se describe la distribución espacial de este tipo de vegetación en el país, y se reconoce con mayor detalle cuál es el ámbito de las condiciones físicas en el que se establecen estas selvas en México, lo cual se hace de manera cuantitativa. El objetivo del primer capítulo es describir a al SBC en el contexto de las características del escenario físico en el que se desarrollan en México, como un preámbulo y marco de referencia a los capítulos subsecuentes a esta tesis. La descripción que se

hace, está basada en la cartografía existente y disponible para el país.

La información de la tesis está basada en una serie de muestreos florístico-ecológicos (cf. Gentry, 1982a, 1988), realizados en 20 sitios establecidos en el ámbito geográfico y ecológico de las selvas bajas caducifolias en México.

En la segunda parte se intenta reconocer cuáles son los niveles y los patrones de endemismo en las SBC, característica distintiva y relevante de estas comunidades, así como la importancia de la aportación de las familias que los constituyen en las diferentes áreas de distribución, con el fin de incursionar en el conocimiento de las afinidades y composición florística de este tipo de vegetación.

En el tercer capítulo se aborda el tema de la estructura florística de las selvas bajas caducifolias. Para definir con más precisión a estas comunidades secas es necesario contar con elementos que describan la estructura de la vegetación en todos sus niveles, su fisonomía (aparición externa), las formas de vida (formas de crecimiento) y su estructura florística (composición). La gama de las condiciones abióticas de establecimiento de estas selvas conforman un marco en el que es posible encontrar una gran variación en las características estructurales de las SBC. El abarcar el ámbito de establecimiento de estas selvas, representado en los sitios seleccionados, permite encontrar esta variación y su reflejo en las características florístico-estructurales de las SBC analizadas, lo cual contribuye a reconocer sus características más típicas, así como su comportamiento en los extremos ambientales en los que se desarrollan.

El cuarto capítulo constituye la parte medular del estudio, ya que la importancia de estas selvas bajas en México, por su extensión, su composición florística, la concentración de endemismos y su particularidad fisonómica motiva que se explore la magnitud de su diversidad florística y su posible asociación con factores del ambiente físico. Reconocer la riqueza florística de estas selvas secas aporta un elemento fundamental para el conocimiento de las comunidades vegetales del país. Estudios sobre este tema, desarrollados en otros bosques neotropicales han evaluado la diversidad en esos sitios. Comparados con otros bosques neotropicales similares ¿que tan diversas resultan las selvas bajas de México?. La metodología propuesta por Gentry (*op. cit.*), permite la adquisición de datos que contribuyen al conocimiento de la diversidad de las selvas, así como analizarlas comparativamente.

Por otra parte, se exploran las posibles variables explicativas, a nivel proximal, de la diversidad de especies en las SBC, y si es posible que la variación en la diversidad esté relacionada, en principio con la cantidad de lluvia depositada en un lugar (la hipótesis de Gentry, 1982), o si algún otro factor climático o edáfico puede ser la variable explicativa de los cambios en la diversidad florística de un sitio.

En el último capítulo se evalúa la tasa de pérdida de las selvas bajas caducifolias por una parte, a nivel tentativo, a escala nacional, y por otra con base en un estudio de mayor profundidad en una zona específica (el Estado de Morelos), como caso de estudio informativo del estado que guardan estas selvas en México, así como del nivel de protección al que deberían estar sujetos.

# CAPITULO 1

LA SELVA BAJA CADUCIFOLIA EN

MÉXICO

## INTRODUCCION

México es un país con una gran diversidad en su flora y vegetación. En el territorio nacional se encuentran representados la mayoría de los ecosistemas que se conocen en el mundo, desde las exuberantes selvas tropicales húmedas hasta los desiertos y las comunidades de páramos de altura (Rzedowski, 1992; Dirzo, 1992). Dichos ecosistemas albergan una gran riqueza florística, con cerca del 10 % de la diversidad específica mundial (Dirzo y Raven, 1994). Esto ha hecho que México esté catalogado como uno de los llamados países de megadiversidad (Mittermeier y Mittermeier, 1992).

La gran diversidad en las comunidades vegetales de México ha llevado a la necesidad de desarrollar sistemas de clasificación que describan los tipos de vegetación que se establecen en el país. Actualmente los más utilizados son los propuestos por Miranda y Hernández-X. (1963) y Rzedowski (1978). En ambos sistemas se diferencia a las entidades vegetales (cf. tipos de vegetación), con base en sus características fisonómicas (como la altura de los árboles y su forma, la presencia de espinas) y en atributos fenológicos (fundamentalmente el grado de la permanencia del follaje durante el año). Sin embargo, la gran amplitud geográfica en la distribución de algunos ecosistemas y la variación en las condiciones abióticas en las que se desarrollan, crean ciertas dificultades cuando se pretende encasillar a una comunidad dada en un determinado tipo de vegetación. Esto se ve reflejado fundamentalmente cuando se pretende representar espacialmente la cobertura vegetal del país, ya que en muchas ocasiones ésta se basa en apreciaciones cualitativas de las comunidades. Lo anterior conlleva a discrepancias en los resultados cartográficos obtenidos y esto dificulta en gran medida la ubicación de las áreas que ocupan, así como su cuantificación.

Por otra parte se ha reconocido la relación que existe entre el establecimiento de las comunidades vegetales y las condiciones climáticas en las que se desarrollan (Pianka, 1982; Oliver, 1973). Así, dado el papel que juegan estas condiciones como factores limitantes para la distribución de las especies (García *et al.*, 1960; Ricklefs, 1979; Rougharden y Diamond, 1986), se utilizan los elementos del clima para delimitar grandes unidades de vegetación, como es el caso del sistema de las zonas de vida de Holdridge (1967), o para relacionarlo con las formas biológicas presentes en la vegetación (Cain,

1950).

De hecho, los factores abióticos tienen un papel importante en la ecología de las comunidades, ya que al ser determinantes de la distribución y abundancia de las especies de alguna manera i) definen el "juego" de especies que podrían conceptualmente ocupar un área o hábitat específico (Dunson y Travis, 1991), ii) influyen en la estructura de las comunidades (Murphy y Lugo 1995), si bien no son los únicos factores que influyen sobre la distribución y composición de las especies en las comunidades.

Para el caso de México, cuando se describen los tipos de vegetación que cubren el territorio, típicamente se relacionan con las condiciones físicas en las que se desarrolla cada uno de ellos. Tal es el caso de las descripciones de los tipos de vegetación como los de Rzedowski (1978) y Pennington y Sarukhán (1968). Es por esto que se plantea la necesidad de conocer, con mayor detalle, el ámbito real de condiciones físicas en el que se establecen las comunidades naturales como la selva baja caducifolia (SBC) (*sensu* Miranda y Hernández-X. 1963) en México y describirlo de manera cuantitativa. El objetivo del presente capítulo es describir a la SBC en el contexto de las características del escenario físico en el que se desarrolla en México, como un preámbulo y marco de referencia a los capítulos subsecuentes de esta tesis, en los que se profundiza en el análisis estructural y de los patrones de diversidad a nivel nacional.

### **La selva baja caducifolia**

Estas comunidades vegetales tropicales secas han sido denominadas de diferentes formas por los autores que las han considerado como un tipo de vegetación. En México las denominaciones más reconocidas son las de selva baja caducifolia (Miranda y Hernández-X, 1963; Flores *et al.*, 1971) y bosque tropical caducifolio (Rzedowski, 1978). En otros casos se utiliza también bosque tropical deciduo (Leopold, 1950), bosque tropical seco (Gentry, 1982b) y, recientemente, como bosque tropical seco estacional ("seasonally dry tropical forest") (Bullock *et al.*, 1995).

La selva baja caducifolia es la vegetación tropical más ampliamente distribuida en México; incluso es la más extensa en su tipo en Latinoamérica. Del total de comunidades tropicales que cubren al país, alrededor del 60% corresponde a las selvas de este tipo. Fisonómicamente son comunidades dominadas por árboles de copas extendidas, cuyas

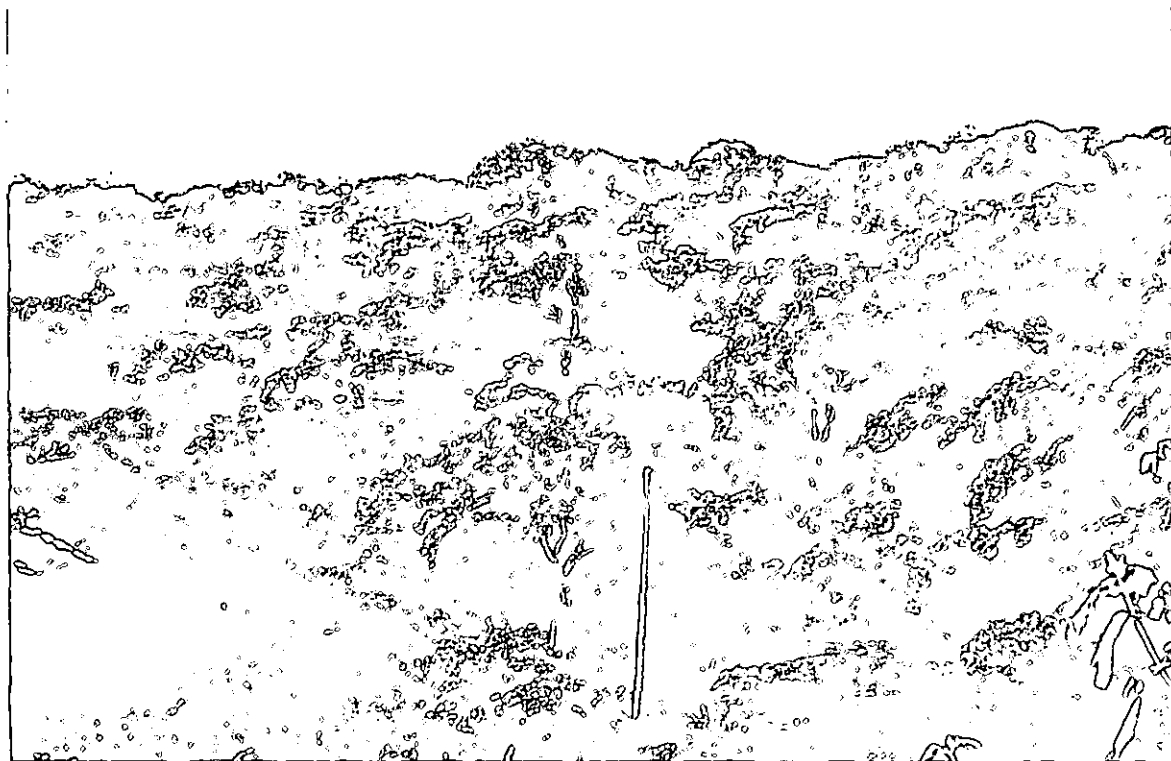
alturas fluctúan alrededor de los 8 m, aún cuando pueden encontrarse eminencias aisladas que se acercan a los 15 m. El estrato arbustivo es muy denso y el número de lianas se incrementa en las áreas más húmedas y en las cercanías a la costa. Las cactáceas columnares y candelabroiformes forman parte de la fisonomía de estas selvas, así como las cortezas brillantes y exfoliantes (Miranda, 1942; Rzedowski, 1978).

Florísticamente predominan los elementos neotropicales y abundan especies de las familias Leguminosae, Euphorbiaceae, Cactaceae, Burseraceae, Compositae, Malpighiaceae, Rubiaceae y Anacardiaceae entre otras (ver Capítulo 2). Presentan una alta diversidad (ver Capítulo 4) y un considerable número de endemismos: cerca del 60 % de las especies que constituyen a la SBC sólo se encuentran en México (Rzedowski, 1991b).

Su característica más sobresaliente es la estacionalidad, que se relaciona con la distribución desigual de la precipitación a lo largo del año. Esto ofrece un gran contraste al observarla en la temporada lluviosa, cuando luce con un espléndido verdor, en tanto que durante la época seca del año pierde el follaje y presenta un aspecto monótono y gris (Fig. 1.1). Las SBC en México, típicamente se asientan sobre laderas de cerros, con características geológicas y edáficas muy variables, lo cual contribuye a su gran diversidad florístico-fisonómica y la diversidad de condiciones ambientales en las que se desarrollan estas selvas.

La selva baja caducifolia se distribuye en México en las laderas de las sierras y lomeríos desde el estado Sonora ( $\approx 29^\circ$  latitud N), por algunas extensiones en la zona de San Javier (Martínez-Yrizar *et al.*, en prensa), hasta Chiapas, en la frontera con Guatemala, en una franja casi continua en la vertiente pacífica, con algunas interrupciones en las porciones más húmedas de Nayarit y Oaxaca y con entrantes muy importantes en las cuencas de los ríos Santiago y Balsas (Fig. 1.2). También se le encuentra en las áreas menos secas del Valle de Tehuacán-Cuicatlán, así como en la región del Bajío en la Altiplanicie Mexicana; además de las selvas bajas que se encuentran en el área de los Cabos en la porción sur de la península de Baja California. Por la vertiente del Golfo de México, se les encuentra desde Tamaulipas hasta la península de Yucatán en áreas más aisladas y discontinuas. Se puede observar en la Figura 1.2, una representación de la distribución *potencial* de este tipo de vegetación elaborada por Rzedowski (1990).

(A)



(B)



Figura 1.1. Fotografías representativas del aspecto de una selva baja caducifolia.  
(A) Época de lluvias. (B) Época de sequía.





Figura 1.2. Area de distribución potencial de la selva baja caducifolia, según Rzedowski (1990).

Depresión de Chiapas (CH),  
Golfo Norte (GN),  
Golfo Centro (GC),  
Yucatán (Y).

De esta manera los resultados se refieren a las condiciones en las que se establece la selva baja en general en el país, así como a las distintas áreas de distribución en particular.

Con el fin de analizar con mayor detalle las condiciones climáticas de las áreas en donde se asientan las SBC, se utilizó la información de 390 estaciones climatológicas. Todas las estaciones seleccionadas se localizan en sitios en donde se establecen las selvas bajas. Se recabó la información, para cada una de ellas, de las siguientes variables: temperatura media (mensual y anual), precipitación total (mensual y anual), promedio de temperaturas máximas, promedio de temperaturas mínimas, número de días con precipitación apreciable, días con precipitación inapreciable (< 1mm), número de días con rocío y días con heladas. Se clasificaron por tipo de clima bajo la nomenclatura propuesta por Köppen y modificada por García para México (1988). Cada una de las estaciones se encuentra referida a las regiones mencionadas anteriormente, por lo que se resumen las características promedio para cada una de las áreas de distribución de la SBC, así como el promedio general de las estaciones, con el fin de tipificar el clima de cada una de estas zonas y en general para todos las SBC de México.

Para tener un punto de comparación con otros sistemas de clasificación que son de uso predominante en Latinoamérica, se utilizó el Sistema de Zonas de Vida propuesto por Holdridge (1967), para establecer de acuerdo al comportamiento climático de las estaciones de cada área de distribución de las SBC en México, cuál es la zona de vida que les correspondería. Estas zonas de vida están comprendidas en un ámbito definido de condiciones climáticas, en las cuales se desarrollan comunidades vegetales que a nivel de especies pueden ser distintas pero que en aspecto y formas de vida predominante son similares.

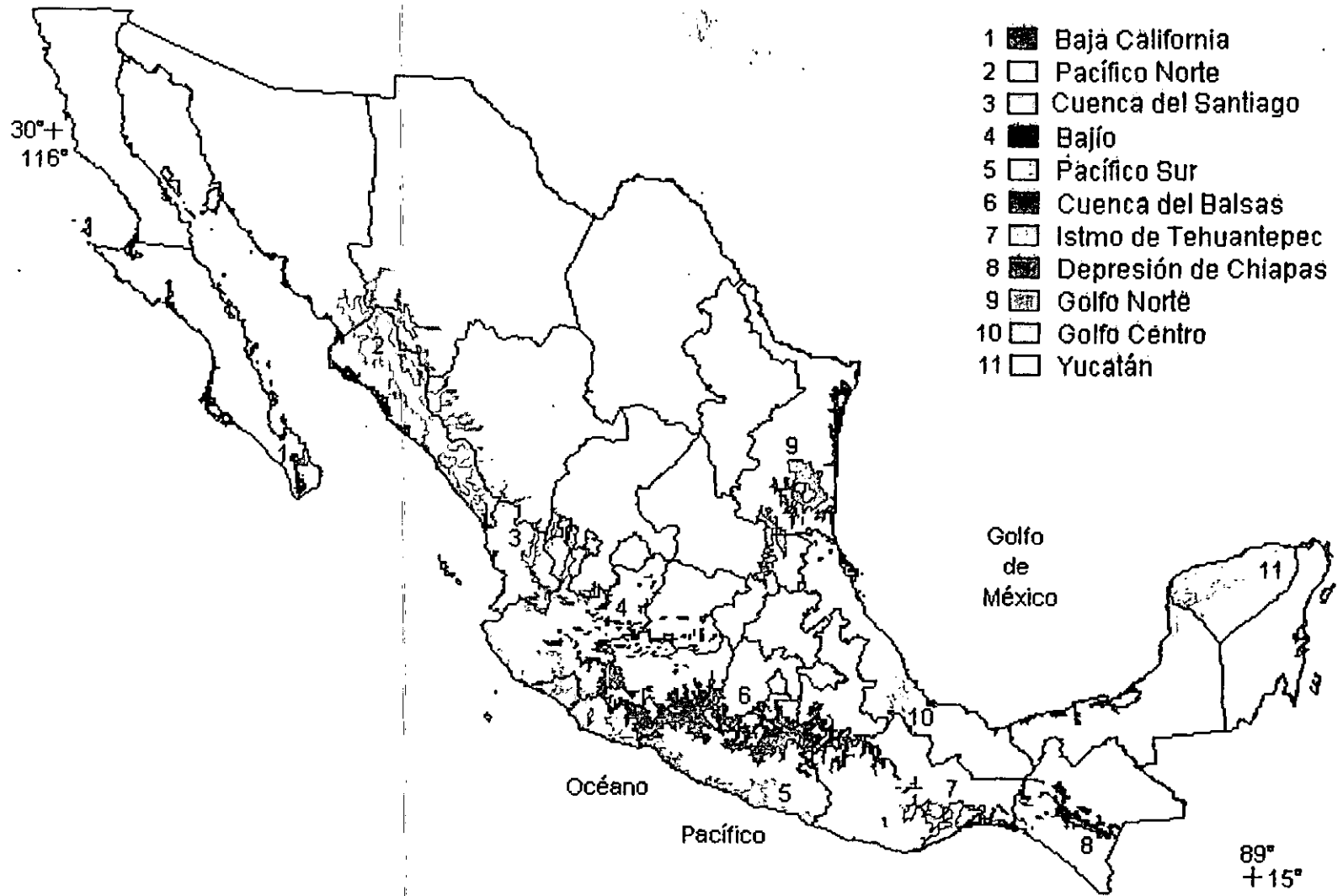


Figura 1.3. Distribución de la selva baja caducifolia en México (SPP, 1981), y su ubicación en las diferentes regiones climática-biogeográficas . Ver detalles en el texto.

## RESULTADOS

### Superficie y distribución

La selva baja caducifolia ocupaba el 8.2 % de la superficie del país en 1980, de acuerdo a la medición obtenida a partir de la captura de la información contenida en las cartas de SPP de uso del suelo y vegetación. Este resultado puede ser comparado con las coberturas que de este tipo de vegetación indican otras fuentes (Tabla 1.1). Este valor es muy cercano al de Masera *et al.* (1992), correspondiente a la cobertura de la SBC a principios de los 80's. Ambos valores son intermedios a los que se han estimado por diferentes fuentes y, probablemente, reflejan mejor la realidad. Los valores más altos podrían representar una sobrestimación, aunque más probablemente reflejan el área de cobertura potencial y el mejor estado de conservación de estas selvas en la década de los 70's. Es posible, también que las diferencias en los conceptos de los tipos de vegetación usada por cada una de las fuentes repercuta en el área cartografiada y cuantificada.

Tabla 1.1. Superficie de la selva baja caducifolia en México según las estimaciones de diferentes fuentes.

Fuente	Superficie km <sup>2</sup>	% del país
Flores <i>et al.</i> (1971)	290 455	14.9
Rzedowski (1978)	271 750	14.0
SARH-INIF (1980)	124 437	6.4
<b>Este estudio (con base en SPP, 1981)</b>	<b>159 800</b>	<b>8.2</b>
S.A.R.H. (1986)	179 900	9.2
Flores y Geréz (1988)	241 000	12.4
Castillo <i>et al.</i> (1989)	170 800	8.8
Masera <i>et al.</i> (1992)	161 250	8.3
Jaramillo-Villalobos (1994)	155 871	8.0
S.A.R.H.*(1994)	109 488	5.6

\* No se consideran las áreas con "selva fragmentada" debido a que en esa categoría están mezcladas selvas altas, medianas y bajas.

Si se consideran las diferentes zonas en las que se establece la SBC en México, la cuantificación de estas áreas confirma que la selva baja se establece preferentemente en la vertiente Pacífica; sólo el 18% de estas selvas se encuentran en la zona del Golfo. Del 82% restante el 26% son las comunidades que se desarrollan dentro de las cuencas de los ríos Santiago y Balsas, y en el Bajío (ver Figs. 1.2 y 1.3). La zona del Bajío se encuentra en las cartas de SPP bajo la categoría de *Matorral Subtropical*, sin embargo, de acuerdo a los planteamientos hechos por Rzedowski y Calderón (1987), realmente estas asociaciones corresponden a relictos de SBC y que debido a la intensa actividad humana casi no pueden ser reconocidas actualmente.

## Clima

En la Tabla 1.2 se muestran los tipos de clima predominantes en los que se establece la selva baja caducifolia, de acuerdo a la Clasificación de Köppen modificado por García (1988). Las condiciones climáticas en las que se presenta la SBC en México muestran marcadas tendencias. Principalmente destaca que cerca del 38% de este tipo de vegetación se encuentra en un tipo de clima cálido subhúmedo ( $Aw_0$ ), que es el de menor humedad de los subhúmedos. Este tipo de clima, según García (1988), presenta temperatura media anual mayor a los  $22^{\circ}C$  y tiene un cociente P/T (precipitación/temperatura) menor de 43.2. El comportamiento de este tipo de clima está representado en el diagrama ombrotérmico de la Figura 1.4 (elaborado de acuerdo a lo propuesto por García y Hernández, 1983), en el cual se observa claramente la estacionalidad, con una época de lluvia en promedio de seis meses (mayo-octubre), y temperaturas cálidas.

El segundo grupo de climas en importancia son los semiáridos cálidos ( $BS_1$ ), en los que se ubican el 15% de las SBC, y en los cuales las condiciones de humedad son menores. Otro 11% está representado en los cálidos subhúmedos de humedad intermedia, con un P/T mayor a 43.2 ( $Aw_1$  y  $Aw_2$ ); alrededor del 9% del área se presenta en semicálidos subhúmedos ( $(A(C)w_0$  y  $(A)Cw_0$ ) en donde la temperatura media anual está entre los 18 y los  $22^{\circ}C$ ; el 7% en climas semiáridos y semicálidos ( $BS_1$ ) y en proporciones menores en otros climas (cf. Tabla 1.2)

Al analizar las distintas áreas de distribución de las selvas bajas caducifolias, éstas presentan características particulares. En Baja California la mayor parte de las selvas bajas

Tabla 1.2. Superficie (%) del total de selva baja caducifolia que se establece en los distintos tipos climáticos, relativo para cada una de las áreas de distribución y para todas las SBC en México, según las cartas de climas (SPP, 1981).

Tipo de Clima	BC	PN	CS	PS	BJ	CB	I	CH	GN	GC	Y	TOTAL SBC
Cálido subhúmedo (w0)		25.9	42.1	51.7		50.8	39.4	28.7	21.6	11.7	78.2	37.5
Cálido subhúmedo (w1 y w2)		5.1	2.5	35.4		4.5	15.8	59.6	10.7	83.0	0.7	10.8
Semicálido subhúmedo (w0)		9.3	17.6	2.6	41.2	8.5	8.2		22.2			10.3
Semicálido subhúmedo (w1 y w2)		8.1	7.0	4.1	17.3	6.3	3.7	11.8	35.2	5.3		9.4
Templado subhúmedo	14.0	4.0	2.0		32.0	2.0	2.0					3.0
Semiáridos cálidos (BS1)		20.9	2.6	6.0	0.4	18.4	24.8		9.9		19.7	14.8
Secos cálidos (BS0 y BW)	1.6	10.5				6.1	8.8				1.2	5.2
Semiáridos semicálidos (BS1)	9.6	15.8	21.2	0.2	3.8	1.2						7.0
Secos semicálidos (BS0 y BW)	74.4	0.7				0.8	7.0					1.0
Semiáridos templados		0.3	5.0		5.0	1.0						1.0

\* Los tipos climáticos fueron agrupados de la siguiente manera para facilitar la interpretación.

Cálidos subhúmedos w0 ( Aw0), Cálidos subhúmedos (Aw1, Aw2 ), Semicálidos subhúmedos ( A(C)w0, A(C)w1, A(C)w2, (A)Cw1, (A)Cw1, (A)Cw2), Templados subhúmedos ( Cw0, Cw1 ), Secos cálidos ( BS1, BS0 y BW con (h')h, (h') y h(h') ), Secos semicálidos ( BS1, BS0 y BW con h ), Secos templados ( BS1k ).

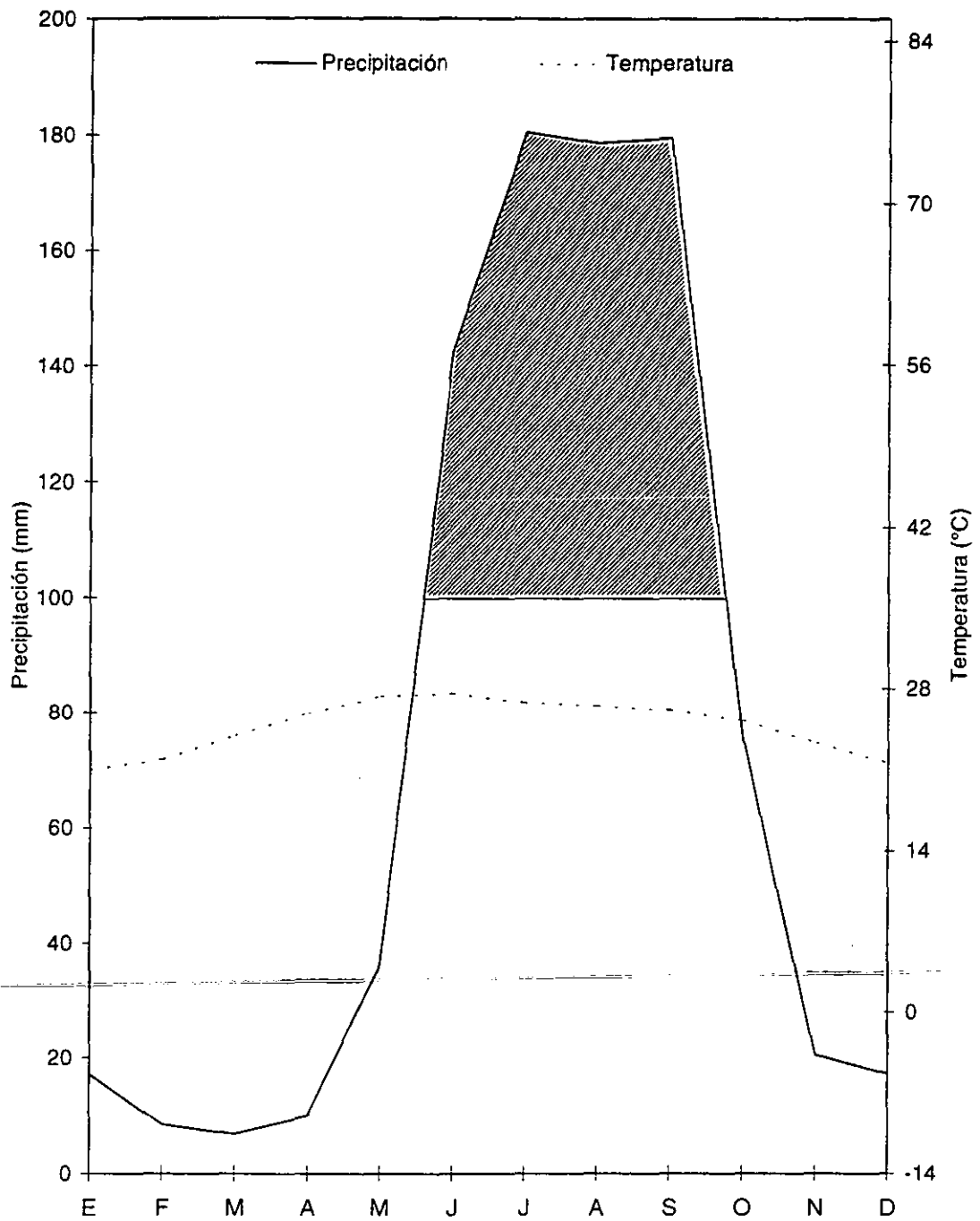


Figura 1.4. Diagrama ombrotérmico representativo de las condiciones promedio de humedad y temperatura de las selvas bajas caducifolias de México. Los datos "promedio" para las SBC están en la Tabla 1.6.

de la zona se asientan en condiciones de mayor "estres" hídrico (condiciones de menor humedad que tienen que soportar las plantas), ya que el 75% de ellos se establecen en climas áridos ( $BS_0$  y  $BW$ ), pero con temperaturas semicálidas. En la Cuenca del río Santiago el 42% se desarrollan en cálidos subhúmedos ( $Aw_0$ ); en el Pacífico Norte predominan los climas con temperaturas cálida, ya sean subhúmedos ( $Aw_0$ ) o semiáridos ( $BS_1$ ); en el Pacífico Sur predominan las selvas bajas en climas cálidos subhúmedos con 52% en  $Aw_0$ , pero cerca del 35% se establecen en condiciones un poco más húmedas ( $Aw_1$  y  $Aw_2$ ). En el Bajío preferentemente se encuentran en condiciones térmicas en el ámbito de las semicálidas y templadas; en la Cuenca del Balsas el 50% está en cálido subhúmedo ( $Aw_0$ ); en el área del Istmo el 40% está en cálido subhúmedos y el 25% en condiciones semiáridas; en Chiapas las condiciones de humedad son mayores, ya que el 60% de las selvas bajas se desarrollan en climas  $Aw_1$ ; en el Golfo Norte, además de más húmedas, las condiciones preferentes son semicálidas (35% en  $A(C)w_1$ ); en el Golfo Centro la mayor parte está en clima cálido pero de humedad intermedia ( $Aw_1$ ), y en Yucatán muestran un claro predominio los climas cálidos subhúmedos para el establecimiento de estas selvas.

Las condiciones térmicas y de humedad en las cuales se asientan las SBC, de acuerdo a la clasificación para los climas, en la Tabla 1.3 se muestra que cerca del 70 % de las selvas bajas están en climas cálidos y en condiciones subhúmedas; alrededor del 28 % se desarrolla en áreas semicálidas y otro 28 % en zonas más secas. Aquí se hace notar que en la mayor parte de las zonas las condiciones cálidas son las predominantes. Se destacan: Baja California en donde el 84% se encuentra en zonas semicálidas; el Golfo Norte con 58% y el Bajío con el 63% también con esas mismas características y en éste último con el 37% en condiciones templadas.

En cuanto a características de humedad se hacen notar: Baja California, cuyas selvas bajas predominantemente se encuentran en zonas semiáridas (75%); el Pacífico Norte (48%); la Cuenca del Santiago con 29%; la Cuenca del Balsas con 27% y el Istmo con 34%.

### **Precipitación y temperatura**

Es importante también reconocer los ámbitos de precipitación y temperatura que delimitan a las SBC, lo que significa el ámbito térmico y de humedad en el que son capaces de desarrollarse estas comunidades caducifolias en el país. Como puede verse en la Tabla 1.4



Tabla 1.3. Superficie (%) de selva baja caducifolia en condiciones de temperatura y humedad, para cada área de distribución y en total para las SBC en México.

Area SBC	Temperatura			Humedad		
	Cálido	Semicálido	Templado	Subhúmedo	Semiárido	Seco
BC	2	84	14	14	75	11
PN	62	34	4	52	48	
CS	47	47	5	71	29	
PS	93	7		94	6	
BJ		63	37	91	9	
CB	79	17	3	73	27	
I	79	19	2	66	34	
CH	88	12		100		
GN	42	58		90	10	
GC	95	5		100		
Y	100			21		
<b>TOTAL SBC</b>	<b>68</b>	<b>27</b>	<b>4</b>	<b>71</b>	<b>28</b>	

casi el 70 % de estas selvas se encuentra en zonas con precipitación total anual entre los 700 y los 1200 mm, aún cuando el ámbito puede ampliarse de los 300 a los 1500 mm de lluvia anual. El ámbito de precipitación con mayor cobertura proporcional de SBC (32%) corresponde a la categoría de 800-1 000 mm.

En la Tabla 1.4 se aprecia que es en Baja California donde las cantidades de lluvia anual son las más bajas (300-500 mm), en cambio en el área del Golfo Norte las precipitaciones pueden alcanzar hasta los 1 500 mm. En el Pacífico Sur, Golfo Centro y Chiapas los porcentajes de áreas donde las precipitaciones son relativamente altas, también son considerables. Sin embargo esto habría que relacionarlo con las condiciones térmicas en las que estas lluvias se depositan y que de esta manera determinan que las selvas bajas sean capaces de establecerse en esas zonas.

El ámbito térmico que soporta a las SBC a nivel general en el país va desde los 18°C a los 28°C de temperatura media anual (Tabla 1.5), lo cual significa un amplitud de condiciones de temperatura en la que pueden existir estas comunidades, aunque la mayor parte de la distribución de estas selvas se concentra en temperaturas que van de los 22 a los 26°C (57%).

Si se analizan por separado las áreas de distribución se observa que en Baja California el 59% de las selvas bajas de esta área se establece en temperaturas medias entre 20 y 22°C; en el Pacífico Norte el 64% están entre 22 y 26°C; en la Cuenca del Santiago el 36% entre 20 y 22°C; en el Pacífico Sur y en Yucatán están expuestas a temperaturas muy cálidas que alcanzan entre 26 y 28°C (49 y 66% respectivamente). En contraste, en el Bajío el 81% se establecen en temperaturas menores a los 20°C. La Cuenca del Balsas muestra una gran variación en el ámbito térmico, por lo que se observa un gradiente de temperaturas, con el 72% de su área con temperaturas mayores a los 22°C; en el Istmo una proporción del 26% está en condiciones muy cálidas (26-28°C); en Chiapas el 60% se asienta en temperaturas entre 24 y 26°C; en las áreas del Golfo se observan diferencias espaciales notables, ya que en la parte norte las condiciones son menos cálidas (71% entre 22 y 24°C) y en la parte central el 80% se asienta en temperaturas medias entre los 24 y los 26°C.

Tabla 1.4. Superficie (%) de selva baja caducifolia establecida en los diferentes intervalos de precipitación total anual, relativa a cada área de distribución y en el total de las SBC en México, según las cartas de precipitación (SPP, 1981).

Precipitación (mm)	BC	PN	CS	PS	BJ	CB	I	CH	GN	GC	Y	TOTAL SBC
300-400	30	1										0.5
400-500	45	6				2	7					3
500-600	14	21	11		4	4	7				7	9
600-700	5	18	14	1	10	5	14				10	10
700-800		16	27	9	35	25	22	35	25		6	19
800-1000		28	38	34	50	45	30	21	26	8	11	32
1000-1200		8	10	29		17	11	33	31	46	66	19
1200-1500		2	2	24		2	6	44	8	40		6
1500-2000				3			4	1	10	6		2

Tabla 1.5. Superficie (%) de selva baja caducifolia establecida en los rangos de temperatura media anual relativa a cada una de las áreas de distribución y al total de SBC en México, según las cartas de temperatura (SPP, 1981).

Temperatura (°C)	BC	PN	CS	PS	BJ	CB	I	CH	GN	GC	Y	TOTAL SBC
16-18	14	2	3		34	3	2					3
18-20	17	12	12	2	47	6	9					8
20-22	59	21	36	5	15	11	12	8	6	5		14
22-24	10	27	27	8	1	24	30	31	71	15		25
24-26		37	21	36		31	20	59	23	80	34	32
26-28		1	2	49		17	26	2			66	15

## Variables climáticas

Los datos proporcionados por las estaciones climatológicas dan información más detallada y amplían la visión acerca de las condiciones climáticas de las áreas en donde se establecen las selvas bajas caducifolias del país. En la Tabla 1.6 se resumen los promedios, obtenidos para cada área de distribución de las SBC en México, de 11 variables climáticas (disponibles para las estaciones) analizadas. Con esta información es posible caracterizar, desde el punto de vista climático, a cada una de ellas y así representar a cada una de las zonas con su tipo de clima predominante.

La temperatura media anual en promedio para todas las áreas es de 24.6°C, pero se observa que los promedios para las distintas áreas pueden ir de 18.7°C (en el Bajío) a 27.4°C en el Istmo. Es necesario considerar que en todos los casos se trata de datos promedio de distintas estaciones dentro de un área. Por lo tanto, no es de extrañarse que algunas áreas acusen variación espacial notable (lo cual está indicado por los valores de d.e.). Así, por ejemplo, en el Balsas se encuentran sitios como en la parte occidental de la cuenca (en los alrededores de la Presa Infiernillo), en donde la temperatura media puede alcanzar los 30°C, en contraste con otros puntos en el estado de Morelos en los que la temperatura media anual fluctúa alrededor de los 19°C.

Los datos de las estaciones proporcionan información concerniente al comportamiento de la temperatura a través del año, de manera que se presentan los promedios de las temperaturas máximas y mínimas de estas zonas (para el mes mas cálido y para el mes mas frío). El ámbito de las condiciones térmicas en las que se desarrollan las SBC en el país va desde los 37.6°C de temperatura promedio máxima (Pacífico Norte) a los 6.2°C de temperatura promedio mínima en el Bajío. Cabe destacar que en la zona del Bajío la temperatura promedio mínima es muy baja y además ahí es en donde se pueden encontrar las selvas bajas establecidas a mayores altitudes en México. También es importante mencionar que aún cuando en promedio la Cuenca del Balsas no resulta de las más cálidas, al interior de ésta se encuentra todo un gradiente altitudinal que obviamente se refleja en las condiciones climáticas particulares de la cuenca (ver las desviaciones estándar). Por ejemplo se encuentran zonas en las partes más bajas, cercanas al río (como en la zona de Infiernillo y en Mezcala) en donde los promedios de temperaturas máximas se acercan a los 40°C.

En el norte del país las temperaturas son más extremosas , por lo que es ahí donde

Tabla 1.6. Características climáticas de las áreas de distribución de las selvas bajas caducifolias y en promedio para las SBC en México ( $\pm$  desviación estandar), según datos de 390 estaciones climatológicas. El número entre paréntesis indica el número de estaciones consideradas para cada una de las áreas.

Area SBC	Temp. Media °C	Precip. anual (mm)	Temp. Máxima °C	Temp. Mínima °C	Cociente P/T	Precip. invernal %	Oscilación térmica °C	Días con precipitación apreciable	Días con precipitación inapreciable	Días con rocío	Días con heladas	Tipo de Clima (Köppen, modificado por García, 1988)
<b>BC</b>	22.7	432.1	35.6	7.9	19.1	5.8	11.5	20.5	36.1	12.7	0.2	BS <sub>0</sub> (h')hw(e)
(4) d.e	2.7	34.9	1.5	1.4	1.7	1.6	1.8	6.7	20.5	16.5	0.1	
<b>PN</b>	24.0	742.9	37.6	8.4	30.7	7.5	12.1	51.6	15.5	21.0	5.0	BS <sub>1</sub> (h')hw(e)
(74) d.e	1.5	183.4	2.9	2.9	8.7	3.2	2.9	14.0	11.1	32.7	12.3	
<b>PS</b>	25.7	999.0	34.2	15.9	39.1	2.8	4.2	57.9	18.9	47.7	0.1	Aw <sub>0</sub> (w)i
(63) d.e	1.6	221.5	1.8	3.7	8.7	1.4	1.3	15.7	12.3	57.3	0.3	
<b>CS</b>	24.8	858.3	37.3	10.3	35.4	3.1	7.6	69.0	13.8	47.7	3.3	Aw <sub>0</sub> (w)e
(17) d.e	1.9	113.3	2.1	2.0	5.6	1.1	0.9	7.1	10.3	62.9	7.1	
<b>CB</b>	25.4	827.1	36.2	14.9	32.7	2.1	5.9	65.0	13.3	15.5	0.7	Aw <sub>0</sub> (w)(i')g
(109) d.e	2.7	164.3	3.7	4.0	8.5	1.3	1.1	13.4	10.4	37.4	3.1	
<b>BJ</b>	18.7	810.3	30.2	6.2	43.3	3.0	7.1	74.0	19.8	30.2	13.6	(A)Ca(w <sub>0</sub> )(w)(e)g
(31) d.e	1.4	75.8	1.7	2.1	4.9	0.6	0.7	11.0	10.9	40.2	16.3	
<b>GN</b>	24.3	1032.2	34.9	11.2	42.0	4.8	10.7	66.2	24.6	37.5	1.2	Aw <sub>0</sub> (w'')(e)g
(31) d.e	0.9	251.0	1.8	1.3	10.6	1.1	2.7	17.8	29.5	57.1	0.9	
<b>GC</b>	25.0	1127.7	34.2	14.7	46.1	3.8	6.4	69.1	19.9	39.4	0.0	Aw <sub>1</sub> (w'')(i')g
(15) d.e	1.6	145.7	2.2	1.0	7.1	1.8	0.6	21.7	20.3	64.5	0.0	
<b>I</b>	27.4	795.2	33.8	20.3	31.0	0.9	3.7	49.7	25.6	4.2	0.0	Aw <sub>0</sub> (w'')ig
(8) d.e	0.8	199.6	1.7	2.2	5.2	0.3	1.1	4.6	15.8	4.1	0.0	
<b>CH</b>	24.9	1033.0	34.7	14.8	40.9	1.4	5.5	75.5	20.6	16.5	1.3	Aw <sub>0</sub> (w'')(i')g
(16) d.e	1.1	169.0	2.1	1.5	6.0	0.7	0.7	15.4	16.4	24.0	4.0	
<b>Y</b>	25.9	985.6	35.6	15.8	38.1	7.2	5.9	70.1	17.3	26.3	0.0	Aw <sub>0</sub> (i'')gw''
(22) d.e	0.9	189.5	1.9	1.6	6.9	2.8	0.9	19.0	16.5	53.4	0.0	
<b>Prom SBC</b>	<b>24.6</b>	<b>879.0</b>	<b>35.5</b>	<b>13.0</b>	<b>36.0</b>	<b>3.9</b>	<b>7.3</b>	<b>61.9</b>	<b>17.5</b>	<b>27.3</b>	<b>2.3</b>	<b>Aw<sub>0</sub>(w)(e)</b>
d.e.	2.7	224.7	3.3	4.9	9.8	2.9	3.3	17.1	17.8	46.8	8.0	

se encuentran las variaciones más altas en cuanto a las oscilaciones térmicas anuales a lo largo del año. En Baja California, el Pacífico Norte y en el Golfo Norte las diferencias de temperatura pueden ser hasta de 12°C; en contraste, el Pacífico Sur y el área del Istmo son las zonas con mayor estabilidad térmica.

En cuanto a la lluvia anual, el promedio para las estaciones analizadas es de 879 mm. En zonas como en Baja California el promedio está alrededor de los 432 mm; en el área del Golfo es mayor a los 1 000 mm de lluvia anual, al igual que en Chiapas. Las zonas del Pacífico Norte presentan lluvias alrededor de los 750 mm. Pero la cantidad de lluvia que se deposita en un lugar definitivamente va muy relacionada con las condiciones térmicas en las que se precipita, ya que la cantidad puede ser menor en zonas que sean menos cálidas y aún así será suficiente para el desarrollo de un determinado tipo de vegetación (en este caso de las SBC) y esto se observa en el cociente P/T que en última instancia, se utiliza para clasificar el clima de la estación.

Es importante observar que la cantidad de lluvia que se registra en estos sitios cae en pocos días al año, en promedio 62, con aproximadamente otros 18 días más en los cuales la cantidad de lluvia no puede ser cuantificada, pues es menor a 1 mm. Sin embargo, en los casos como en Baja California el número de días con lluvia inapreciable adquiere una importancia relevante, pues significa la presencia de humedad en el ambiente que es utilizada por la vegetación, aun cuando ésta no pueda ser medida en los pluviómetros.

Por otra parte la lluvia en estas áreas se concentra en una estación determinada (generalmente de mayo a octubre) lo cual se constituye en uno de los elementos cruciales para las respuestas fenológicas de este tipo de selvas. Sin embargo en algunas zonas puede adquirir cierta importancia la lluvia que se pueda presentar fuera de la estación típica de la lluvia; en este caso la proporción de lluvia invernal (enero, febrero y marzo) se incrementa en áreas en el norte del país como el Pacífico Norte y también en Yucatán con 7.5 y 7.8% respectivamente.

Otra fuente de humedad lo constituye el rocío, considerado como un aporte de agua importante en el balance hídrico de las plantas. En el Pacífico Norte y en la Cuenca del Santiago el promedio es de 48 días, aún cuando la desviación estándar es muy alta ya que es un fenómeno más localizado.

La mayor parte del área en donde se encuentran las selva bajas se encuentra libre de heladas, y sólo en algunos casos, como pueden ser las SBC que se localizan en la Altiplanicie, en la región del Bajío, que logran establecerse en altitudes cercanas a los 2 000 m s.n.m. están más expuestos a este tipo de eventos meteorológicos.

Todas estas características climáticas de las diferentes áreas de distribución de las SBC en México, están expresadas en el tipo de clima que se obtiene para cada una de las zonas (formula climática, de acuerdo al sistema de Köppen, modificado por García, 1988), lo cual representa las condiciones promedio para cada una de ellas (ver Tabla 1.6). En la mayoría de las áreas el clima representativo es el cálido subhúmedo de menor humedad (Aw0); para Baja California el clima es de tipo seco (BS0) y semiárido para el Pacífico Norte (BS1); para el Golfo Centro la humedad se incrementa para resultar un clima cálido subhúmedo intermedio (Aw1) y para el Bajío la temperatura es menor de manera que el clima semicálido subhúmedo ((A)Cw0) es el que representa al área.

En la Tabla 1.6 se muestran las condiciones climáticas promedio en las que se establece una selva baja caducifolia que se podría considerar como el clima "típico" para este tipo de selvas en México y cuyo comportamiento se observa gráficamente en el diagrama ombrotérmico de la Figura 1.4. El tipo de clima que representa más típicamente a las SBC es el Aw0(w)(e), que es un cálido subhúmedo (el más seco de los subhúmedos), con régimen de lluvias de verano y con oscilación térmica anual extremosa.

### **Zonas de vida**

Las estaciones climatológicas fueron clasificadas de acuerdo al sistema de Zonas de Vida de Holdridge y los resultados se presentan en la Tabla 1.7. De acuerdo a la clasificación de Holdridge el 72% de las estaciones analizadas corresponden a bosque seco subtropical y tropical. Esto significa que un porcentaje muy alto del total de las estaciones confirmarían, que según este sistema, existe una correspondencia de estas zonas analizadas en el país, con otros bosques secos que han sido clasificados de acuerdo a las características climáticas en las que se establecen. Un 20% de las estaciones se consideraría en la categoría de bosque tropical muy seco de Holdridge y 6% en bosque subtropical espinoso, según tal sistema.

La mayor parte de los sitios que caen en la categoría de bosque subtropical

Tabla 1.7. Estaciones climatológicas (%) establecidas en áreas de selva baja caducifolia, y clasificadas según el sistema de Zonas de Vida (Holdridge), relativo para cada una de las áreas de distribución y para el total en México.

Zona de vida (Holdridge)	BC	PN	CS	PS	BJ	CB	I	G	CH	Y	Total
Bosque subtropical espinoso (Subtropical thorn forest)	100	15	0	0	6	6	0	0	0	0	6
Bosque subtropical seco (Subtropical dry forest)	0	55	83	45	94	46	14	39	54	17	48
Bosque subtropical subhúmedo (Subtropical moist forest)	0	2	0	4	0	3	0	6	0	0	2
Bosque tropical muy seco (Tropical very dry forest)	0	26	8	12	0	29	71	9	0	17	19
Bosque tropical seco (Tropical dry forest)	0	2	8	39	0	15	14	45	46	67	24



espinoso se encuentra en el área de Baja California, que es en donde se establecen las SBC que se desarrollan en condiciones de mayor aridez. En esa misma categoría se encuentra el 15% del Pacífico Norte, 6% del Bajío y 6% de la Cuenca del Balsas.

En general, si se consideran los bosques subtropical y tropical seco, resulta que en áreas como la Cuenca del Balsas cerca del 35% de sus estaciones reportan condiciones más secas, que lo necesario para considerarse en la categoría de las selvas bajas. También destaca el 71% de sitios que son clasificados como bosque tropical muy seco en el área del Istmo.

Esto confirma la amplitud de las condiciones climáticas en las que se desarrollan las selvas tropicales de México y en donde es necesario considerar otras variables climáticas que puedan compensar la escasa precipitación de algunas zonas, como pueden ser las condiciones térmicas.

## **Geología y suelo**

Otras dos variables del medio físico que se examinaron en detalle en este trabajo son la geología y el suelo. La información concerniente a estos aspectos, obtenida de las cartas de 1:1 000 000 (SPP, 1981), se resume en las Tablas 1.8, 1.9 y 1.10.

Con respecto a la geología (edad y litología de las formaciones) resalta la gran variación de formaciones sobre las que se asientan las selvas bajas. Obviamente esto es el resultado de la complicada historia geológica del territorio y debido a la amplitud en la distribución de estas comunidades. No obstante, como tendencia que destaca se observa que el 62 % de estas selvas se establece sobre formaciones del Terciario y el 24 % sobre material del Cretácico (Tabla 1.8).

Para las áreas de distribución en particular resaltan la Cuenca del Santiago, el Bajío, Yucatán y el Pacífico Norte que predominantemente se asientan en formaciones del Terciario (94%, 88%, 82% y 72% de su superficie respectivamente) y en menor proporción en la del Golfo Centro (65%), Cuenca del Balsas (63%), el Istmo (63%); de las SBC de Baja California el 90% se establecen sobre substrato Cretácico, y las cifras corresponden al 69% en el Golfo Norte, 66% en Chiapas y 42% en el Pacífico Sur.

En cuanto a la litología, también se observa gran variación y cabe aclarar que lo complicado de las cartas llevó a la decisión de sólo diferenciar a las rocas por su origen, ya

Tabla 1.8. Superficie (%) de selva baja caducifolia establecido en las formaciones geológicas relativo para cada una de las áreas de distribución y en total para las SBC en México, según las cartas geológicas (SPP, 1981).

<b>Formación geológica</b>	<b>BC</b>	<b>PN</b>	<b>CS</b>	<b>PS</b>	<b>BJ</b>	<b>CB</b>	<b>I</b>	<b>CH</b>	<b>GN</b>	<b>GC</b>	<b>Y</b>	<b>TOTAL SBC</b>
Cuaternario	1.6	4.2		9.5	11.9	5.0	11.4	5.5	3.1	35.3	18.7	6.7
Terciario	2.6	73.5	97.2	21.7	86.8	63.3	62.8	12.7	28.0	64.6	81.2	62.2
Cretácico	89.7	17.2	2.4	42.3	0.6	19.7	20.0	65.6	69.1			23.9
Jurásico				20.3		2.5		3.1				2.9
Paleozoico		2.8		4.6		7.7	3.6	12.0				3.2
Precámbrico	6.1					1.8	1.3					1.0

29

Tabla 1.9. Superficie (%) de selva baja caducifolia establecida en diferente tipo de roca, relativo para cada una de las áreas de distribución y en total para las SBC en México, según las cartas geológicas (SPP, 1981).

<b>Litología</b>	<b>BC</b>	<b>PN</b>	<b>CS</b>	<b>PS</b>	<b>BJ</b>	<b>CB</b>	<b>I</b>	<b>CH</b>	<b>GN</b>	<b>GC</b>	<b>Y</b>	<b>TOTAL SBC</b>
Sedimentaria	4.2	20.8	1.5	28.2	5.7	46.4	29.7	88.0	92.7	71.7	100.0	40.5
Ignea intrusiva	89.7	13.3	1.1	33.5	9.0	9.6	12.8	12.0	1.0	28.3		12.3
Ignea extrusiva		60.7	94.2	13.2	83.5	28.7	46.0		6.3			40.4
Metamórfica	6.1	2.5	0.4	24.9		13.9	11.5					6.3

sea sedimentario, ígneo intrusivo e ígneo extrusivo (Tabla 1.9). Los tipos de roca en donde más frecuentemente se encuentra a las selvas bajas caducifolias son rocas de tipo sedimentario (40%) y rocas ígneas extrusivas (40%). En Yucatán el 100% de las SBC están asentados en rocas sedimentarias, en el Golfo Norte el 93%, en Chiapas el 88% y en el Golfo Centro el 72%. En contraste, el 90% de las selvas bajas de Baja California se establecen en rocas de tipo ígneo intrusivo. Las selvas bajas asentadas sobre rocas ígneas extrusivas predominan en la Cuenca del Santiago (94%), en el Bajío (84%) y en el Pacífico Norte (61%). En el caso del área del Pacífico Sur el 25% de las SBC de esa zona se encuentran en rocas metamórficas.

En relación al factor edáfico (Tabla 1.10), existen dos tipos de suelos en los que más frecuentemente se establecen las selvas bajas caducifolias; el regosol en el cual se establece el 30% de estas comunidades vegetales y el litosol que sostiene al 23% de la extensión de estas comunidades caducifolias. Ambos son suelos someros, sin capas diferenciadas, con frecuentes afloramientos de las rocas que los subyacen, que se presentan sobre laderas de cerros con pendientes de moderadas a altas lo que los hace susceptibles a la erosión, principalmente cuando la cobertura vegetal es retirada (SPP, 1981). En la Tabla 1.10 se observa con detalle los tipos de suelos en los que se asientan las SBC de las distintas áreas de distribución en el país. El 95% de las selvas bajas de Baja California se desarrolla sobre regosol, así como el 52% del área de distribución de las selvas bajas del Pacífico Sur y el 47% de las de la Cuenca del Balsas se asientan en este tipo de suelo.

El litosol es el tipo de suelo en el que se desarrollan el 57% de la extensión de las selvas bajas del área del Istmo, el 38% del área de Chiapas y 33% del Pacífico Norte. El feozem, que es un tipo de suelo con una capa superficial oscura rica en materia orgánica y en nutrientes, que se erosionan con gran facilidad (SPP, 1981). En éste suelo es en el que se asientan el 47% de las SBC de la Cuenca del Santiago, el 40% de las selvas bajas del Golfo Centro y 37% del Bajío. En Yucatán predominantemente se establecen en rendzina (48%), al igual que el 39% de las SBC de el Golfo Norte; estos suelos son fértiles y descansan sobre calizas. Para el caso del Bajío el suelo que más frecuentemente es ocupado por las selvas bajas de esa área, son los vertisoles (43%).

## DISCUSION

Prácticamente todos los autores que describen a las selvas bajas caducifolias coinciden en su definición (Miranda y Hernández-X. 1963; Pennington y Sarukhán, 1968; Rzedowski, 1978). Sin embargo, las discrepancias son notables cuando se busca una representación espacial de estas comunidades en el país (cf. Tabla 1.1). La gran amplitud en la distribución geográfica de las SBC en México, así como la variación en las condiciones físicas en las que se establecen, dificulta en gran medida el reconocimiento de estas comunidades caducifolias dentro de un mismo tipo de vegetación. Los ámbitos de las condiciones ambientales en los que se desarrollan estas selvas bajas son amplios en muchos aspectos:

- a) en la distribución geográfica, ya que se encuentran desde aproximadamente los 28° de latitud Norte hasta la frontera Sur y de la vertiente del Pacífico a la península de Yucatán;
- b) en altitud, pues se establecen desde el nivel del mar hasta casi los 2 000 m s.n.m. (en la zona del Bajío);
- c) en el tipo de clima, que abarca desde los semiáridos cálidos a los semicálidos subhúmedos;
- d) en precipitación, con lluvias anuales que van desde poco más de 350 mm a más de 1500 mm;
- e) en temperatura, con un ámbito que se extiende de los 18°C a los 28°C de temperatura media anual;
- f) en las condiciones geológicas y litológicas que subyacen a estas selvas, con edades que van del Jurásico al Cuaternario y rocas de sedimentarias, ígneas y metamórficas;
- g) en el sustrato edáfico, que varía de regosoles y feozems a litosoles y vertisol.

Todo lo anterior dificulta en muchos casos la correcta identificación o el reconocimiento de estas comunidades vegetales. Cuando las condiciones son las más "típicas", como podría ser cuando se asientan en zonas con clima cálido subhúmedo ( $A_{w_0}$ ), que es el clima que reúne las características más favorables para el establecimiento de estas comunidades secas, la estructura de la vegetación se apega a las descripciones que los autores han hecho de este tipo de comunidades y en ese caso el problema de identificación es menor. Sin embargo, el ámbito de distribución de las SBC, abarca otros

Tabla 1.10. Superficie (%) de selva baja caducifolia establecida en diferente tipo de suelo, relativo para cada una de las áreas de distribución y en total para las SBC en México, según las cartas edafológicas (SPP, 1981).

Tipo de Suelo	BC	PN	CS	PS	BJ	CB	I	CH	GN	GC	Y	TOTAL SBC
Cambisol	5	16	5	25		12	17	4		9	2	12
Feozem		13	47	11	37	12	1	1	8	40		14
Litosol		33	16	4	5	13	57	38	18		34	23
Luvisol		3	6	4	8	3	2	10		12	5	4
Regosol	95	30	26	52	1	47	16	28	6	2		30
Rendzina						10		9	39	9	48	10
Vertisol		4		2	43	4	1	8	28			7

tipos climáticos, en donde la combinación de elementos hace posible el establecimiento de estas comunidades. Cuando las condiciones climáticas tienden a ir a los extremos y el contacto con otras comunidades adaptadas a esas características ambientales es más cercano, el diferenciar a un tipo de vegetación determinado se hace cada vez más difícil

Cuando las condiciones tienden a ser más secas, la confusión con comunidades aledañas como el bosque espinoso o algún otro tipo de matorral se hace evidente, y es entonces cuando para resolver el problema de la clasificación del tipo de vegetación del que se trata es necesario recurrir a métodos cuantitativos para definir claramente a la comunidad. Esto sucede en áreas como en Baja California, en Sonora en la gradación con el Desierto Sonorense, o en las zonas más secas de la Cuenca del Balsas incluyendo al Valle de Tehuacán-Cuicatlán.

En el primer caso, donde la lluvia anual va de los 300 a los 500 mm, la baja precipitación se refleja en la estructura de la vegetación (p. ej. menor estatura, mayor abundancia de arbustos), pero a pesar de la escasez de agua, el área es capaz de sostener una selva baja y la explicación a esto se puede encontrar al analizar con detenimiento las condiciones climáticas del área y no sólo la cantidad de lluvia. La eficiencia de la precipitación se incrementa por las temperaturas que predominan en la zona que están comprendidas en el ámbito de las semicálidas, lo cual abate las tasas de evapotranspiración. Autores como Arriaga y León (1989), describen estas comunidades y confirman su clasificación como selva baja. En este caso se usan datos como el número de días con precipitación inapreciable (en promedio alrededor de los 36 días), que comparado con otras áreas en donde se distribuyen las selvas bajas, es mayor. Esto implica que aún cuando la lluvia no sea en cantidad lo suficiente como para medirla, la humedad contenida en el ambiente contribuye con el sostenimiento de este tipo de vegetación en esta región del país. Otro factor importante en esta zona, así como en la parte sur de Sonora (PN) es el ligero incremento en la cantidad de lluvia invernal (lluvia que precipita entre enero y marzo) debido a la influencia que pueden tener en estas áreas sistemas invernales como son los Vientos del Oeste y la Corriente de Chorro que ocasionalmente pueden acarrear humedad (García y Trejo, 1994) y en todo caso elevar la humedad relativa de la zona.

En el Sur de Baja California, sur de Sonora, así como en el norte de Sinaloa y en la Cuenca del Balsas, descripciones como las de Shreve (1937), Gentry (1946), Miranda (1942, 1942, 1943b, 1947) y Breceda-Solís (1994), remiten a comunidades de baja estatura

con un incremento en el número de cactáceas, que le confieren un aspecto xérico y que representan el límite climático de las SBC hacia comunidades más áridas. En todas estas áreas los períodos de sequía son muy marcados y pueden extenderse hasta casi ocho meses, pero existen otras variables climáticas (p. ej. temperatura, precipitación invernal, días con lluvia inapreciable) que al ser consideradas compensan la sequía y determinan la existencia de selvas bajas en estas zonas. Los datos florístico-estructurales descritos para estas zonas (ver Capítulo 3) confirma la justificación de considerar la existencia de la SBC en las mismas.

La Cuenca del Balsas por su posición geográfica, rodeada de altas montañas, presenta grandes restricciones en cuanto a la disposición de humedad; esto es aplicable tanto a la humedad acarreada por los vientos alisios, ondas del este o ciclones del Golfo, como a la que proviene de sistemas de tiempo originados en el Pacífico, como los ciclones, cuya humedad es acarreada hacia el continente por sistemas monzónicos (García y Trejo 1994). Dicha humedad es retenida en gran parte en las partes altas de las sierras, lo que contribuye a las precipitaciones bajas en esta zona. Las partes más secas se localizan en la porción occidental de la cuenca, en las inmediaciones de la Presa de Infiernillo. Estas condiciones favorecen el establecimiento de comunidades xéricas que colindan con las selvas bajas que se establecen en esas áreas y cuyos elementos en común, en ocasiones, suelen confundir al observador, que encontrará dificultades para distinguir a los distintos tipos de vegetación que ahí se establecen.

Otra zona en condiciones muy similares es la de Tehuacán-Cuicatlán, en donde se desarrollan también selvas bajas caducifolias muy peculiares (Jaramillo y González-Medrano, 1983) que colindan con comunidades de afinidades áridas, pero que han encontrado las condiciones climáticas necesarias para establecerse en esos sitios y además diferenciarse estructural y florísticamente para ser definidos como SBC (ver Capítulo 3) y que en todos estos casos se constituyen en el límite seco de la distribución de estas comunidades estacionales.

En el otro extremo climático se encuentran áreas como el Golfo Norte, en el sur de Tamaulipas, donde la lluvia alcanza casi los 1 500 mm y las especies de familias con afinidades más húmedas incrementan su abundancia (Puig, 1976) (ver Capítulo 2). Aquí las comunidades subcaducifolias representan el otro límite climático de las SBC. La humedad que aportan los sistemas invernales que afectan al Golfo de México como serían los nortes

(García, 1989) cobra cierta importancia en esta vertiente, así como en la península de Yucatán y esta cantidad de lluvia fuera de la estación húmeda propicia el incremento en el establecimiento de especies subcaducifolias, así como la mayor estatura de estas selvas bajas.

Un índice que refleja las características de disponibilidad de humedad en un sitio es el cociente Precipitación/Temperatura (P/T). Para las áreas de distribución de SBC el promedio es de 36.0 lo cual, según García (1988), representa condiciones subhúmedas de menor humedad. Este cociente disminuye en zonas como Baja California, en donde se clasifica dentro de los áridos, y en el Pacífico Norte donde alcanza el rango de los semiáridos. En contraste, el Bajío y las regiones del Golfo entrarían ya como áreas subhúmedas con humedad intermedia.

Este resultado en cierta manera coincide con lo obtenido con las clasificaciones al utilizar el sistema de Holdridge, en donde también se observan las condiciones medias y los extremos secos y húmedos para las selvas bajas del país, representados en las zonas de vida que reflejan las características climáticas de los sitios en los que se establecen estas selvas. Las condiciones más secas, según Holdridge, deberían soportar bosques espinosos y las más húmedas a bosques subhúmedos. Sin embargo, como ya se ha mencionado, otras variables climáticas intervienen de manera que los bosques que se encuentran en estas zonas cumplen con las características estructurales y florísticas para ser considerados como selvas bajas caducifolias tropicales secas, según la caracterización presentada al inicio de este capítulo.

Otra condición a la que están expuestas estas comunidades vegetales es la gran variabilidad interanual de la lluvia (Wallen, 1955). La variación en la precipitación año tras año es muy alta; la mayoría de las áreas de distribución tienen apenas alrededor del 46% de probabilidad de que la lluvia de un año sea la promedio del lugar. Particularmente zonas como la costa de Oaxaca presentan un coeficiente de variación muy alto. En esta zona de la vertiente pacífica los patrones de la precipitación depende en buena medida de la presencia de perturbaciones tropicales como los ciclones, cuya frecuencia e intensidad son muy variables (Bullock, 1986; García-Oliva *et al.*, 1991). Este tipo de eventos meteorológicos, así como las variaciones interanuales y la intensidad en las lluvias, tienen influencia en la estructura y composición de las comunidades, por ejemplo, por apertura de claros del dosel (Lugo *et al.*, 1983; Dittus, 1985), o bien cambios en la estructura y en la



dinámica de los bosques (Basnet, 1993). La gran amplitud en la distribución de las SBC en el país propicia que las áreas en las que se establecen, estén expuestas a diferentes sistemas de tiempo, que son los que finalmente contribuyen a la gran variación en las condiciones climáticas de esas zonas y, en cierto grado, a la gran variación fisiológica de estas selvas bajas.

Las particularidades estructurales y en composición que presentan las selvas bajas caducifolias, pueden relacionarse con las restricciones que le presentan el ambiente y la presencia o dominancia de algunos grupos de plantas, como aquellos con adaptaciones para fotosintetizar y crecer en la estación seca, por ejemplo Burseraceae, Cactaceae y Capparidaceae (Lott *et al.*, 1987). Las especies deciduas y algunas taxa de morfología crasa, son dominantes en este tipo de vegetación, lo que implica un menor costo y probablemente una mayor capacidad competitiva (Sobrado, 1991). No obstante, la condición intermedia entre lo semiárido y subhúmedo y la gran estacionalidad, determinan un escenario evolutivo que ha seleccionado taxa con adaptaciones inesperadas, tales como especies con fenología foliar invertida (*Jacquinia pungens*; Teophrasteaceae), o la forma arborescente del género *Ipomoea* (Convolvulaceae), típicamente representado por enredaderas.

Adicionalmente a toda esta gama de características climáticas, se encuentran las distintas condiciones topográficas, geológicas, litológicas y edáficas en las que se asientan las selvas bajas. Esto permite la presencia de comunidades distintas en un área, como las franjas de selvas subcaducifolias en las zonas de mayor humedad, o los matorrales en las áreas más expuestas y secas. La orientación de la ladera, el grado de la pendiente, las condiciones microclimáticas, las diferencias en la insolación, el tipo de roca, sus características fisicoquímicas y la disponibilidad de nutrientes, constituyen una matriz muy heterogénea que conforman el marco ambiental en el que se desarrollan las selvas bajas caducifolias en el país. Tal heterogeneidad de los recursos en tiempo y espacio juega un papel importante en la determinación de la estructura de las comunidades vegetales (Dunson y Travis, 1991). Esta gran variación influye directamente en los parámetros estructurales de la vegetación, como la densidad, la altura y la cobertura, así como en la proporción de distintas formas de vida (Medina, 1995; ver Capítulo 3) y en la riqueza de estas selvas (ver Capítulo 4). Por otra parte, es necesario considerar como otros factores de gran relevancia como la historia en el establecimiento de estas comunidades, sus afinidades biogeográficas (ver Capítulo 2), así como la historia de disturbio de las áreas

estudiadas tienen un efecto definitivo en la composición, la estructura y en los patrones de diversidad.

Estudios detallados sobre la estructura y composición florística de estas selvas aportarán más elementos que contribuyan a delimitar con mayor precisión a este tipo de vegetación y a conocer el marco ambiental en el que se desarrolla. Es claro que no sólo los factores climáticos determinan la presencia de las comunidades en un área; el tipo de suelo, su profundidad, la porosidad, la permeabilidad de la roca, la historia geológica, etc., pueden tener efectos que sean favorables o no para el establecimiento de una determinada comunidad vegetal. Sin duda es más bien la combinación de estos factores la que puede repercutir en la distribución, en los patrones de diversidad y en la estructura y composición de las comunidades, además de los propios factores bióticos (competencia, interacciones con animales; ver Bullock *et al.* 1995). No obstante, es importante destacar que, como primer paso, es necesario conocer en detalle las condiciones del medio físico en las que actualmente se asientan estas comunidades vegetales.

## CAPITULO 2

# ENDEMISMO, RIQUEZA A NIVEL FAMILIA Y FITOGEOGRAFÍA DE LAS SELVAS BAJAS CADUCIFOLIAS DE MÉXICO

## INTRODUCCIÓN

México está considerado como uno de los centros con mayor diversidad florística, es reconocido como un país de megadiversidad biológica (*sensu* Mittermeier y Mittermeier, 1992) y comparte una categoría especial de diversidad biológica junto con Brasil, Colombia e Indonesia. Se ha estimado que la diversidad florística de México alcanza aproximadamente 20 000 especies de plantas vasculares (Dirzo y Gómez, 1996), cercano al número propuesto con anterioridad por Rzedowski (1992) de 21 600 de fanerógamas. Su diversidad no se limita a la cantidad de especies que se desarrollan en su territorio, sino que también aquí están representadas todas las grandes formaciones vegetales del planeta (Dirzo, 1992), característica que sólo puede ser encontrada en lugares como Perú, la India y en cierto modo en Australia (Rzedowski, 1992). Así mismo, es notable la gran variedad de formas biológicas que exhibe la flora mexicana, particularmente en zonas con afinidades áridas y que sólo tiene paralelo en Sudáfrica (Rzedowski, 1991a).

En el país no sólo se encuentra una gran diversidad biológica; su territorio contiene un mosaico ambiental, producto de una complicada historia geológica y fitogeográfica. Es aquí donde confluyen dos zonas biogeográficas, la Neártica y la Neotropical (Mittermeier y Mittermeier, 1992), por lo que una peculiaridad de la flora de este país es incluir componentes del hemisferio norte (boreales) y del hemisferio sur (meridionales) (Rzedowski, 1991a), junto con los de evolución propia y restringidos a este territorio (Dirzo, 1992).

Algunas de las comunidades naturales concentran mayor diversidad que otras; es ampliamente conocido que las comunidades tropicales y con más disponibilidad de humedad son las que contienen mayor número de especies (Fisher, 1960; Pianka, 1966; Gentry, 1988a; Wilson, 1988). Para el caso de México, cada uno de los principales tipos de vegetación que se distribuyen en el territorio contribuye de manera distinta a la flora del país. En la Figura 2.1 se observa que el matorral xerófilo (MX) y los pastizales (P) cubren cerca del 50 % de la superficie y contribuyen con el 20% de la flora (≈6 000 especies); los bosques de coníferas y de encinos (BP y BQ) ocupan el 21% del país y aportan el 24% de las especies; las vegetaciones tropicales perennifolias y subcaducifolias (BTP), así como las caducifolias y espinosas (BTC y BE) ocupan en conjunto el 28% de la superficie, y contribuyen con el 37 % de la flora (17 % y 20% respectivamente), lo que significa

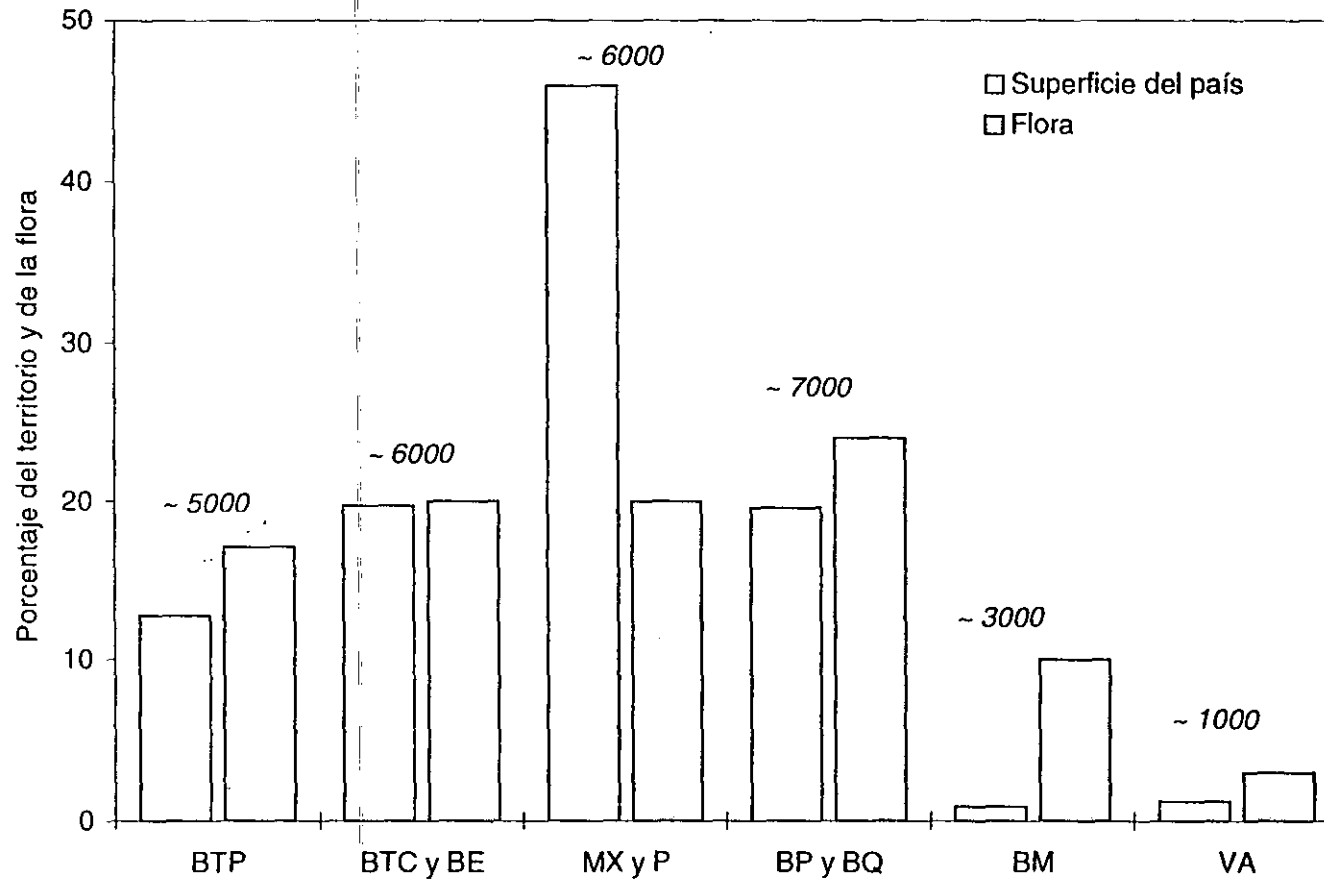


Figura 2.1. Contribución estimada de las principales formaciones vegetales en la flora fanerogámica de México. Las barras de la izquierda indican la proporción del país ocupada por cada tipo de vegetación y las barras oscuras el porcentaje de la flora que aporta cada uno de ellos. Los valores sobre las barras indican el número aproximado de especies. Las formaciones vegetales son BTP, bosque tropical perennifolio; BTC y BE, bosque tropical caducifolio y bosque espinoso; MX y P, matorral xerófilo y pastizal; BP y BQ, bosque de pino y bosque de encino; BM, bosque mesófilo y VA, vegetación acuática (Modificada de Dirzo, 1992; elaborada a partir de Rzedowski, 1991a).

alrededor de 11 000 especies. Resalta el bosque mesófilo de montaña, que a pesar de ser el que ocupa una superficie muy reducida, esto es aproximadamente el 1% del país, contribuye con  $\approx$  10% de las especies (ca. 3 000); la vegetación acuática (VA) en cambio, aporta alrededor del 6 % de la flora. En el caso particular de los tipos de vegetación tropical, se observa que los de tipo perennifolio, proporcionalmente ocupan menor superficie que los caducifolios (cerca del 40%) y sin embargo, tienen un mayor aporte de especies.

Otro elemento que es necesario considerar en las características de la flora y esto se refiere a su particularidad, es decir al aporte del elemento endémico, que son las especies que tienen un ámbito de distribución restringida.

El continuo vaivén (latitudinal y altitudinal) de especies neárticas y neotropicales, aunado a los frecuentes cambios en la corteza terrestre manifestados en el territorio de México, provocaron la aparición de especies endémicas o nativas (Toledo, 1988) por lo que el país, aún sin ser una isla, contiene una gran proporción de taxa de distribución restringida (Rzedowski, 1991a).

Esta profusión del elemento endémico es debida, en parte, a la existencia de varias regiones que funcionan como verdaderas islas y penínsulas ecológicas en el territorio del país. Tal es el caso de las zonas de clima árido, las porciones montañosas caracterizadas por clima templado, las zonas montañosas donde se establecen los manchones de bosque mesófilo y las áreas que combinan una afinidad tropical y parcialmente xérica donde aflora la selva baja caducifolia, que es la comunidad que interesa en este caso. A este tipo de vegetación corresponde una flora propia, originada indudablemente en función de su aislamiento geográfico (Rzedowski, 1991b), posición latitudinal y escenario ecológico (Dirzo, 1992), así como por la reconocida importancia del país como un centro de evolución y dispersión de plantas (Rzedowski, 1965).

Cabe destacar que la disposición en la distribución de los endemismos en México no sigue los mismos patrones que la diversidad (Rzedowski, 1991a), por lo que no necesariamente los tipos de vegetación más diversos tienen un contenido mayor de endemismo. Y esta es una característica de las selvas tropicales caducifolias, en contraste con las tropicales perennifolias, en donde el nivel de endemismo de los primeros es considerablemente mayor. Se estima que cerca del 40% de las especies de las selvas caducifolias se restringen al territorio mexicano, en cambio en las tropicales perennifolias el nivel de endemismo solo alcanza el 5%. Lo anterior va de acuerdo con la correlación que

existe en el país entre la magnitud del endemismo y la distribución de las zonas de clima árido, por lo que se concentra el máximo de endemismo en la vegetación xerófila (Rzedowski, 1962). Sin embargo, la distribución de la vegetación no se limita a las fronteras políticas y se considera más bien a las regiones naturales como límites para la distribución de la biota, el territorio de México se puede extender hacia el sur, abarcando la porción norte de centroamérica, y hacia el norte, incluyendo las porciones que corresponden a las zonas áridas sonoreense, chihuahuense y tamaulipeca que se extienden hasta E.U. Esta gran zona natural constituye el concepto de Megaméxico propuesto por Rzedowski (1991a). Bajo este concepto el nivel de endemismo de las selvas bajas caducifolias se elevaría hasta el 60%.

En función de la compleja historia geológica y las intrincadas condiciones ecológicas de México, distintos arreglos de familias, géneros y especies con afinidades y adaptaciones particulares conforman las diferentes comunidades vegetales que se establecen actualmente en el territorio. Ciertos tipos de vegetación contienen más elementos con afinidades boreales, como los bosques templados, mientras que en las selvas tropicales su contenido estará más definido por componentes meridionales. Esto implica, desde luego, que habrá una diferencia en el aporte de las familias y géneros para los distintos tipos de vegetación. Además, diferencias en la presencia y el aporte en número de determinadas familias en un área, podría estar relacionada con algunos factores del ambiente que favorecen su establecimiento e incluso su diversificación.

Reconocer cuáles son los niveles y los patrones de endemismo en las selvas bajas caducifolias, así como la importancia de la aportación de las familias que constituyen a estas selvas en las diferentes áreas de distribución, es el objetivo de este capítulo.

## MÉTODOS

Para conocer la composición de la flora de algunas selvas bajas caducifolias de México se llevaron a cabo 20 censos florísticos en un área de 1 000 m<sup>2</sup> cada uno. Los censos se llevaron a cabo en sitios establecidos en diferentes áreas de distribución de estas selvas en el país (los detalles del muestreo se presentan en los capítulos 3 y 4). Se identificaron las

especies lo que hizo posible conocer la composición florística de esos sitios; además, de cada especie se distinguió su forma de vida en términos de árboles, arbustos, lianas y trepadoras con un diámetro superior a 1 cm; ya que no están considerados los elementos con diámetros más pequeños, el muestreo obviamente excluye a las hierbas.

La proporción de endemismo que se presenta a nivel genérico en las selvas bajas, se analizó utilizando como referencia un listado de géneros endémicos a México, elaborado por Ramamoorthy y Lorence (inédito).

Además, se hizo una evaluación del ámbito de la distribución de las especies que forman parte las selvas bajas analizadas para México, con base en una revisión bibliográfica que abarcó las siguientes publicaciones globales: Flora de Guatemala (Standley *et al.*, 1946-1976), Árboles y Arbustos de México (Standley, 1920-1926), Flora de Texas (Correl y Johnston, 1970), Flora de Baja California (Wiggins, 1980) y Flora de Nueva Galicia (McVaugh, 1987). También se consideraron algunos trabajos particulares sobre familias como Cactaceae (Bravo-Hollis, 1978) Burseraceae (Kohlman y Sánchez-Colón, 1984; Toledo, 1982), y Rhamnaceae (Fernández-Nava, 1992), así como estudios de áreas particulares como Chiapas (Miranda, 1953; Breedlove, 1986), Queretaro (Argüelles *et al.* 1991), Chamela (Lott, 1993), Yucatán (Lundell y Lundell, 1983), Tehuacán-Cuicatlán (Dávila *et al.* 1993), Sinaloa (Vega-Aviña *et al.* 1989), Huautla, Mor. (Pérez *et al.* 1992).

Para estimar el ámbito de distribución de las especies, se tomó en consideración la regionalización que se hizo para las selvas bajas (ver detalles en el Capítulo 1), en la cual se toman en cuenta las regiones propuestas por Rzedowski y Reyna (1990) y en parte subdivididas por una regionalización climática propuesta por García (1970). Se registró entonces el ámbito de distribución de cada especie bajo el arreglo de las siguientes categorías:

- a) Especies endémicas a México con ámbito restringido (R): aquellas especies que solamente se distribuyen en una sola región, p. ej. Cuenca del Balsas.
- b) Especies endémicas a México con ámbito intermedio (I): especies que se encuentran en dos o hasta 3 regiones contiguas, p. ej. Pacífico Norte, Pacífico Sur e Istmo.
- c) Especies endémicas a México con ámbito amplio (A): Especies que se distribuyen en varias de las regiones reconocidas de selva baja caducifolia en México, p. ej. Cuenca del Balsas, Golfo Norte, Pacífico Norte.



- d) Especies endémicas a Megaméxico1 (MM1): especies cuyo rango de distribución alcanza algunas áreas del sur de E.U.
- e) Especies endémicas a Megaméxico2 (MM2): especies que se pueden encontrar en la porción norte de Centroamérica (Guatemala, Belice y norte de Nicaragua).
- f) Especies endémicas a Megaméxico3 (MM3): aquellas especies cuyo ámbito de distribución se puede extender desde el sur de E.U. hasta el norte de Centroamérica.
- g) Especies de México y las Antillas (ANT): especies que se encuentran en México y las Antillas.
- h) Especies de México y Centroamérica (CA): aquellas que se distribuyen en México y alcanzan hasta Costa Rica.
- i) Especies de México y Sudamérica (SA): las que se encuentran en México y en distintos sitios de América del Sur, p. ej. en Venezuela.
- j) Especies de México y América del Norte (AN): especies que se establecen en México y algunas áreas de Norteamérica, p. ej. Florida.
- k) Especies de América (AM): especies cuyo ámbito de distribución puede abarcar diferentes zonas del continente americano.
- l) Especies tropicales (TR): especies que se pueden encontrar en los lugares tropicales del mundo.

Una vez conocido el ámbito de distribución de cada especie se evaluaron las frecuencias para cada una de las categorías, para así poder estimar el nivel de endemismo que presentan las especies tanto a nivel general como para cada uno de los sitios.

A partir de las listas florísticas obtenidas para cada sitio, se elaboró una tabla para conocer las familias mejor representadas, es decir aquellas que aportan mayor número de especies en el total de los 20 sitios en conjunto, así como en particular para cada una de las muestras. De este modo se intentó identificar si hay algún patrón en la distribución de las familias en la selva baja caducifolia y si se detectan algunas diferencias entre las distintas áreas en las que se establecen. Se analizó también cuáles son las familias más frecuentes en los sitios y las familias mejor representadas para las distintas formas de vida que se incluyeron en los censos.

Finalmente se usó el índice de similitud de Sørensen (S) para evaluar la magnitud de

la similitud en la composición florística a nivel familia entre los sitios.

$$S = \frac{2C}{A+B}$$

donde: C = número de familias comunes; A = número de familias del sitio A; B = número de familias del sitio B.

## RESULTADOS

### Endemismo

Los 20 sitios de 0.1 ha que fueron analizados para México se enlistan en la Tabla 2.1 en donde puede verse la región en la que se encuentra cada uno de ellos; la ubicación de los sitios se muestra en la Figura 2.2. Para mayor detalle de cada sitio se pueden consultar las tablas de los capítulos 3 (Estructura) y 4 (Diversidad). Como puede verse, los sitios están repartidos en el ámbito de distribución geográfica de las selvas bajas caducifolias y en las distintas regiones de establecimiento de estas selvas (para las regiones consultar Capítulo 1, Fig. 1.3).

En total para las 20 muestras (de 1 000m<sup>2</sup> cada una) se registraron 76 familias, 368 géneros y 917 especies

Con esta base se realizó el análisis del endemismo a nivel genérico de las selvas bajas caducifolias del país. De los 368 géneros que se identificaron, sólo 20 de ellos están considerados como endémicos para México (cf. Ramamoorthy y Lorence, inédito) lo que significa que cerca del 5.4% de los géneros solamente se encuentran en México.

Considerando los sitios en detalle puede verse (Tabla 2.2) que el nivel de endemismo muestra gran variación. Resaltan los sitios C. Zopilote (12), Calipam (13), Cuicatlán (14) y Jocotipac (15), todos ellos situados en el valle de Tehuacán-Cuicatlán y en la Cuenca del Balsas, con una proporción de entre 13 y 23% de géneros endémicos. Otros sitios como Infiernillo (9) y El Limón (10) y C. Tuxpan (11), establecidos también dentro de la Cuenca del Balsas, contienen más del 7% de géneros endémicos. Estas áreas se caracterizan por sus climas cálidos y con tendencias a la aridez. Dentro de este rango se

TABLA 2.1. Sitios de 0.1 ha de selva baja caducifolia en México estudiados en este trabajo.

Clave Sitio	Sitio	Región	Número de Familias
1	La Burrera, Baja California Sur	Baja California	29
2	Alamos, Sonora	Pacífico Norte	22
3	Cosalá, Sinaloa	Pacífico Norte	33
4	Jesus María, Nayarit	Cuenca del Santiago	27
5	Caleta, Michoacán	Pacífico Sur	45
6	Copalita, Oaxaca	Pacífico Sur	46
7	Tehuantepec, Oaxaca	Istmo de Tehuantepec	38
8	Cerro Zináparo, Michoacán	Bajío	24
9	Infiernillo, Michoacán	Cuenca del Balsas	38
10	El Limón, Morelos	Cuenca del Balsas	26
11	Cerro Tuxpan, Guerrero	Cuenca del Balsas	31
12	Cañón del Zopilote, Guerrero	Cuenca del Balsas	32
13	Calipám, Puebla	Cuenca del Papaloapan	15
14	Cuicatlán, Oaxaca	Cuenca del Papaloapan	32
15	Jocotipac, Oaxaca	Cuenca del Papaloapan	26
16	Las Flores, Tampaulipas	Golfo Norte	31
17	El Pensil, Tampaulipas	Golfo Norte	33
18	Ayutla, Querétaro	Golfo Norte	31
19	La Trinitaria, Chiapas	Depresión de Chiapas	34
20	Sayil, Yucatán	Yucatán	38



Figura 2.2. Area de distribución de la selva baja caducifolia y ubicación de los sitios de muestreo en México.

encuentra también Alamos (2), que es el sitio más norteño analizado, en la vertiente del Pacífico. Contrastan entonces los sitios ubicados en esta vertiente, como Cosalá (3), Copalita (6), Tehuantepec (7), así como en Chamela (en las lomas) con proporciones de endemismo más bajo ( $\approx 3\%$ ); también se percibe la contraparte de la afinidad del endemismo con la aridez, ya que es menor la proporción en sitios como Caleta (5) y en los arroyos de Chamela. En Caleta la humedad es mayor a los anteriores y en los arroyos de Chamela están considerados algunos elementos de selvas subcaducifolias. Esta condición de relación inversa con la humedad también se observa en Las Flores (16) y en Sayil (20), ambos carentes de endemismos a este nivel.

Al analizar el ámbito de distribución de las especies que integran las selvas bajas (Fig. 2.3) destaca que alrededor del 30% de éstas solamente se encuentran en una sola de las regiones de distribución, es decir son endémicos restringidos, como *Justicia zopilotensis*, *Bursera infernalis*; *B. arida*, *B. sarukhanii*, *B. vejar-vazquezii*, *Actinocheitia potentillifolia*, *Backebergia militaris*, *Neovansia lazaro-cardenasii*, *Viguiera sphaerocephala*, *Cnidoscopus tehuacanensis*, *Jatropha elbae*, *Fouquieria leonilae*, *Caesalpinia pannosa*, *Beaucarnea hiriartae*, *Neobuxbaumia mezcalaensis*, *Cyrtocarpa edulis*, *Bernardia lagunensis*, *Lonchocarpus longipedunculatus*, *Lasiocarpus ferrugineus*, *Malpighia rzedowski*, *Chlorophora mollis*, *Hauya elegans ssp. barcenae*, *Karwinskia parvifolia*; 19% de las especies son endémicas intermedias como *Conzattia multiflora*, *Bursera copallifera*, *B. lancifolia*, *Dalembertia populifolia*, *Cordia oaxacana*, *Diospyros oaxacana*, *Euphorbia fulva*, *Comocladia engleriana*, *Sapium pedicellatum*, *Phoebe tampicensis*; el 11% tienen una distribución más amplia en México como *Caesalpinia velutina*, *Senna holwayana*, *Bursera bipinnata*, *Bombax palmeri*, *Pithecellobium campilacanthus*, *Mascagnia parvifolia*, *Colubrina elliptica*, *Vitex mollis*, *Myrtillocactus geometrizans*, *Randia echinocarpa*, y *Bumelia laetevirens*.

Otras especies (1.2%) encuentran su ámbito de distribución fuera de las fronteras de México (Fig. 2.3) y se pueden extender hacia Megaméxico1, como *Cordia boissieri*, *Bursera microphylla* y *Acacia berlandieri*; el 6.5% se extiende hacia Megaméxico2, tales como *Bursera schlechtendalli*, *Diospyros anisandra*, *Croton aspersus*, *Jatropha alamani* y *Senna skineri*; 1.3% de las especies tienen como ámbito a Megaméxico3, como *Thevetia peruviana*, *Hechtia melanocarpa*, *Ipomoea murucoides* y *Ptelea trifoliata*; 1.4% se localiza también en las Antillas, como *Bucida buceras*, *Erithroxylum havanensis*, *Parathesis cubana*,

TABLA 2.2. Géneros endémicos en los 20 sitios de selva baja caducifolia en México estudiados en este trabajo (en número absoluto y en porcentaje).

	Sitio	Total	Endémicos	%
1	La Burrera, Baja California Sur	52	2	3.8
2	Alamos, Sonora	38	3	7.9
3	Cosalá, Sinaloa	69	2	2.9
4	Jesus María, Nayarit	55	2	3.6
5	Caleta, Michoacán	105	1	1.0
6	Copalita, Oaxaca	89	3	3.4
7	Tehuantepec, Oaxaca	65	2	3.1
8	Cerro Zináparo, Michoacán	40	1	2.5
9	Infiernillo, Michoacán	86	7	8.1
10	El Limón, Morelos	54	4	7.4
11	Cerro Tuxpan, Guerrero	67	6	9.0
12	Cañón del Zopilote, Guerrero	67	11	16.4
13	Calipám, Puebla	26	6	23.1
14	Cuicatlán, Oaxaca	68	11	16.2
15	Jocotipac, Oaxaca	54	8	13.0
16	Las Flores, Tampaulipas	55	0	0.0
17	El Pensil, Tampaulipas	52	1	1.9
18	Ayutla, Querétaro	64	2	3.1
19	La Trinitaria, Chiapas	53	1	1.9
20	Sayil, Yucatán	67	0	0.0
ChUp1	Chamela Lomas 1, Jalisco	74	2	2.7
ChUp2	Chamela Lomas 2, Jalisco	66	2	3.0
ChA	Chamela Arroyos, Jalisco	85	1	1.1

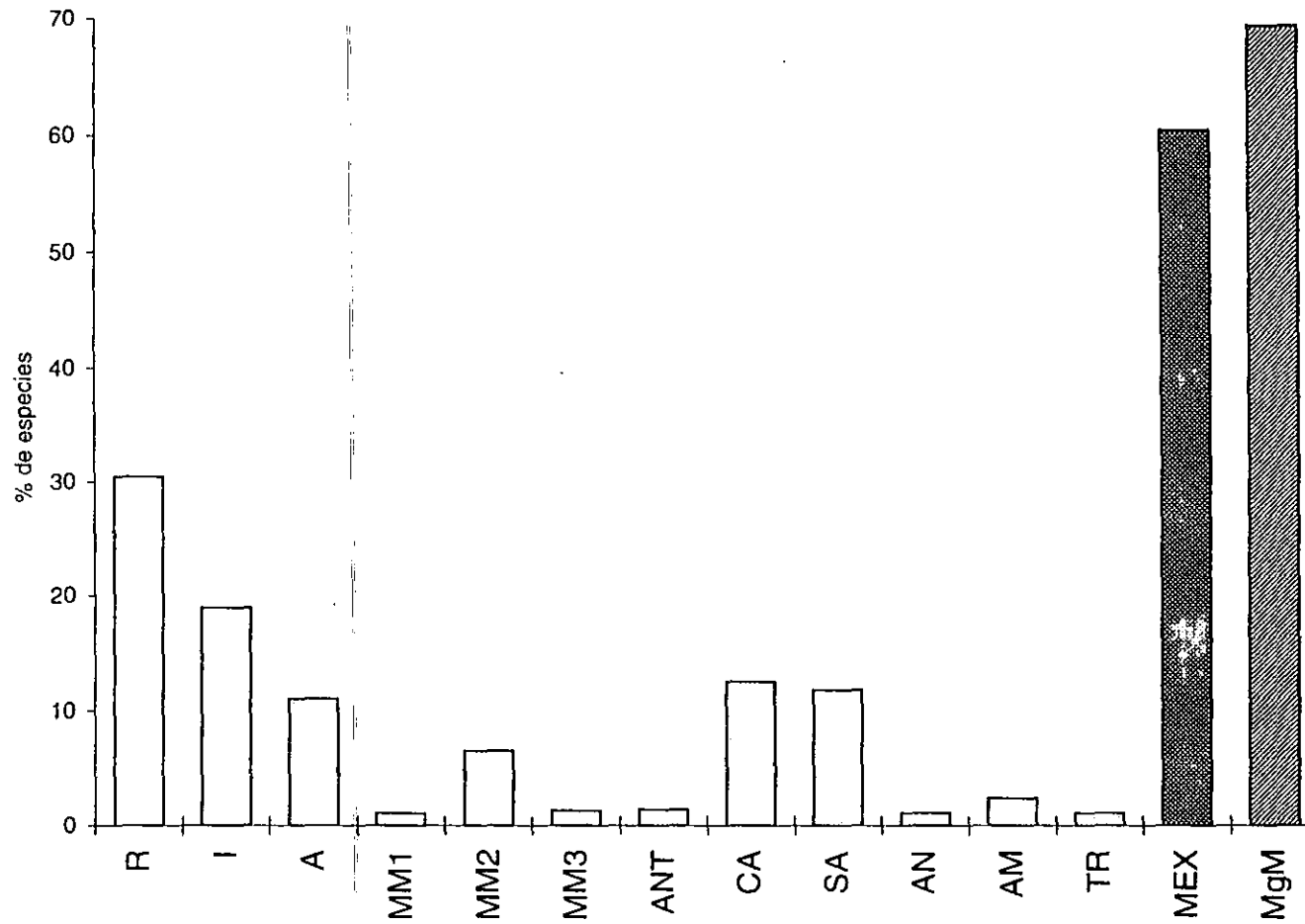


FIGURA 2.3. Ambito de distribución de las especies de selva baja caducifolia en México. R, distribución restringida en México; I, distribución intermedia en México; A, distribución amplia en México; MM1, distribución en Megaméxico1; MM2, distribución en Megaméxico2; MM3, distribución en Megaméxico3; ANT, distribuida en México y las Antillas; CA, distribución en México y Centro América; SA, distribución en México y Sudamérica; AN, distribución en México y E.U.; AM, distribución en el continente americano; TR, distribución en áreas tropicales; MEX, distribución en el territorio de México; MgM, distribución en Mégaméxico3 (*sensu* Rzedowski, 1991a). Para más detalles de las categorías ver texto.

*Bahuinia divaricata* y *Trichilia havanensis*; el 12.5% se distribuye hasta Centroamérica como *Arrabidaea patellifera*, *Tabebuia rosea*, *Acacia coulterii*, *Lysiloma microphylla* y *Podopterus mexicanus*; 12% alcanza hasta Sudamérica como *Achatocarpus nigricans*, *Phyllostylon brasiliense*, *Luhea speciosa*, *Callicarpa acuminata*, *Trophis racemosa*, *Trichilia trifolia*; otro 1% hacia Norteamérica como *Coursetia glandulosa*, *Erithryna flavelliformis*, *Celtis reticulata*; el 2.4% de las especies tiene distribución en toda América como *Annona squamosa*, *Celtis iguanaea*, *Capparis flexuosa*, *Guettarda elliptica* y *Hamelia patens* y otro 1% se distribuye en zonas tropicales como *Caesalpinia pulcherrima*, *Pithecellobium dulce*, *Pisonia aculeata*, *Cardiospermum halicacabum*, *Sapindus saponaria* y *Lantana camara*.

En conjunto, para el total de las especies encontradas en los 20 sitios, las que se restringen a México considerándolo como una unidad geopolítica, alcanzan el 60% y si se amplía a los límites naturales reconocidos como Megaméxico (cf. Rzedowski, 1991a), la proporción de endemismo se amplía al 70% del total (Fig. 2.3).

La tendencia de observar mayor proporción de endémicos en los sitios de la Cuenca del Balsas y el Valle de Tehuacán-Cuicatlán se enfatiza cuando se analizan los sitios por separado. En la Figura 2.4A se observan las proporciones de endémicos restringidos para cada uno de los sitios. El promedio del porcentaje de especies endémicas por sitio, a este nivel, es de por sí alto (22%), pero es sorprendente el número de especies endémicas en el sitio C. Zopilote (12), en donde el 45% de las especies que fueron censadas tienen una distribución restringida a una sola región (la Cuenca del Balsas). Un gran número de especies restringidas se encuentran también en los otros sitios ubicados tanto en la Cuenca del Balsas (9 y 11) como en el valle de Tehuacán-Cuicatlán; aquí por ejemplo Calipam (13), Cuicatlán (14) y Jocotipac (15) rebasan el 35% de endemismo. Es también evidente el alto endemismo del sitio La Burrera (1) ubicado en el área de selva baja de la península de Baja California, área que se encuentra bordeada por comunidades de afinidades xéricas; en este caso el nivel de endemismo alcanza el 40%.

Si se amplía el ámbito de distribución de las especies y se enfoca desde el punto de vista de considerar todos los tres tipos de distribución en México, restringido, intermedio y amplio, y se agregan las especies que pueden establecerse en ámbitos un poco más amplios que su frontera política, así como las especies que puedan incluso encontrarse en áreas del norte de Centroamérica o en el sur de E.U., el nivel de endemismo para todos los sitios se eleva considerablemente (Fig. 2.4B). En la mitad de los sitios la proporción de



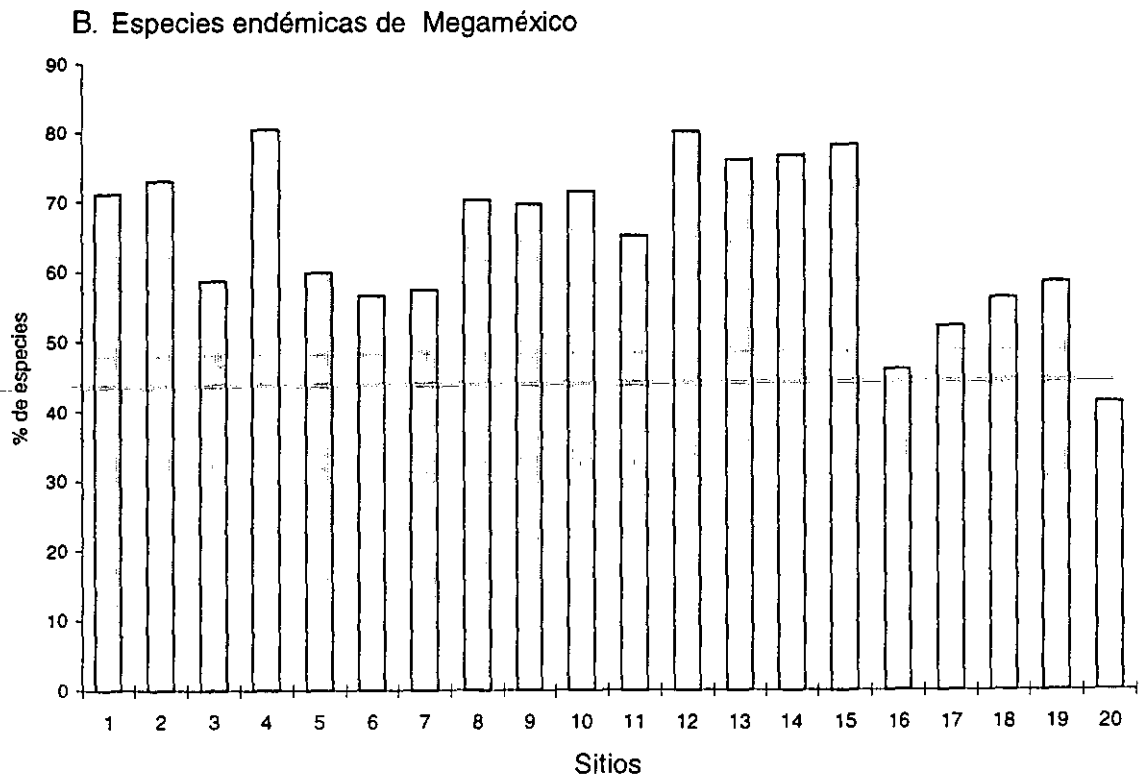
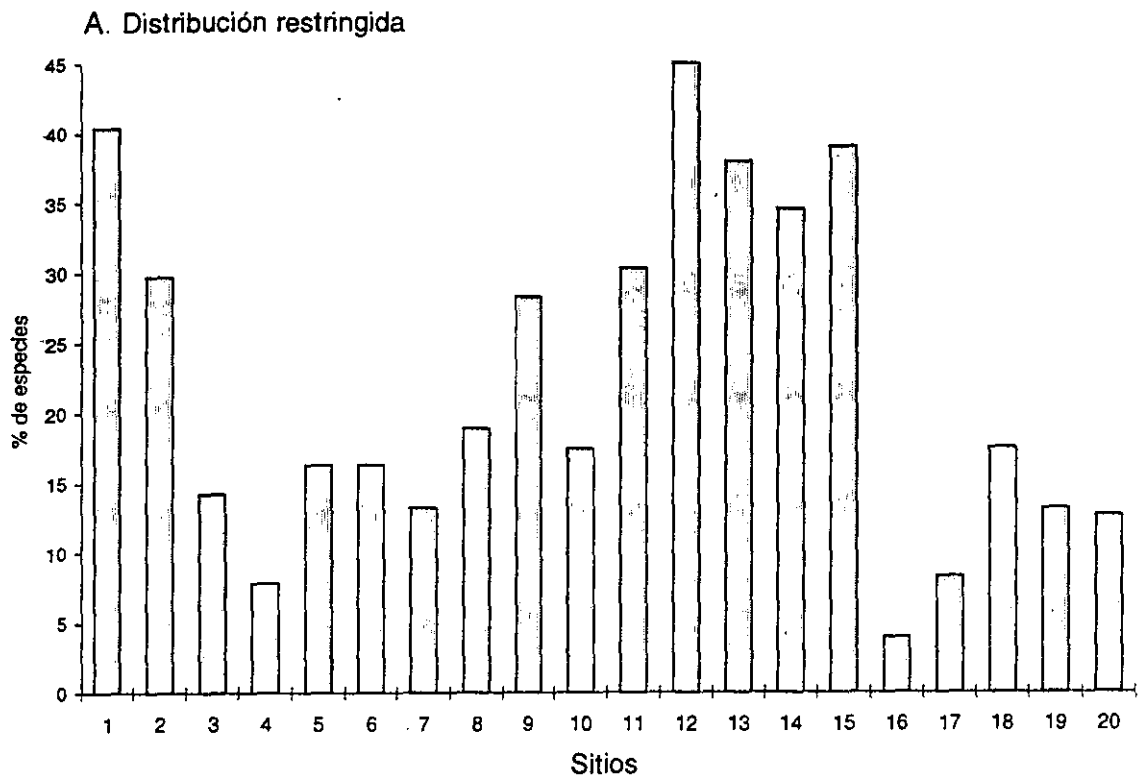


Figura 2.4. Proporción de especies endémicas en 20 sitios de 0.1 ha en las selvas bajas caducifolias de México: (A) proporciones, para cada sitio, de especies de ámbito restringido y (B) la proporción de especies que se pueden extender hasta Megaméxico<sup>3</sup> (*sensu* Rzedowski, 1991a).

endémicos a Megaméxico alcanza o rebasa el 70%; solamente en sitios como Las Flores (16) y Sayil (20) no llegan al 50% de endemismo a este nivel, probablemente porque estos sitios están en contacto y tienen influencia con comunidades de afinidades más húmedas, como son las selvas subcaducifolias.

### **Riqueza a nivel familia**

Como ya se mencionó anteriormente el número de las familias representadas en los 20 sitios de selva baja analizados es de 76 y con un promedio de 32 familias por sitio, pero la variación entre sitios es considerable. Los sitios con menor diversidad de familias son Calipam (13) y Alamos con 15 y 22 familias respectivamente; en contraste los sitios con mayor diversidad están representados por Copalita (6) y Caleta (5) con 46 y 45 familias (cf. Tabla 2.1)

Las 76 familias detectadas contribuyen de manera distinta a la riqueza de especies de las selvas bajas caducifolias de México (Fig. 2.5A). Se destaca que la familia mejor representada en estas selvas, al igual que en otras selvas tropicales es Leguminosae con 159 especies; esto implica que alrededor del 17% de la composición florística de las selvas bajas analizadas está conformada por especies de esta familia de afinidad tropical. Le siguen en importancia Euphorbiaceae con 85 especies (9.3%), Cactaceae con 56 (6.1%), Compositae con 49 (5.3%) y Burseraceae con 48 (5.2%). Estas cinco familias en conjunto constituyen aproximadamente el 43% del total de las especies computadas para los 20 sitios.

Otras familias como Malpighiaceae, Rubiaceae, Rhamnaceae, Convolvulaceae, Bignoniaceae, Boraginaceae, Rutaceae y Verbenaceae, típicamente consideradas como familias representativas de las selvas bajas caducifolias de México, también son prominentes en los sitios analizados. Las 30 familias más ricas en especies abarcan el 80% del total de especies.

Sin embargo, no todas las 30 familias predominantes, con base en el número de especies, se encuentran en todos los sitios. Por otra parte, algunas familias que no forman parte del grupo de las 30 más ricas en especies, se destacaban por su aparición en varios sitios. En la Figura 2.5B es posible observar que las familias Leguminosae, Euphorbiaceae y Burseraceae se encuentran en todos los sitios; siguiendo a estas tres, las Cactaceae,

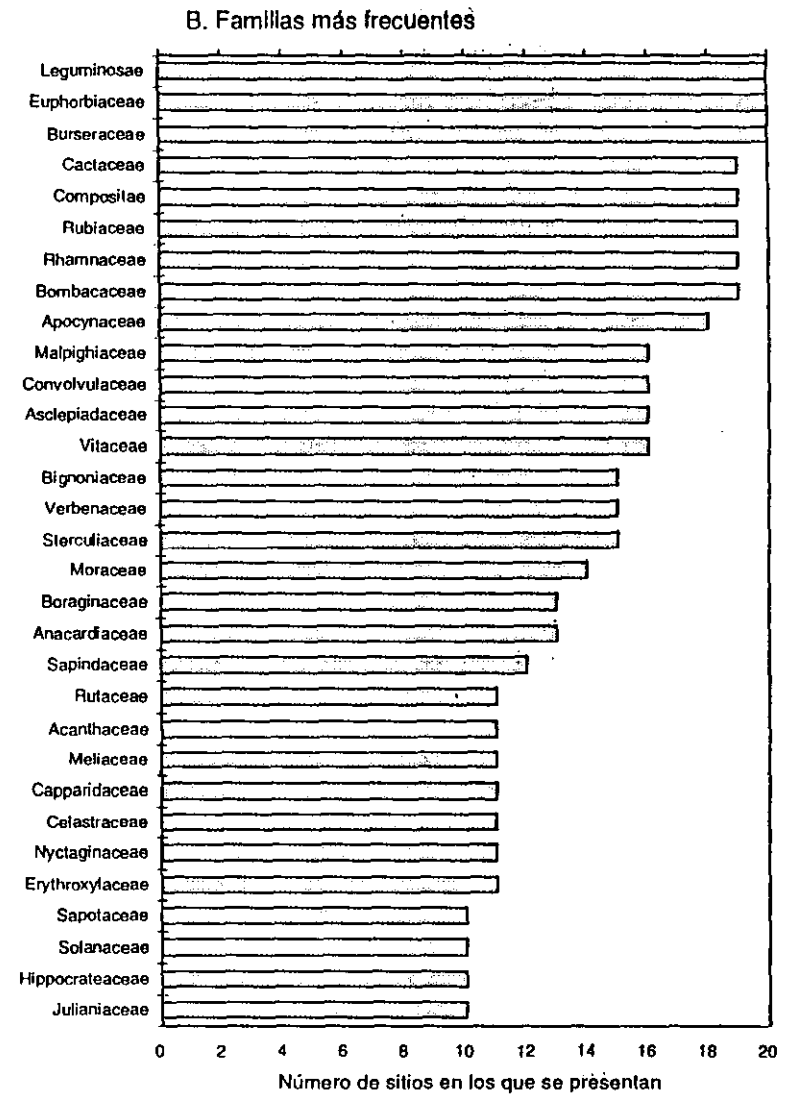
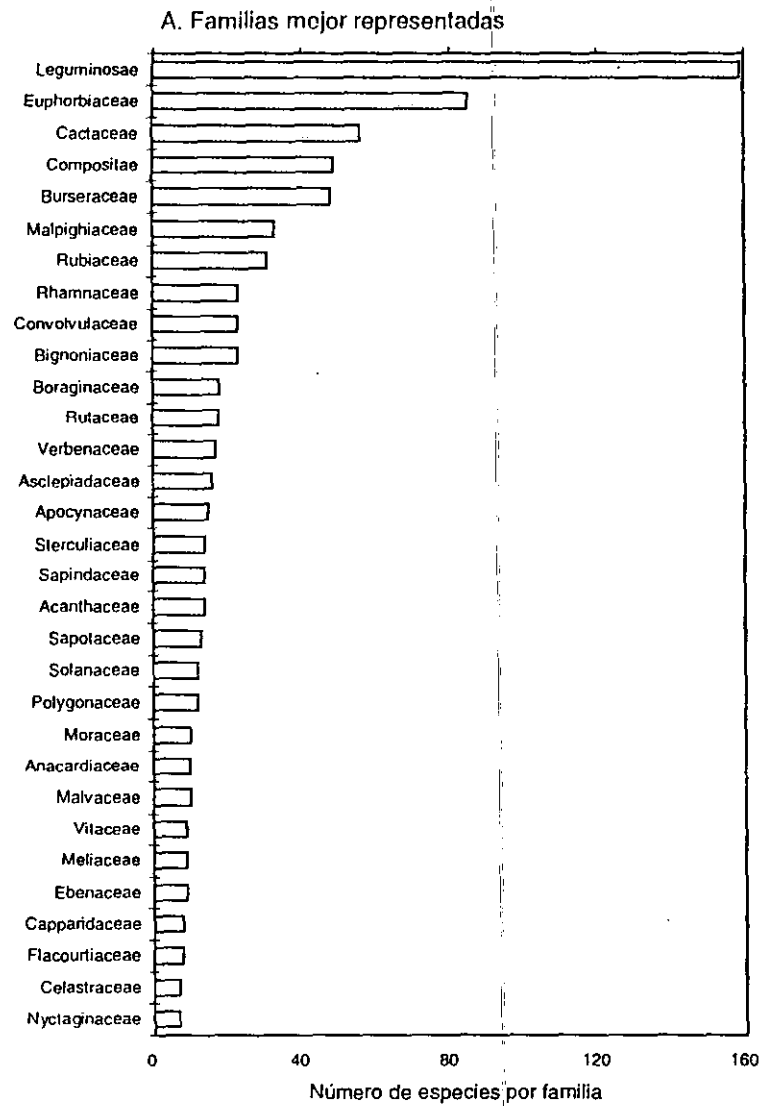


FIGURA 2.5. Familias de mayor prevalencia en los 20 sitios censados (0.1 ha) de selva baja caducifolia en México.  
 A: Representación por riqueza de especies; B: Representación por frecuencia en los sitios

Compositae, Rubiaceae, Rhamnaceae y Bombaceae aparecen en 19 de los 20 sitios. En el caso de la Bombaceae, representa un ejemplo de una familia que aún cuando no se encuentra dentro de las primeras 30 familias que aportan especies, con solo pocas especies como *Ceiba parvifolia*, *C. acuminata* y *Pseudobombax ellipticum*, forman parte importante de la estructura de la selva. Así mismo, la familia Julianiaceae, es otro ejemplo ya que con una sola especie, *Juliana adstringens*, que sólo se presenta en el 50% de los sitios, es un elemento estructural importante en varios de ellos.

### Formas de vida

Al analizar la aportación de las familias en la composición de las selvas bajas, se detectan evidencias de arreglos particulares en la composición florística de las comunidades, dependiendo de la forma de vida que predomina. Algunas familias tienen mayor representación en determinadas formas de vida y esto desde luego influye en la mayor o nula presencia de dicha familia en una comunidad.

En general las selvas bajas caducifolias están constituidas por árboles como forma de vida predominante, pero tienen también una gran cantidad de arbustos, mientras que las lianas y trepadoras se presentan en menor proporción (cf. Capítulo 3). En los sitios estudiados (Fig. 2.6A) la mayor proporción de especies, para el caso de los árboles, está constituida por especies de la familia Leguminosae, seguida de la Burseraceae, y por formas arbóreas de Cactaceae. Otras familias que son relevantes en este rubro son: Rhamnaceae, Rutaceae, Sapotaceae, Euphorbiaceae, Anacardiaceae, Moraceae y Rubiaceae. La contribución específica de las 10 familias mejor representadas en esta forma de vida corresponde al 27% del total registrado.

En el caso de los arbustos el número de especies que aporta la familia Euphorbiaceae rebasa ligeramente a la Leguminosae; así mismo se hace evidente la presencia de familias como: Compositae, Cactaceae, Acanthaceae, Boraginaceae, Amaranthaceae, Labiatae, Convolvulaceae y Celastraceae principalmente, que tienen una aportación mayor de especies en esta forma de vida (Fig. 6B). Para los arbustos, las 10 familias mejor representadas contribuyen con el 29% del total de especies registradas.

En cuanto a las familias que contribuyen con mayor número de especies de lianas y trepadoras (Fig. 2.6C), las mejor representadas son las Bignoniaceae, seguida de

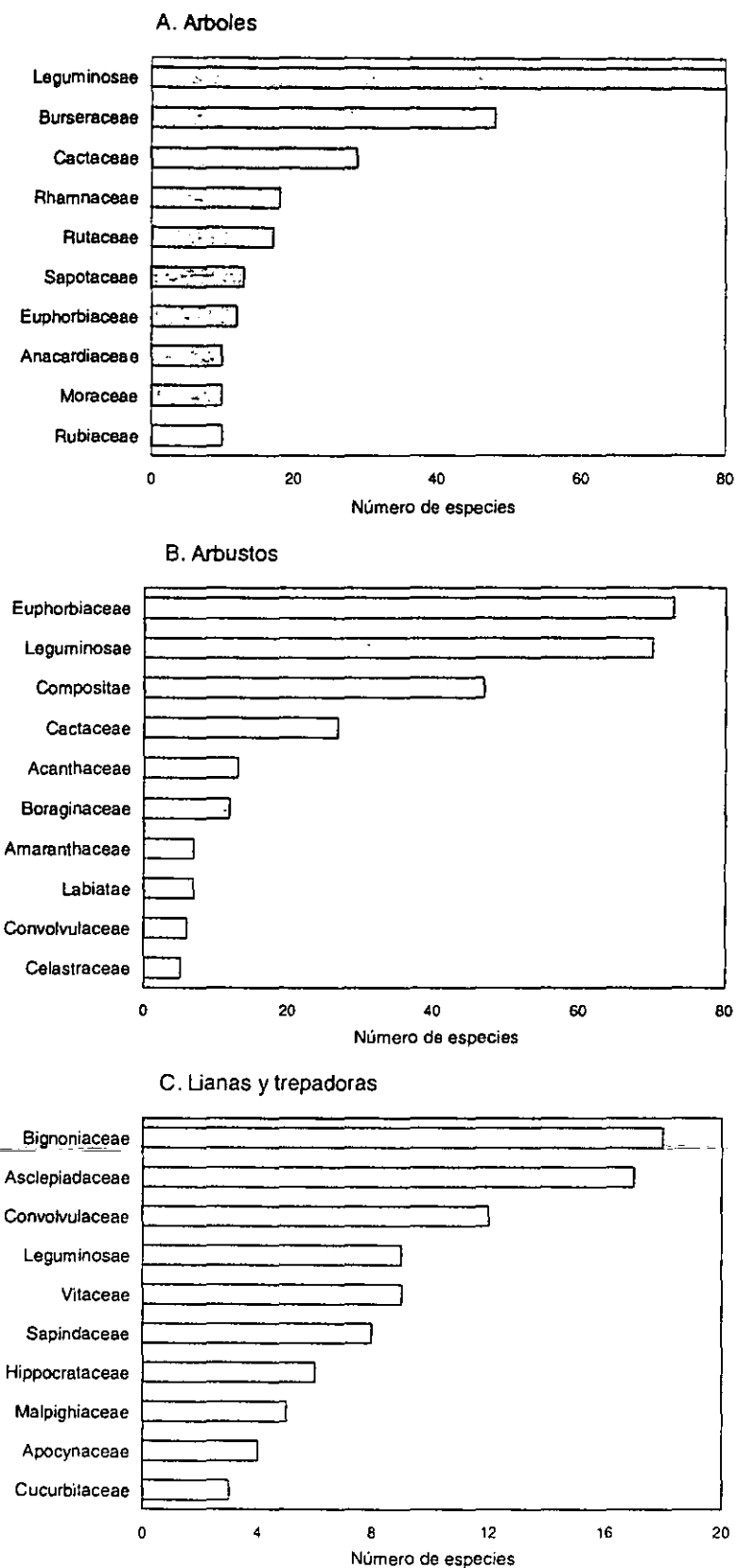


FIGURA 2.6. Familias mejor representadas en cada forma de vida (A, árboles; B, arbustos; C, lianas y trepadoras) en 20 sitios de 0.1 ha de selva baja caducifolia en México.

Asclepiadaceae, Convolvulaceae, Leguminosae, Vitaceae, Sapindaceae, Hippocrateaceae, Malpighiaceae, Apocynaceae y Cucurbitaceae. Las especies que se agrupan en estas familias contribuyen con el 10% del total de especies registradas para los 20 sitios.

Las 10 familias más importantes con elementos arbustivos, acumulan 267 especies, lo cual representa el 68% del total de especies arbustivas encontradas en todos los sitios. Esto significa que hay un 32% de especies arbustivas que no pertenecen a estas familias. En contraste, las 10 primeras familias con mayor aporte de especies de árboles, representan el 84% de las especies arbóreas, lo cual significa que la mayoría de los árboles están dentro de estas 10 familias. Algo similar sucede con las especies de lianas y trepadoras, en las que dentro de estas 10 familias mejor representadas, se acumula el 90% de las especies.

Es notoria la predominancia de algunas familias en determinadas formas de vida. Las especies de la familia Burseraceae básicamente son arbóreas; otras familias como la Euphorbiaceae, tiene un aporte muy significativo en la composición arbustiva en los sitios estudiados, aún cuando si está representada en los árboles.

### **Composición a nivel familia por sitio**

La representación de las primeras cinco familias en cada sitio de 0.1 ha estudiados para México se presentan en la Figura 2.7. Los resultados muestran que en conjunto para los 20 sitios son 14 las familias que ocupan los lugares más importantes en su contribución de especies: la Leguminosae, se encuentra entre las cinco familias mejor representadas en los 20 sitios; Euphorbiaceae en 19; Burseraceae en 14; Rubiaceae y Cactaceae en 11; Compositae en 8; Rhamnaceae en 4; Bignoniaceae y Malpighiaceae en 3; Sapindaceae y Verbenaceae en 2; Anacardiaceae, Apocynaceae y Boraginaceae sólo en un sitio. En promedio el aporte de especies que corresponde a las primeras cinco familias, significa el 52% de las especies para los sitios. En casos como en Caleta (5) estas cinco familias aportan el 64% de las especies del sitio y en La Trinitaria (19) el 62%. En contraste, en Calipam (13) contribuyen con el 34% de las especies y en C. Zopilote (12) con el 42%.

La familia Leguminosae, es por lo general la que aporta más especies y en promedio contribuye con el 19% de la composición florística de estas selvas bajas. En gran parte de los sitios (12), las Leguminosae aportan más del 20% de las especies. Por ejemplo, en

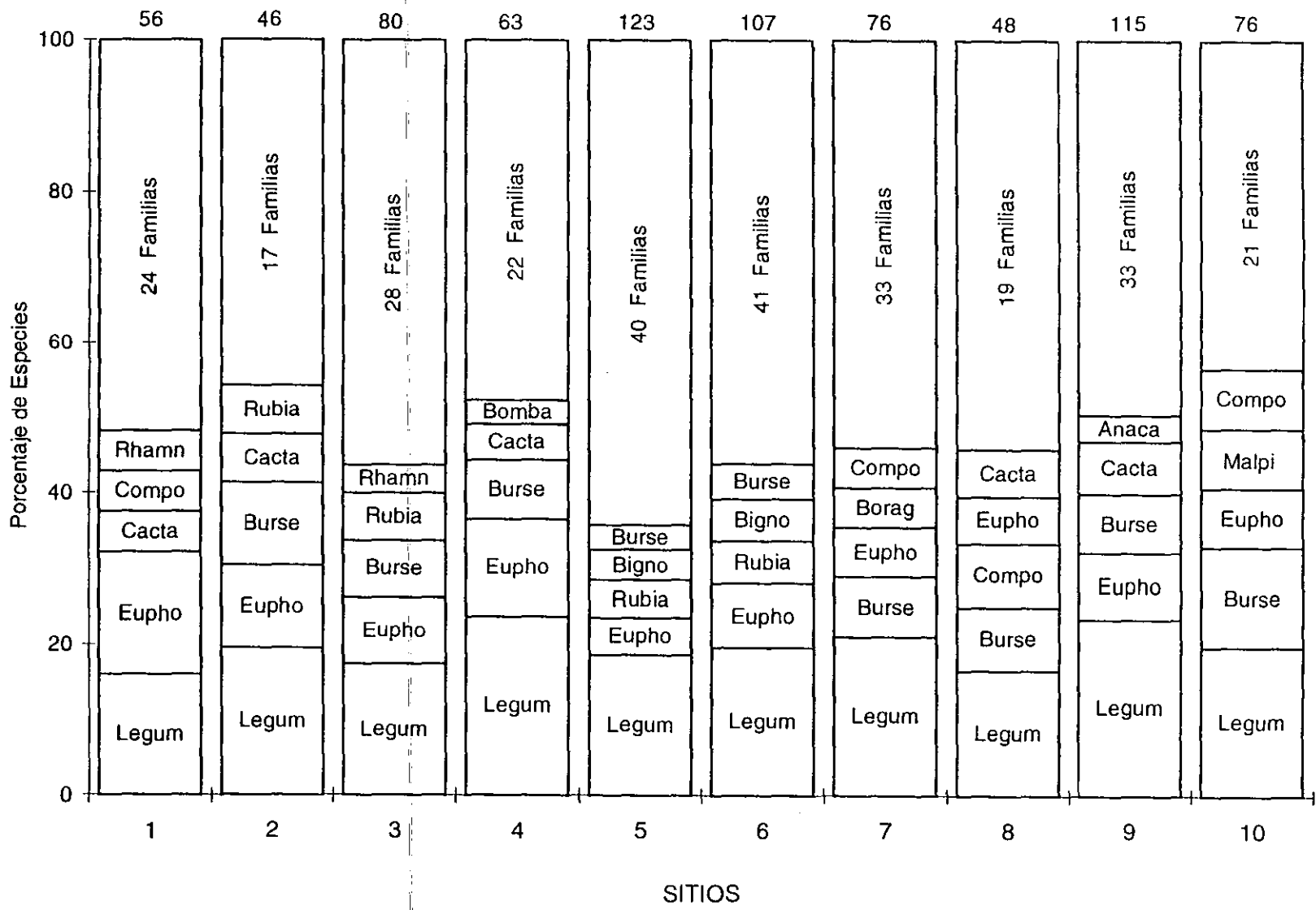


FIGURA 2.7. Familias mejor representadas en sitios de 0.1ha de selva baja caducifolia en México. Los sitios están identificados con el número de la clave. El valor sobre la columna representa el número total de especies para cada sitio.

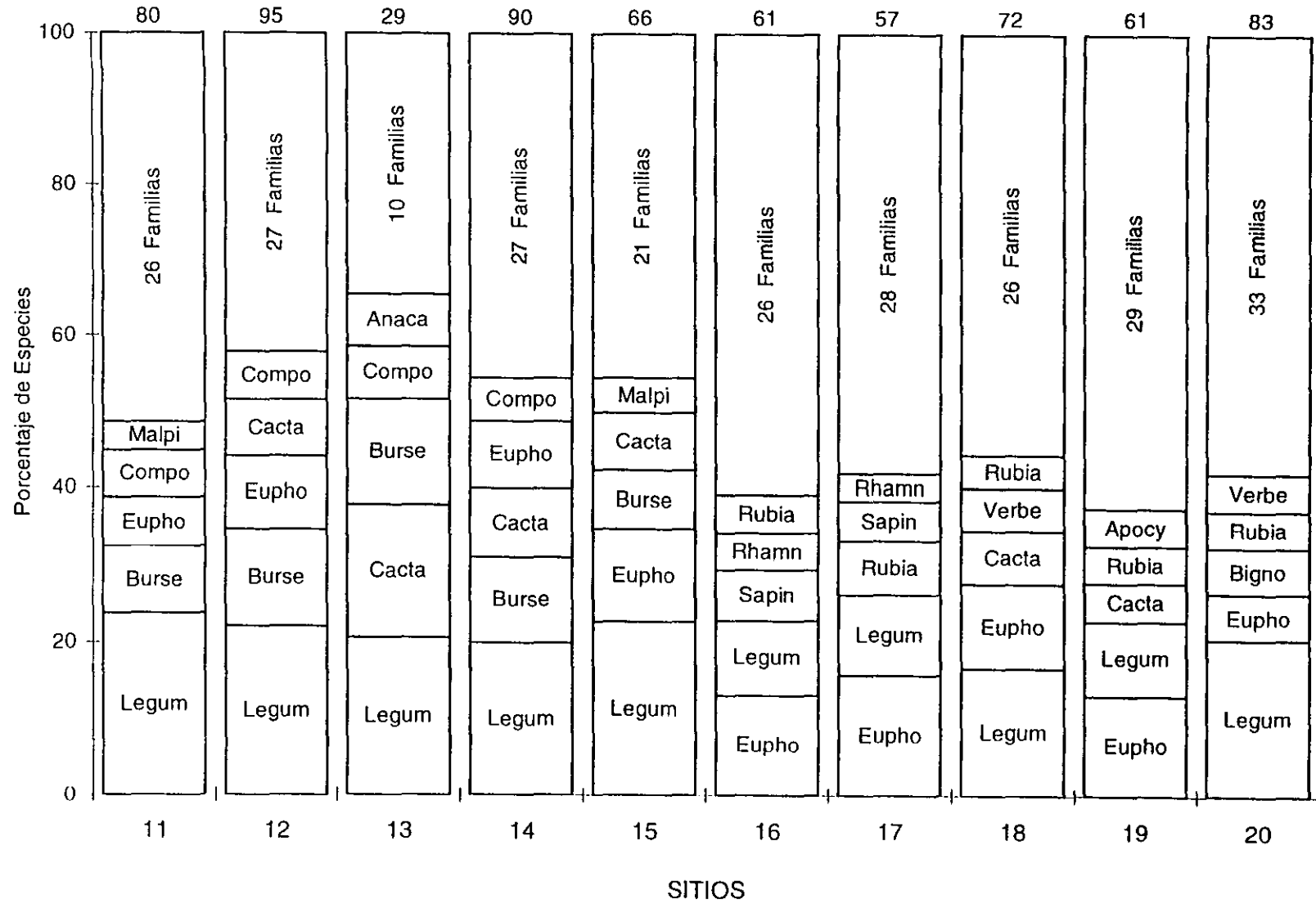


FIGURA 2.7. (Continuación)



Jesús María (4) y C. Tuxcan (11) representan el 24% de las especies censadas; en Infiernillo (9) y Jocotipac (15) el 23% y en C. Zopilote (12), el 22%; en cambio en Las Flores (16) y La Trinitaria (19) sólo aportan el 10%.

Las Euphorbiaceae no están dentro de las primeras cinco familias mejor representadas únicamente en Calipam (13), y en promedio representan el 10% de la composición florística de los sitios estudiados. En La Burrera (1) y El Pensil (17), representan el 16% de las especies. Es notable que en los sitios Las Flores (16), El Pensil (17) y La Trinitaria (19), establecidos en la región del Golfo de México y en la Depresión de Chiapas, incluso ocupa el primer lugar en número de especies.

Las Burseraceae, como un elemento característico de las selvas bajas de México alcanzan su mejor representación en la Cuenca del Balsas, pero también en los sitios del Valle de Tehuacán-Cuicatlán y en la vertiente del Pacífico (sitios del 2 al 15), en los cuales esta familia representa en promedio el 9% de las especies. Para el caso de las Cactaceae, su mayor representación se relaciona con las condiciones de aridez de las zonas, por lo que en sitios como La Burrera (1), Calipam (13), Cuicatlán (14), Jocotipac (15), Infiernillo (9), C. Zopilote (12) y Ayutla (18), incrementan su presencia. En promedio las cactáceas representan el 8% de las especies.

La presencia de la familia Rubiaceae es evidente en sitios con afinidades más húmedas como Cosalá (3), Caleta (5) y Copalita (6), así como en los de la vertiente del Golfo de México, Chiapas y Yucatán. También en los primeros tres sitios mencionados la representación de la familia Bignoniaceae se hace relevante.

---

### **Similitud a nivel familia entre sitios**

Al aplicar el índice de similitud entre todos los pares posibles de sitios (Tabla 2.3) varios patrones resultan aparentes. Por una parte, los sitios analizados tienen un índice de similitud relativamente alto, en promedio del 60%. El 23% de las comparaciones tienen índices de similitud entre 57 y 62; y en cerca del 60% de los casos la similitud está entre el 53 y el 66% (Figura 2.8). Similitudes altas, mayores de 71% entre los sitios, se encuentran en 14% de los casos; en contraste, similitudes menores al 48%, solamente se presentan en el 7% de las comparaciones. Las similitudes más altas por lo general se relacionan con la cercanía de los sitios entre sí, o su pertenencia a una misma región, o regiones contiguas.

Tabla 2.3. Índice de similitud de Sørensen para familias y número de familias compartidas entre los 20 sitios estudiados de selva baja caducifolia en México. Ver Tabla 2.1 para el nombre de los sitios según clave.

Sitio	Índice de Similitud																			
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20
1		55	57	53	57	61	49	53	55	57	55	49	41	57	46	62	65	52	57	71
2	14		54	72	54	55	52	70	61	57	58	67	60	61	69	54	62	62	61	69
3	18	15		61	68	72	69	59	57	56	57	58	41	56	53	65	75	63	74	69
4	15	18	19		63	59	56	58	59	66	59	63	51	61	62	48	56	62	58	66
5	22	19	28	24		84	76	49	73	79	59	55	41	71	59	71	64	67	68	56
6	23	19	29	22	40		77	56	76	62	55	58	45	72	60	64	63	63	72	81
7	16	15	24	18	32	32		57	63	64	55	47	43	66	60	60	64	55	60	83
8	14	16	17	15	20	20	17		50	59	56	54	51	69	51	55	56	67	62	67
9	19	19	21	20	32	33	24	16		57	49	67	47	62	60	60	55	55	57	75
10	16	14	17	18	24	23	20	15	19		53	58	57	75	67	59	63	60	62	70
11	17	16	19	18	24	22	19	16	18	16		52	38	63	50	45	61	52	57	70
12	15	18	19	19	22	23	16	15	24	17	17		55	73	78	55	59	62	64	58
13	9	11	10	11	13	14	11	10	13	12	9	13		57	71	45	42	50	53	48
14	18	17	19	19	29	29	23	20	23	23	21	24	14		72	62	57	63	68	69
15	13	17	16	17	22	22	19	13	20	18	15	23	15	22		53	50	60	69	63
16	18	15	22	15	29	27	21	16	22	18	15	18	11	21	16		75	72	62	85
17	20	17	25	17	26	25	22	16	20	19	20	19	10	19	15	25		49	60	77
18	16	17	21	19	27	25	19	19	20	18	17	20	12	21	18	24	21		60	70
19	18	17	25	18	27	29	21	18	21	19	19	21	13	23	21	21	20	20		69
20	20	17	21	18	33	30	26	17	25	19	21	17	10	21	17	26	23	21	21	

Número de familias compartidas

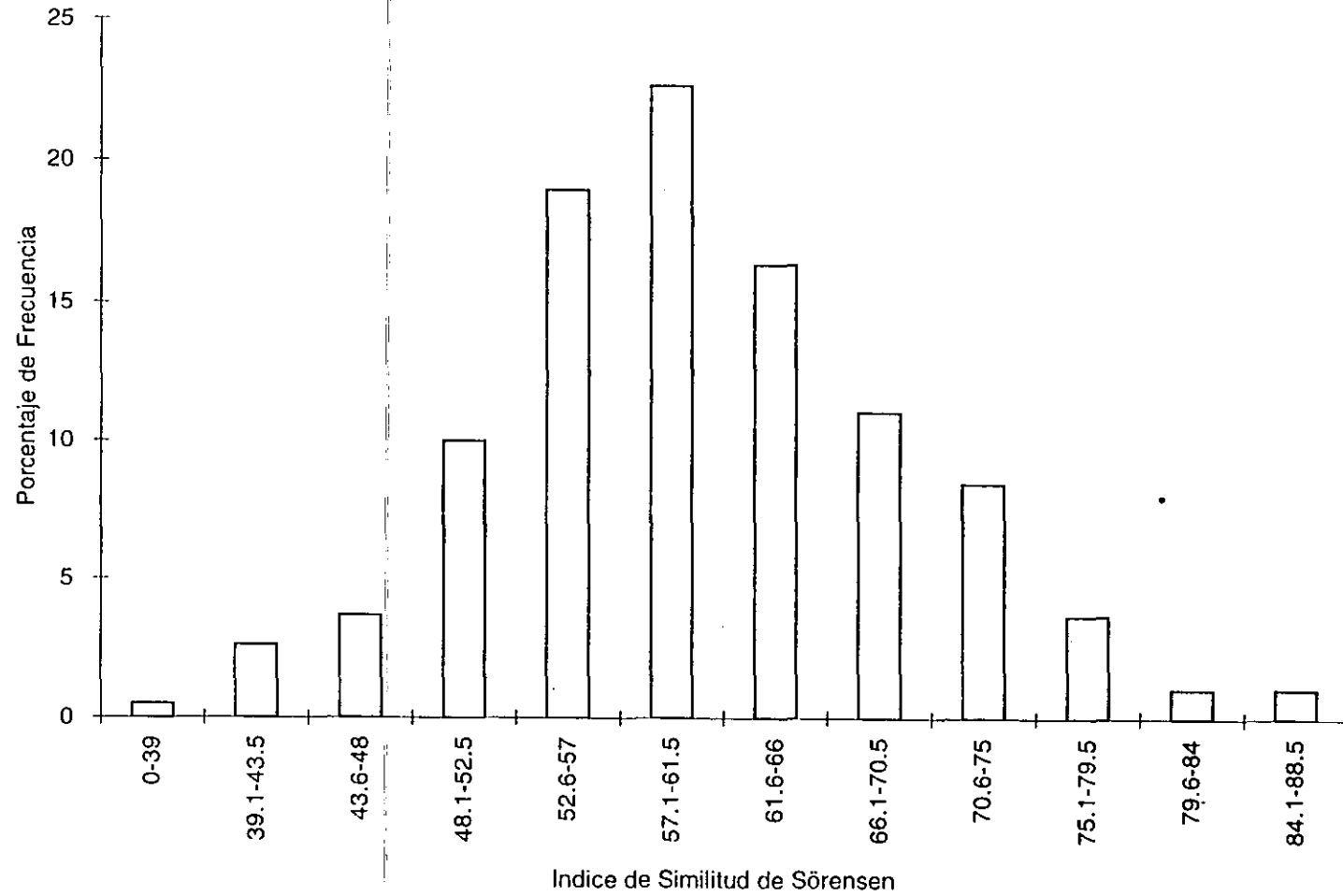


FIGURA 2.8. Frecuencias en la similitud familiar en los 20 sitios de 0.1 ha de selva baja caducifolia en México con el índice de similitud de Sørensen.

Existen sitios como Sayil (20) que comparte más del 80% de las familias con Copalita (6) y Tehuantepec (7), situados en la porción sur de la vertiente pacífica, así como con Las Flores (16) en el norte del Golfo de México. También, el sitio 20 muestra en general una similitud alta (en promedio de 70%, con un ámbito que va de 48 a 85) con el resto de los sitios.

Otros sitios como Copalita (6) y Cuicatlán (14), también presentan en promedio similitudes altas (alrededor del 65%). La mayor similitud de Copalita es con Caleta (5), sitio ubicado en la costa del Pacífico con el cual comparte el 84% de las familias; con Tehuantepec (7) e Infiernillo (9) tiene una similitud familiar mayor al 76%, lo cual apoyaría las relaciones florísticas entre estas zonas.

En contraste, las menores similitudes las representa Calipam (13), que debido a su relativa pobreza florística comparte pocas familias con los demás sitios. En sitios como C. Zináparo (8) el promedio de similitud familiar está cerca del 58%, y en casos como con Copalita (6) e Infiernillo (9) o con Calipam (13) y Jocotipac (15) se observa que apenas comparte alrededor del 50% de las familias que componen a estos sitios. Este sitio se caracteriza por establecerse en un área con condiciones semicálidas y en contacto con encinares, lo que de alguna manera podría explicar las diferencias florísticas con sitios de afinidades más cálidas. Algo similar sucede con C. Tuxpan (11), cuyo promedio de similitud es del 55% y que aún con sitios ubicados en la misma región geográfica (en la Cuenca de Balsas) como Infiernillo (9), C. Zopilote (12), la proporción de familias compartidas es de 49 y 52% respectivamente, ya que se trata de sitios con mayor afinidad árida.

### **Riqueza y composición a nivel género**

La gran diversidad florística de las SBC de México también se ve reflejada a nivel de los géneros en los sitios analizados. En conjunto, en los 20 sitios se encontraron 368 géneros, pero hubo una variación notable entre los sitios. Por ejemplo, en Caleta (5), Copalita (6), e Infiernillo (9), se encontraron 105, 89 y 86 géneros, respectivamente. En contraste, los sitios menos ricos fueron Calipam (13), Alamos (2), y C. Zináparo (8), con 26, 38 y 40 géneros, respectivamente. El valor promedio por sitio fue 61.

Los géneros mejor representados incluyen *Bursera*, con 48 especies, equivalente al 5.2% de las especies encontradas; *Acacia*, con 21, *Croton* y *Mimosa* con 18; *Euphorbia* e

*Ipomoea* con 14; *Jathropha* con 13 y *Lonchocarpus*, *Randia* y *Cordia* con 12. Estos 10 géneros contienen el 48% de las especies encontradas en todos los sitios de estudio. Aunados a estos, *Caesalpinia* (11 especies), *Stenocereus* (10), *Acalipha* y *Diospyros* (9), *Cephalocereus*, *Colubrina*, *Bumelia* y *Opuntia* (8), acumulan 66% del total de especies censadas.

Otro aspecto interesante de analizar, es la amplitud en la distribución que tienen los géneros. Esto tiene como consecuencia que algunos géneros, aún cuando no están muy diversificados, forman parte del elenco florístico de varios de los sitios que fueron censados. Destaca la presencia de *Bursera* en todos los sitios, seguido de *Acacia*, que únicamente no se reportó en un sitio. Posteriormente se encuentran *Lysiloma* y *Croton*, los cuales fueron censados en 18 de los sitios, así como *Euphorbia* en 17.

Todos estos géneros contribuyen con varias especies a la composición florística de las SBC analizadas, sin embargo resalta la presencia de otros que aún siendo géneros representados por pocas, e incluso una sola especie, es posible encontrarlos en varios sitios, tal es el caso de *Ceiba*, *Plumeria* y particularmente *Juliania*.

Cuando se analiza la composición a nivel de género por sitio, lo más destacable es la presencia de *Bursera*, el cual se ubica entre los 10 géneros más importantes (con base en el número de especies) en 18 de los 20 sitios; aun más, en 14 sitios (2 al 15) ocupa el primer lugar. Todos estos sitios se ubican a lo largo de la costa del Pacífico y en las cuencas de los ríos Santiago y Balsas. En particular se observa una gran profusión de este género en Infiernillo (9), El Limón (10), C. Zopilote (12), y Cuicatlán (14).

También destaca la presencia de *Acacia* y *Croton* en 13 sitios; *Lysiloma* en 10, aún cuando este último no es de los más diversificados; *Mimosa* en 7; *Stenocereus* en 6, *Jatropha*, *Lonchocarpus*, *Randia*, *Caesalpinia* y *Cordia* en 5 sitios.

## DISCUSIÓN

Las selvas bajas caducifolias de México constituyen una entidad vegetal con características florísticas que los distingue de otros tipos de vegetación en el país. Básicamente sus componentes son de afinidad tropical y con un alto contenido de elementos endémicos.

Las características del ambiente en el que se establecen estas selvas propician su contacto con comunidades de afinidades más húmedas, como las selvas subperennifolias y en el otro extremo con comunidades de afinidades xéricas. Las condiciones de poca humedad y de estrés hídrico estacional que caracterizan a las áreas donde se establecen estas selvas, que son en cierto modo condiciones de aridez, "favorece" al elemento meridional en perjuicio del boreal (Rzedowski, 1965); y así conforme aumenta la aridez la correlación con el endemismo se incrementa.

Analizar cual es el ámbito de la distribución de las especies que constituyen a las selvas bajas, confirma las aseveraciones de Rzedowski (1991a) acerca de la particularidad de la flora de estas comunidades a nivel específico. En conjunto, para el total de las especies analizadas en los 20 sitios, las que se restringen a México, considerándolo como una unidad geopolítica, alcanzan el 60% y si el límite se amplía a los límites naturales reconocidos como Megaméxico, la proporción de endemismo llega al 70% del total de las especies leñosas de las selvas bajas, lo cual incrementa la estimación de Rzedowski (1991a).

El análisis realizado consideró solamente las especies del muestreo, por lo que otras especies presentes en los sitios no fueron incluidas. Sin embargo, los resultados obtenidos arrojan información fundamental acerca de las características florísticas de las SBC en donde pueden ser detectadas las principales tendencias que identifican a estas selvas y que pueden ser comparados con lo encontrado en otro tipo de trabajos. Por ejemplo, estudios de floras más o menos completas de algunas áreas, como la lista elaborada por Lott (1993) para la zona de Chamela, Jal., en la cual para un superficie de 350 Km<sup>2</sup> se reportan 1 120 especies, 544 géneros y 124 familias. De las especies encontradas en esta área, cerca del 10% se presume que son endémicas de Jalisco y Colima; las Euphorbiaceae tienen la mayor proporción de endémicos (de 91 especies 16 son endémicos locales). Se calcula que alrededor de un 16% de las especies encontradas son endemismos locales, esto es un ámbito de distribución muy restringido en sentido estricto.

Otras fuentes confirman la particularidad de la flora de las selvas bajas, Villaseñor (1991) reporta que de 171 especies de compuestas endémicas de México que se encuentran en Jalisco, 32 se distribuyen solamente en ese estado y menciona que cerca del 40% de la flora es endémica de las selvas bajas de la vertiente pacífica, donde el 28% se restringe a México, 17% a México y Centroamérica, 36 % a México y Sudamérica y 6% es de distribución pantropical.

Cabrían aquí algunas consideraciones, por ejemplo: para el caso de la lista florística de Chamela el principal tipo de vegetación que se encuentra en el área lo constituye la selva baja caducifolia, aún cuando también se encuentran algunas zonas con selva tropical semidecidual, asociaciones riparias, manglar, vegetación costera y comunidades secundarias derivadas de estas. Esto mismo sucede cuando se analizan otros trabajos florísticos que por lo general no incluyen en la información el ámbito en la distribución de las especies en los diferentes tipos de vegetación, lo que dificulta el análisis que involucre a un tipo de vegetación en específico.

Sin embargo, con la información disponible es posible sugerir que las tendencias encontradas hasta ahora apuntan hacia resaltar la importancia de las selvas bajas caducifolias por su riqueza florística, pero principalmente por su gran contenido de elementos endémicos.

Los eventos históricos y biogeográficos que se han sucedido en el territorio mexicano han modelado las características florísticas de este tipo de vegetación. Conexiones entre diferentes áreas en el pasado y su posterior aislamiento han promovido el desarrollo de especies de ámbitos más restringidos que distinguen a unos sitios de otros. Áreas que han sido reconocidas como centros de diversificación, como la Cuenca del Balsas, en donde particularmente destaca la familia Burseraceae (Miranda, 1947; Toledo, 1982) y que son áreas preferentes en la distribución de selvas bajas, contribuyen a las características distintivas de esta vegetación estacional. Lo anterior se hace evidente al observar los niveles de endemismo que alcanzan sitios como los estudiados en la cuenca del Balsas, en donde se puede encontrar hasta el 45% de las especies con ámbito restringido de distribución.

Otro ejemplo son las comunidades tropicales de la región del Cabo en Baja California, las cuales se han desarrollado bajo condiciones aisladas de las áreas cercanas de clima similar (León de la Luz y Domínguez-Cadena, 1989), de las cuales ya Shreve

(1937) había mencionado su importancia por ser una transición entre la vegetación xérica y la intertropical de la costa del Pacífico y que en el caso del sitio analizado contiene hasta el 40% de sus especies con distribución restringida.

Sitios como los que se encuentran en la costa pacífica aparentemente tienen mayor conexión entre ellos, ya que el porcentaje de endemismo restringido es menor en esta área, o como en las zonas del Golfo de México en donde además el contacto con zonas en condiciones de mayor humedad y la cercanía de comunidades subperennifolias o perennifolias promueven un decremento en la presencia de especies de ámbito restringido.

Los arbustos y las plantas herbáceas terrestres, que en conjunto contienen cerca de las tres cuartas partes de la flora del país, son además los más ricos en cuanto al endemismo (Rzedowski, 1991b); en número absoluto y en el porcentaje de especies les siguen en importancia los árboles. Sin embargo, esta última forma biológica encierra en comparación muy pocos géneros de distribución restringida, al igual que los bejucos (Rzedowski, 1991b). Para el caso de las selvas bajas es importante resaltar la abundancia de arbustos en la composición de estas comunidades. Cabe destacar las diferencias florísticas que se observan al considerar a las distintas formas de vida que constituyen a estas selvas estacionales. En los árboles son más importantes familias como Leguminosae y Burseraceae; en los arbustos Euphorbiaceae y Compositae; y en las lianas y trepadoras Bignoniaceae y Asclepiadaceae.

Las apreciaciones hechas en este estudio desde luego deben ser consideradas como una cifra preliminar ya que es necesario hacer una evaluación más precisa, en donde se consideren otros elementos constitutivos de estas selvas como son las hierbas que no fueron incluidas en los censos, ya que no se consideraron plantas con DAP<sup>1</sup> menores a 1cm, ya que se debe tomar en cuenta que la composición florística de el sotobosque difiere de la composición florística del dosel, de acuerdo a lo propuesto por autores como Gentry y Emmons (1987).

El análisis de las familias que constituyen a las selvas bajas caducifolias de México indica que existe cierta consistencia, de manera que los arreglos no parecen ser azarosos, tal y como menciona Gentry (1988b). Los análisis de similitud familiar entre los sitios analizados resaltan que estas semejanzas no son debidas al azar, fundamentalmente las cercanías geográficas propician que los sitios tengan en su elenco familias que posiblemente se han visto favorecidas para su establecimiento en esas zonas. Por otra



parte la existencia de familias que no son compartidas le confieren a cada zona características florísticas que hacen diferentes a unos sitios de otros.

La familia Leguminosae es la más importante en casi todos los sitios, al igual que en otros sitios neotropicales secos (Gentry, 1995). Sin embargo, en estos últimos, la segunda familia mejor representada en muchos casos es la Bignoniaceae, lugar que en el conjunto de los sitios de México ocupan las familias Euphorbiaceae y la Cactaceae.

Comparados con selvas húmedas perennifolias es posible detectar diferencias en el establecimiento de las familias en otras condiciones ambientales, como puede ser en este caso la mayor humedad presente en la región de los Tuxtlas, en el estado de Veracruz, la cual se ubica en la porción central del Golfo de México. En esta zona familias como la Orchidaceae, Moraceae, Araceae, Lauraceae y Sapotaceae alcanzan una mejor representación, así como las Bignoniaceae y las Asclepiadaceae en el caso de las lianas y trepadoras (Ibarra *et al.*, 1997).

La presencia de familias con adaptaciones a condiciones secas, algunas de ellas con la capacidad de fotosintetizar y o crecer en el estío, tales como Burseraceae, Cactaceae y Capparidaceae (Lott *et al.*, 1987), así como la presencia de especies con tejidos suculentos pertenecientes a familias como Euphorbiaceae, Anacardiaceae, Bombacaceae, Burseraceae, Caricaceae, Cochlospermaceae, Convolvulaceae y Leguminosae (Medina, 1995), y la profusión de Cactaceae y Burseraceae que son pobremente representadas en otros sitios de bosques secos neotropicales, le confiere a las selvas bajas caducifolias de México, una importancia particular, desde el punto de vista florístico, fisonómico, estructural y de la diversidad.

De acuerdo a lo observado en los sitios analizados, en muchos casos la mejor representación de algunas familias en determinados sitios podría relacionarse con algunas condiciones ambientales, como la disponibilidad de humedad. En los sitios con tendencia a la aridez, la profusión de cactáceas se hace evidente, mientras que algunas familias al parecer tienen preferencias por sitios con mayor humedad, como es el caso de las Bignoniaceae. Esto incluso se hace evidente en los sitios de Chamela en los que la presencia de lianas es mayor en el sitio ubicado en los arroyos, donde la humedad es mayor, y en donde comparado con los sitios establecidos en las tierras altas, la familia Bignoniaceae adquiere una mejor representación (Lott, *et al.*, 1987). En otros casos el contacto o la cercanía con comunidades templadas o más húmedas (como los encinares y

las selvas tropicales subperennifolias) promueve la presencia de familias que no se encuentran en los sitios más secos.

Los patrones en la composición familiar de los sitios estudiados pueden significar las diferencias entre sitios, ya que en algunos casos, a pesar de ser cercanos, o pertenecer a una misma región presentan diferencias en su composición florística, las cuales pueden relacionarse con las condiciones ambientales particulares en los que se desarrollan. Sin embargo, esto se hace más evidente cuando se reconoce la composición a nivel de géneros que forman parte de estas selvas.

Por último, desde el punto de vista de la conservación, el endemismo puede ser un criterio más importante que considerar únicamente la magnitud de la diversidad (Gentry, 1995). Para el caso de las selvas bajas de México, como se muestra en este trabajo, el análisis del endemismo por regiones, confirma que es necesario concentrar los esfuerzos en la conservación de estas selvas.

## CAPITULO 3

# ESTRUCTURA Y COMPOSICIÓN FLORÍSTICA DE LAS SELVAS BAJAS CADUCIFOLIAS EN MÉXICO

## INTRODUCCIÓN

La gran diversidad de las comunidades vegetales en México ha llevado a la necesidad de desarrollar sistemas de clasificación que describan los tipos de vegetación que se distribuyen en el país. Los más comúnmente utilizados en la actualidad, son los propuestos por Miranda y Hernández-X. (1963) y Rzedowski (1978). En estos sistemas se identifica a las asociaciones vegetales, con base en sus características fisonómicas (principalmente la altura de los árboles y su forma y la presencia de espinas), sus atributos fenológicos (fundamentalmente la permanencia del follaje durante las épocas del año), su estructura y en menor grado por sus afinidades fitogeográficas.

Sin embargo, la gran amplitud en la distribución de algunos de estas comunidades vegetales y su asentamiento en una gran variedad de condiciones ambientales propicia cierta confusión en su denominación; tal es el caso de las selvas bajas caducifolias (SBC), como ya se ha mencionado en los capítulos anteriores.

En México, del total de la vegetación tropical que cubre al país, la SBC, es la más ampliamente distribuida (60 % de la cobertura de las comunidades tropicales corresponden a la SBC), cubriendo alrededor del 8% del territorio. Es decir, cerca de 160 000 km<sup>2</sup> se encuentran ocupados por este tipo de vegetación, en diferentes estados de conservación (SPP, 1981).

Por otra parte las selvas bajas caducifolias contribuyen con cerca del 20% de especies del total de la flora de México (Rzedowski, 1991). Algunos datos sugieren que en México estas selvas son más ricas florísticamente, que otros bosques neotropicales similares (Lott *et al.*, 1987; Gentry, 1988; ver capítulo 4). Además constituyen la representación más norteña de vegetación tropical en el continente y probablemente también son las selvas más extensas en su tipo en Latinoamérica de acuerdo a lo que reportan diversas fuentes (Gentry, 1988b; Sabogal, 1992; Bullock *et al.*, 1995).

Por lo tanto, dada su importancia y amplitud de distribución, se hace necesaria una descripción cuantitativa de sus características estructurales a lo largo de su distribución en México, enfatizando la variación entre localidades.

Fisonómicamente estas selvas son, en general, asociaciones dominadas por árboles que se ramifican a corta altura, de copas extendidas, cuyas estaturas fluctúan alrededor de los 8 m, aún cuando pueden encontrarse eminencias asiladas que por lo general no

sobrepasan los 15 m (Miranda y Hernández-X, 1963; Pennington y Sarukhán, 1968; Rzedowski, 1978; Trejo, obs. pers). El estrato arbustivo es muy denso, de tal manera que en algunos sitios forman una maraña que dificulta y en ocasiones impide el paso. El número de lianas se incrementa en las áreas más húmedas y en las cercanías a la costa, en donde es común verlas enredadas trepando caprichosamente en los troncos y ramas de árboles y arbustos. Las cactáceas columnares y candelabrifórmes forman parte de la fisonomía de ciertas variantes de estas selvas.

Destacan también las cortezas brillantes y exfoliantes de algunas de sus especies (particularmente especies de Burseraceae, Euphorbiaceae y Anacardiaceae). Las hojas compuestas predominan en estas selvas, así como la presencia de flores de colores llamativos, como el amarillo, rojo, rosa y morado, las cuales tienen su época de floración principalmente durante las lluvias (Rzedowski, 1978; Dirzo, 1994). Es espectacular observar la floración masiva de especies como *Ipomoea* spp y *Cordia* spp, así como de muchas cactáceas que ocurre durante el estío. Es posible encontrar especies con espinas, aún cuando el incremento de elementos espinosos puede relacionarse con el déficit en humedad. El estrato herbáceo es muy denso particularmente en la temporada lluviosa, hasta casi desaparecer en la época de sequía.

Florísticamente predominan los elementos neotropicales y abundan especies de las familias Leguminosae, Euphorbiaceae, Cactaceae, Burseraceae, Compositae, Malpighiaceae, Rubiaceae y Anacardiaceae entre otras. Presenta una alta diversidad y un considerable número de endemismos (ver capítulo 2 y 4), ya que se estima que cerca del 60 % de las especies que constituyen a las SBC sólo se encuentran en México (Rzedowski, 1991b).

Su característica más sobresaliente es la estacionalidad, que se relaciona íntimamente con la distribución desigual de la precipitación a lo largo del año, lo que ofrece un gran contraste al observarla en la temporada lluviosa, cuando luce con un espléndido verdor, mientras que durante la época seca del año pierde el follaje y presenta un aspecto monótono y gris (ver Fig. 1.1)

Los principales autores que describen a las SBC en México coinciden en su definición (Miranda y Hernández-X, 1963; Pennington y Sarukhán, 1968; Rzedowski, 1978). Sin embargo hay discrepancias evidentes cuando se busca una representación espacial de estas comunidades en el país. La cartografía disponible muestra diferencias marcadas en la

distribución, lo cual se relaciona con la particular interpretación de las diversas fuentes, distintas escalas y distinto criterio incluso en la terminología empleada. Adicionalmente, la amplitud en la distribución geográfica de las SBC en México, así como la heterogeneidad en las condiciones físicas en las que se establece dificulta en gran medida el reconocimiento de las variantes fisonómicas de estas comunidades (Trejo, 1996), fundamentalmente cuando las áreas que se intentan describir están cerca de los contactos con comunidades distintas a las selvas estacionales, con las cuales puede confundirse.

Para definir con más precisión a estas comunidades secas es necesario contar con elementos que describan la estructura de la vegetación en distintos niveles (estratificación, cobertura y composición) (Kershaw, 1964; Mueller-Dombois y Ellenberg, 1974) y principalmente contar con parámetros cuantitativos que contribuyan a la definición de este tipo de vegetación. Para lograr este objetivo es necesario definir la organización en el espacio de los individuos que conforman la comunidad y reconocer a los elementos primarios que conforman la estructura de la vegetación: la fisonomía (aparición externa), fenología, las formas de vida (formas de crecimiento) y la composición florística. Esto constituye el objetivo del presente capítulo.

## SITIOS Y MÉTODOS

Las SBC se distribuyen en México desde el sur del estado de Sonora ( $\pm 28^\circ$  latitud N), hasta Chiapas (en la frontera con Guatemala) por la vertiente del Pacífico, en una franja casi continua, con entrantes importantes en las cuencas de los ríos Santiago y Balsas. Por la vertiente del Golfo de México, se encuentra desde Tamaulipas hasta la península de Yucatán, en manchones mas aislados y discontinuos.

Para analizar la estructura florística de las SBC, se establecieron 20 sitios de muestreo ubicados a lo largo del gradiente ecológico de su distribución en México (Fig. 2.2). Se abarcó un ámbito de precipitación que va de los 450 a los 1 370 mm de lluvia anual; altitudes que van desde el nivel del mar hasta los 2 000 m y latitudes que van desde los 15 hasta los 27° N (Tabla 3.1). Las características litológicas en las que se ubicaron los sitios varían desde la roca caliza, hasta rocas ígneas, de igual manera las variaciones en las características edáficas son amplias

(para más detalles ver Tablas 4.1 y 4.2).

En cada sitio se establecieron aleatoriamente 10 transectos de 50 m x 2 m cada uno, para completar una superficie de 0.1 ha (Gentry, 1982, 1988b). En cada transecto se censaron todas las plantas con un diámetro mayor a 1 cm a una altura de 1.3 m (DAP), incluyendo árboles y arbustos. A cada planta se le midió el DAP, en caso de estar ramificadas abajo del 1.3, se incluyeron todas las ramas que a esta altura tuvieran mas de 1 cm.. A las lianas se les midió el diámetro en el punto de enraizamiento , siempre que éste se presentase dentro del área de los transectos. Para cada individuo se registró su identidad, DAP, forma de vida, altura estimada (visualmente) y se colectaron ejemplares botánicos para su identificación taxonómica.

Se consideraron árboles a aquellos individuos que presentaron un tronco definido en la base, aún cuando posteriormente se ramificaran; arbustos a los que estaban ramificados desde la base; lianas a las que estaban enraizadas en el suelo y trepan o se sostienen en otros individuos (árboles o arbustos) y también se consideró a las cactáceas por la fisonomía especial que le confieren a los sitios en los que se desarrollan.

Con la información obtenida se calcularon los parámetros estructurales básicos para cada sitio (frecuencia, densidad, dominancia) y el valor de importancia (Frecuencia relativa + Densidad relativa + Dominancia relativa (Mueller-Dombois y Ellenberg, 1974)). Se analizó la distribución de los individuos por categorías de DAP, estaturas y formas de vida, para reconocer la aportación de cada una de ellas en la estructura de cada sitio y así definir con detalle la distribución espacial de los elementos que constituyen a estas comunidades caducifolias analizadas en el país.

Se realizaron análisis de correlación simple (con niveles de  $P < 0.05$ ), para explorar la relación que existe entre algunos parámetros estructurales de las selvas bajas y variables ambientales (altitud, precipitación anual, temperatura media, P/T, y número de meses húmedos ( $\geq 100$  mm)), para lo cual se utilizó el programa STATISTICA (1993).

## Sitios

Los sitios en los que se llevaron a cabo los muestreos reflejan la amplitud de condiciones en las que se encuentran estas comunidades tropicales secas en el país (Tabla 3.1), e incluyen todas las provincias biogeográficas en las que se distribuyen las SBC. Sitios como Caleta (5) y Copalita (6) se encuentran muy cercanos al mar en la vertiente del Pacífico, en climas cálidos con temperatura media anual alrededor de los 27°C, en contraste con lugares como el sitio 8 (C. Zináparo) que se localiza en la región del Bajío a una altitud de 2 020 m, con un clima semicálido y una temperatura media anual de 19°C. Los sitios Calipam (13), Cuicatlán (14) y Jocotipac (15) se sitúan en la zona de los valles de Tehuacán-Cuicatlán, una zona semiárida de México, por lo que se encuentran bordeados por una serie de comunidades con afinidades xéricas. En cambio el sitio Las Flores (16) presenta las condiciones de mayor humedad, con un promedio de lluvia anual de 1 370 mm y se ubica en la zona del Golfo de México colindando con comunidades subperennifolias.

Las diferencias en las condiciones climáticas en las que se desarrollan estas comunidades son evidentes y se reflejan en la clasificación propuesta por Holdridge (1967) (Tabla 3.1). Holdridge propone zonas de vida (que serían equivalentes a un tipo de vegetación), basándose en las condiciones climáticas del área, y como se puede ver gran parte de los sitios analizados en este caso, corresponderían a bosque seco "tropical and subtropical dry forest". En el caso de los sitios que se encuentran en condiciones del extremo seco de distribución del bosque seco en México como los sitios La Burrera (1), Calipam (13), Cuicatlán (14) y Jocotipac (15), corresponden a lo que Holdridge reconoce como matorrales espinosos (thorn woodland); en el extremo húmedo, bajo la influencia de la costa del Golfo de México, los sitios Las Flores (16) y El Pensil (17) se clasifican como bosques subhúmedos (moist forest) en el sistema de Holdridge. La gran amplitud de escenarios climáticos de las SBC en México representa así mismo la gama de condiciones en que se da este tipo de ecosistema a nivel mundial.

Como es de esperarse, estas variaciones en las condiciones ambientales se reflejan en las características estructurales de las comunidades vegetales, como se describe a continuación.



TABLA 3.1. Localización y caracterización de los sitios de muestreo de selva baja caducifolia en México

Sitio	Sitio	Latitud Norte	Longitud Oeste	Altitud ms.n.m.	Precipitación total anual (mm)	Temperatura media anual (°C)	Tipo de Clima (Köppen modificado por García)	Zona de Vida de Holdridge
1	La Burrera, Baja California Sur	23°30'	110°02'	538	482	22.0	BSo(h)hw(e)	Subtropical thorn woodland
2	Alamos, Sonora	27°15'	108°45'	666	664	23.8	BS1(h)hw(x')(e')	Subtropical dry forest
3	Cosalá, Sinaloa	24°30'	106°45'	561	900	24.5	Awo(w)ig	Subtropical dry forest
4	Jesus Maria, Nayarit	22°15'	104°35'	622	855	24.5	Awo(w)e	Subtropical dry forest
5	Caleta, Michoacán	18°07'	102°52'	97	1200	27.0	Aw1(w)i	Tropical dry forest
6	Copalita, Oaxaca	15°50'	96°01'	60	800	26.5	Awo(w)ig	Subtropical dry forest
7	Tehuantepec, Oaxaca	16°21'	95°24'	274	920	26.5	Awo(w)ig	Tropical very dry forest
8	Cerro Zináparo, Michoacán	20°07'	102°02'	2020	880	19.0	(A)C(w1)(w)	Subtropical dry forest
9	Infiernillo, Michoacán	18°21'	101°54'	237	580	27.4	BSo(h)w(w)ig	Tropical very dry forest
10	El Limón, Morelos	18°32'	98°57'	1403	870	19.8	Awo(w)ig	Subtropical dry forest
11	Cerro Tuxpan, Guerrero	18°24'	99°29'	1259	1050	22.9	Aw1(w)ig	Tropical dry forest
12	Cañón del Zopilote, Guerrero	17°45'	99°34'	863	690	25.6	BS1(h)w(w)eg	Subtropical dry forest
13	Calipam, Puebla	18°17'	97°09'	1118	450	24.1	BSo(h)w(w)eg	Subtropical thorn woodland
14	Cuicatlán, Oaxaca	17°50'	96°57'	1047	630	22.7	BSo(h)w(w)eg	Subtropical thorn woodland
15	Jocotipac, Oaxaca	17°48'	97°01'	897	500	23.8	BSo(h)w(w)eg	Subtropical thorn woodland
16	Las Flores, Tamaulipas	22°48'	99°24'	450	1370	23.3	(A)Ca(w2)(w)(e)	Subtropical moist forest
17	El Pensil, Tamaulipas	22°45'	99°24'	380	1350	23.5	(A)Ca(w2)(w)(e)	Subtropical moist forest
18	Ayutla, Queretaro	21°24'	99°35'	670	787	24.1	Awo(w)(e)g	Subtropical dry forest
19	Trinitaria, Chiapas	16°01'	92°01'	890	1000	24.0	Awo(w)(i)g	Subtropical dry forest
20	Sayil, Yucatán	20°10'	89°38'	100	932	26.5	Awo(i)g	Tropical dry forest

## Densidad

El número de individuos que se encontraron en cada sitio (en 0.1 ha), considerando todos aquellos con DAP mayor a 1 cm, va de 203 a 777 (ver tabla 3.2). Con la excepción del sitio Calipam (13), el de menor densidad, en general el número de individuos es de 580, que es el promedio de los 20 sitios (DE= 132). El 20% de los sitios tiene menos de 500 individuos, 30% menos de 600, 20% menos de 700 y 25% menos de 800. Los sitios con mayor número de individuos son Caleta (5) con 777, Infiernillo (9) con 748, C. Zopilote (12) con 734 y Sayil (20) con 729/0.1 ha.

Al considerar a los individuos con un DAP  $\geq 2.5$  cm, la cantidad oscila entre 142 y 498, lo que significa un promedio de 361 ( $\pm 80$ ) individuos; en este caso Caleta (5) es el que presenta mayor densidad (498), seguido de los sitios C. Zopilote (12) con 474 y Cuicatlán (14) con 437.

Si se enfoca a los individuos con DAP mayor a 10 cm, que son los que darían la fisonomía más evidente de estas selvas, se observa que del total de individuos muestreados, del 9 al 35% tienen diámetros mayores a 10 cm (Sayil (20) y C. Zináparo (8), respectivamente). En C. Zináparo (8) 159 individuos corresponden a esta categoría; en contraste, en Sayil (20) sólo 64 individuos fueron mayores a 10 cm. El promedio para los 20 sitios es de 116 ( $\pm 32$ ) en 0.1 ha.

Los árboles más corpulentos, con diámetros mayores a 30 cm, aunque en menor proporción (0.6 a 5.4%) también se encuentran en estas selvas bajas (Tabla 3.2). En algunos sitios como Las Flores (16) se pueden encontrar hasta 30 individuos (5.4%) con diámetros en esta clase, 21 (3.6%) en Copalita (6) y 18 (2.3%) en Caleta (5), en contraste con solamente 4 individuos (0.6%) en Jocotipac (15), 2 (1.0%) en Calipam (13), y 5 (0.7%) en Cuicatlán (14).

De acuerdo a los datos obtenidos en cada 100 m<sup>2</sup> se pueden encontrar densidades que van de 20 ( $\pm 6$ ) a 77 ( $\pm 17$ ) individuos. En los sitios analizados se encuentran en promedio 58 ( $\pm 13$ ) individuos/100 m<sup>2</sup>.

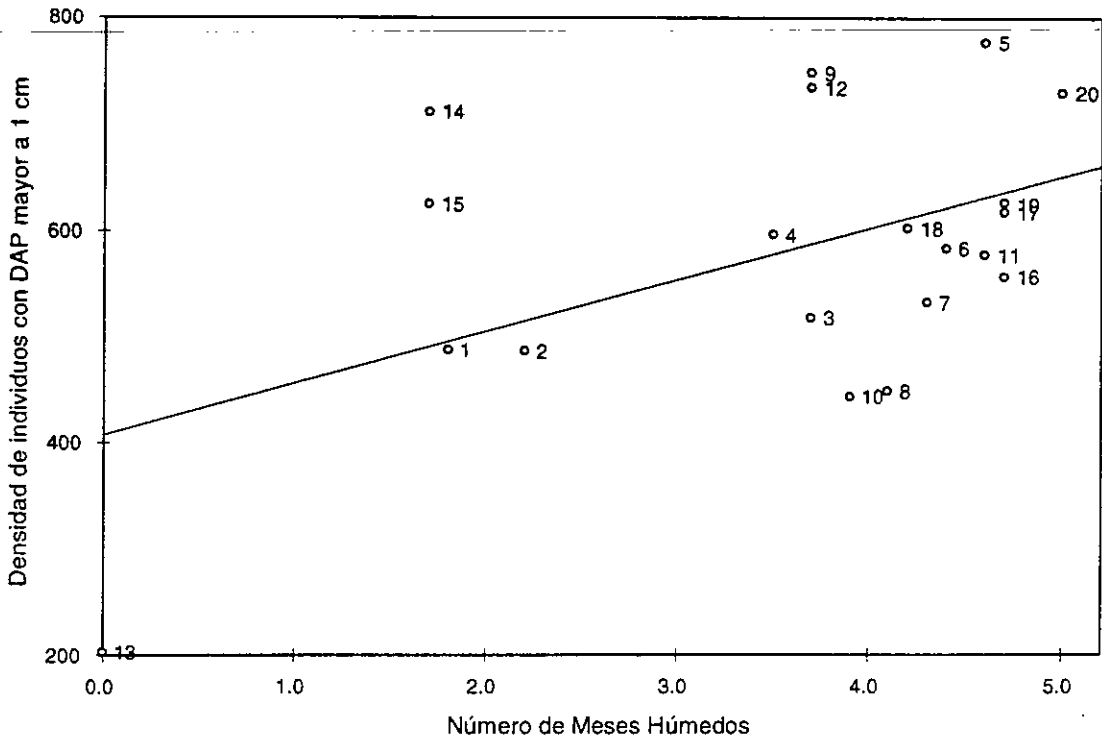
La variación en el número de individuos de un sitio a otro es muy amplia, y no parece que estas diferencias en densidad no pueden ser atribuibles únicamente a las distintas condiciones climáticas en las que se establecen cada uno de ellos. Se detectan algunas tendencias en el sentido de incrementar el número de individuos conforme la

Tabla 3.2. Características estructurales de los sitios de SBC. Los datos de cada sitio corresponden a 10 transectos independientes de 50 x 2m (= 0.1 ha en total)

Sitio*	Individuos DAP ≥ 1cm	Ind.DAP < 2.5 cm	Ind.DAP ≥ 2.5 cm	Ind.DAP ≥ 10 cm	Ind.DAP ≥ 30 cm	Número de lianas		Area Basal m <sup>2</sup> / 0.1 ha	Individuos por transecto (x ± DE)	Altura (m) Ind.DAP ≥ 10 cm (x ± DE)
	ind / 0.1 ha						≥1		≥2.5	
1	487	150	337	129	13	33	25	7.49	49 ± 10.5	6.2 ± 1.8
2	486	143	373	136	12	16	8	5.73	49 ± 7.2	6.6 ± 1.3
3	517	175	342	119	12	83	36	6.21	52 ± 13.7	7.0 ± 1.9
4	596	229	367	123	7	21	8	5.4	57 ± 18.5	7.4 ± 2.2
5	777	279	498	156	18	96	28	7.91	78 ± 17.6	8.3 ± 2.3
6	583	181	402	148	21	41	17	6.64	58 ± 7.4	8.4 ± 2.7
7	532	237	295	59	10	23	3	3.23	49 ± 14.2	8.8 ± 3.1
8	448	93	355	159	7	37	15	6.03	45 ± 3.4	5.9 ± 1.2
9	748	326	420	85	4	33	6	4.89	75 ± 16.1	7.4 ± 2.3
10	443	183	260	89	9	57	20	3.47	44 ± 9.8	5.7 ± 2.1
11	577	294	283	99	13	46	23	5.27	58 ± 9.5	6.7 ± 1.9
12	734	260	474	143	14	19	4	7.01	73 ± 11.0	6.3 ± 2.1
13	203	61	142	57	2	2	0	1.85	20 ± 6.3	4.1 ± 0.9
14	711	274	437	128	5	23	3	6.02	72 ± 13.6	5.9 ± 1.5
15	625	229	396	120	4	25	2	5.06	63 ± 6.6	6.3 ± 1.5
16	556	193	363	105	30	103	52	10.31	56 ± 6.8	7.9 ± 2.3
17	617	189	428	163	15	49	20	7.44	62 ± 8.8	6.2 ± 2.4
18	602	274	328	115	7	65	9	5.26	60 ± 14.2	6.3 ± 1.5
19	626	239	387	119	10	25	11	4.65	63 ± 13.8	7.8 ± 1.8
20	729	402	327	64	9	77	31	3.67	73 ± 17.5	8.7 ± 1.9

\* (ver Tabla 3.1 para nombre del sitio)

A



B

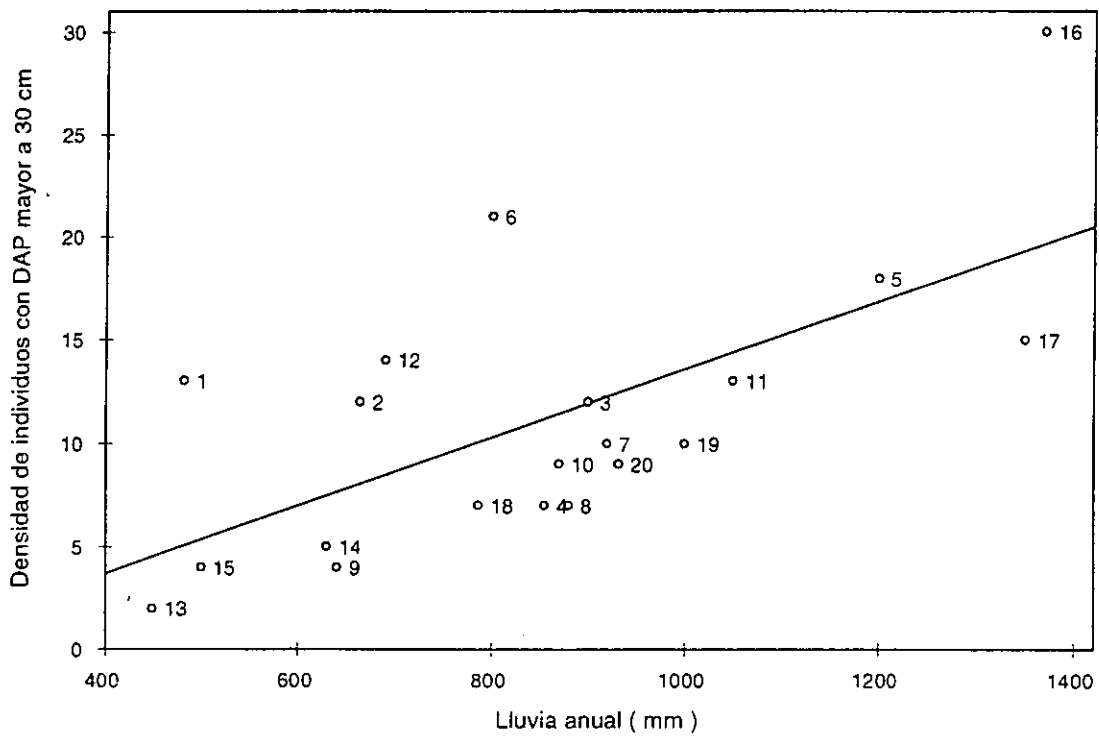


Figura 3.1. Relación entre la densidad de individuos de sitios de SBC en México y variables climáticas como meses húmedos ( $\geq 100$  mm) (A) y lluvia anual con individuos con DAP  $\geq 30$  cm (B). Los puntos representan a los sitios con su clave numérica (cf. Tabla 3.1).

disponibilidad de humedad aumenta en los sitios (considerado este aumento como un mayor número de meses con precipitación  $\geq 100$  mm) la regresión entre la densidad y los meses húmedos explica el 47% de la variación en la primera (Fig. 3.1A).

Para el caso de individuos con  $DAP \geq 30$  cm la cantidad de lluvia anual en el área parece estar correlacionada positivamente con el número de individuos que alcanzan este diámetro, de manera que al incrementar la lluvia se encuentran más individuos en esta categoría diamétrica. La correlación en este sentido explica el 66% de la variación (Fig. 3.1B).

### **Área basal**

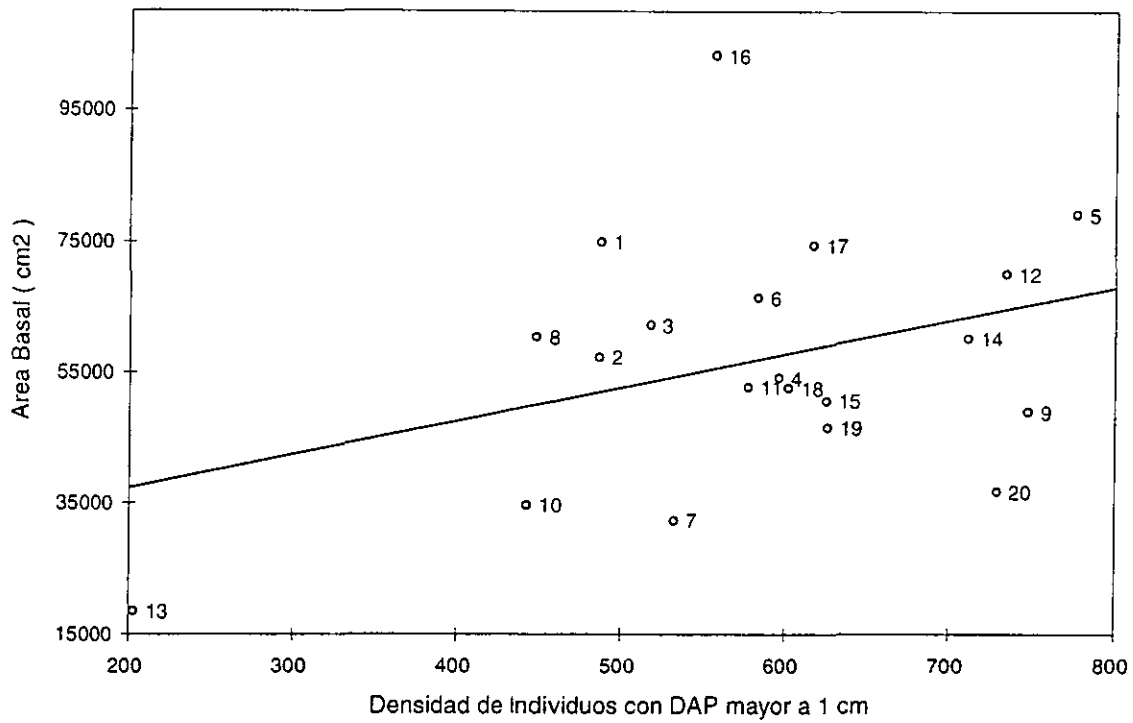
El área cubierta por los elementos florísticos analizados en cada uno de los sitios va de los  $1.85 \text{ m}^2$  (Calipam (13)) a los  $10.31 \text{ m}^2$  (Las Flores (16)) en 0.1 ha (Tabla 3.2). El promedio de los sitios está en  $5.68 \text{ m}^2 / 1\ 000 \text{ m}^2 (\pm 1.89)$ . El lugar con menor área basal (Calipam (13)) es el extremo en muchos parámetros, y otros sitios con cobertura de madera troncal baja son Tehuantepec (7), El Limón (10) y Sayil (20).

El área basal de los 20 sitios es muy variable. El incluir todas las formas de vida y las distintas categorías de diámetros en las muestras tiene como efecto que la relación entre densidad y área basal no sea significativa ( $p > 0.05$ ); de manera que la correlación entre la densidad de los individuos con  $DAP \geq 1$  cm, presentes en un sitio con el área basal que éstos representan, tienen un coeficiente de regresión apenas de 0.14% (Fig. 3.2A). Cuando sólo se consideran a los individuos con  $DAP \geq 10$  cm la relación entre la densidad y el área basal se incrementa el coeficiente de regresión y alcanza el 35% (Fig. 3.2B). En este caso, destaca el sitio Las Flores (16), ya que aún cuando el número de individuos con diámetros mayores a 10 cm no es tan alto, algunos de estos alcanzan un área basal muy notable.

### **Estructura diamétrica**

Si se considera la distribución de  $DAP$  entre los individuos que conforman a las comunidades analizadas, se observa que una proporción mayoritaria de ellos corresponden a diámetros pequeños. La Figura 3.3 muestra la proporción de los individuos de cada sitio

A



B

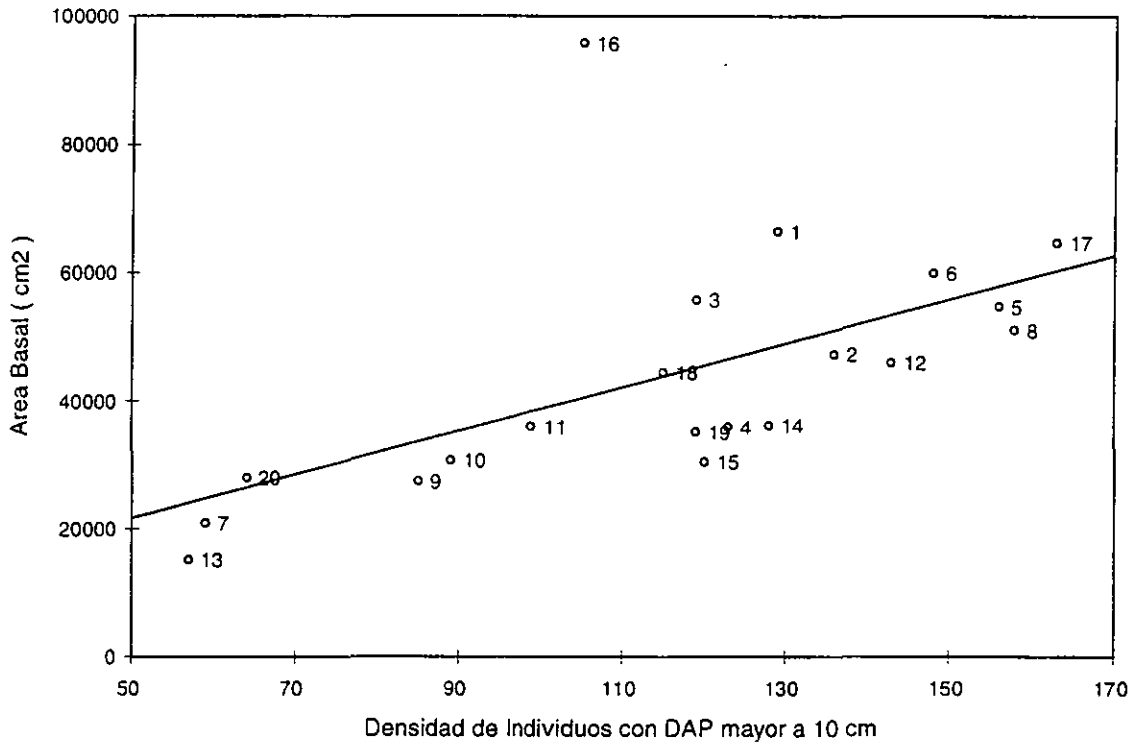


Figura 3.2. Relación entre la densidad de individuos de sitios de SBC en México con el Area Basal. Los puntos representan a cada sitio con su clave numérica.

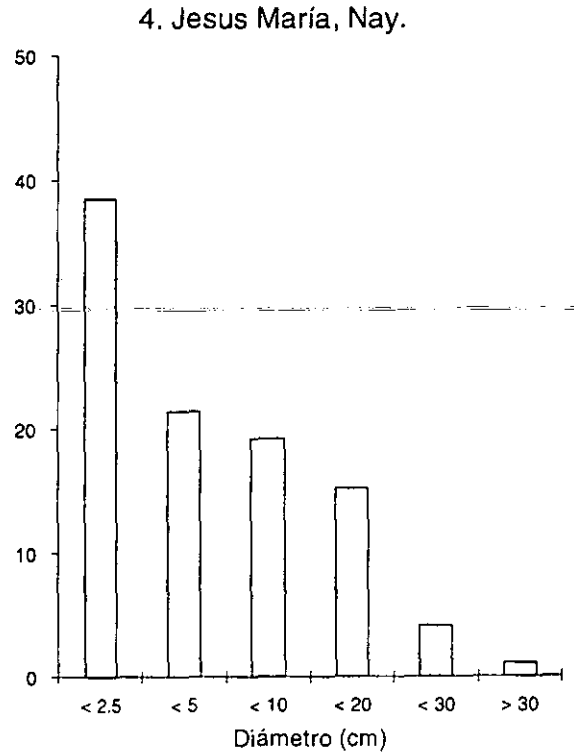
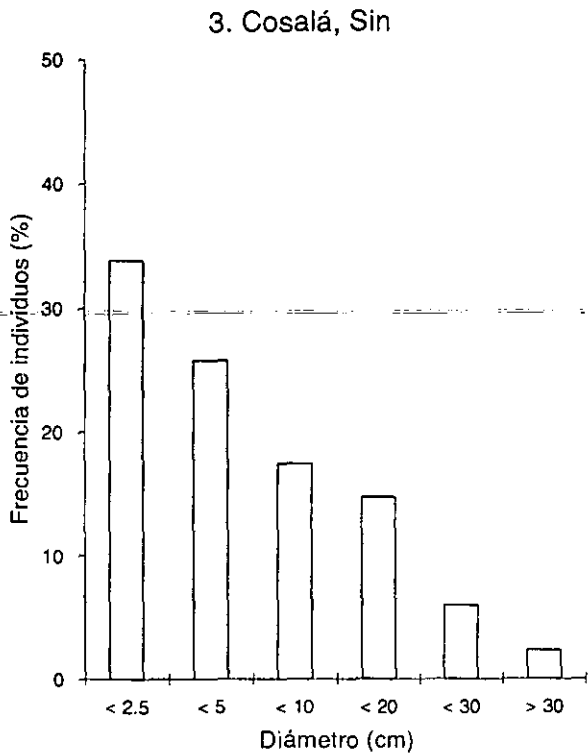
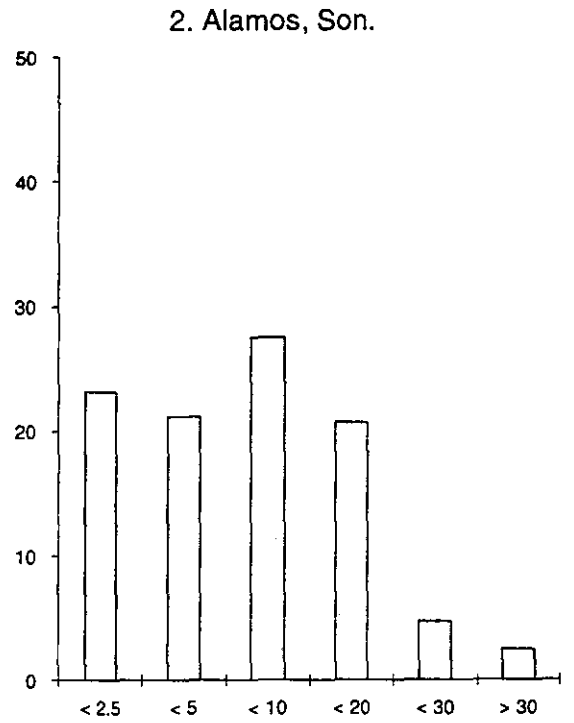
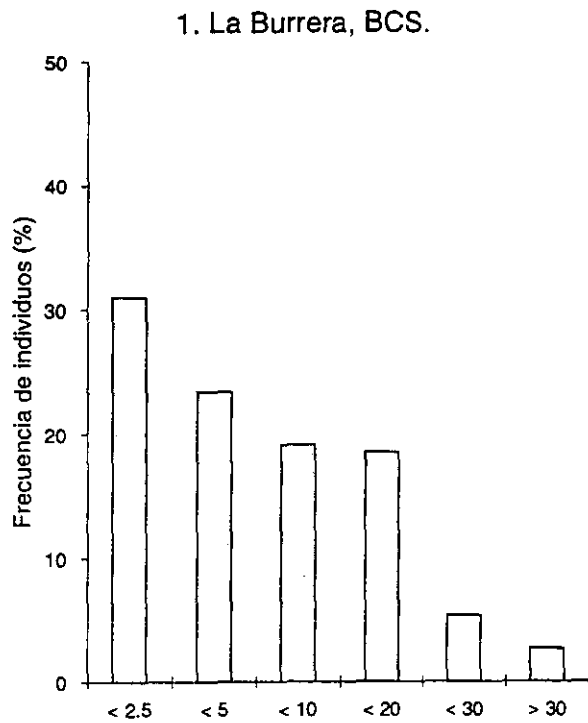
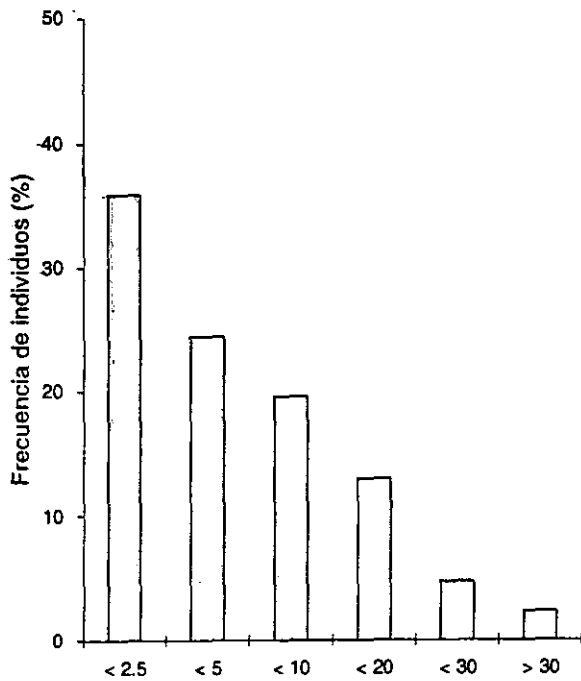
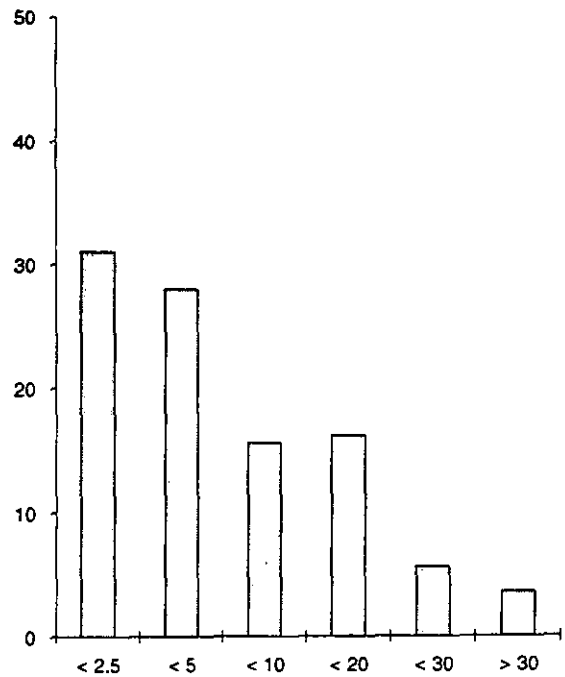


Figura 3.3A. Estructura diamétrica de los sitios de selva baja caducifolia analizados. Sitios del 1 al 4 (con su clave numérica).

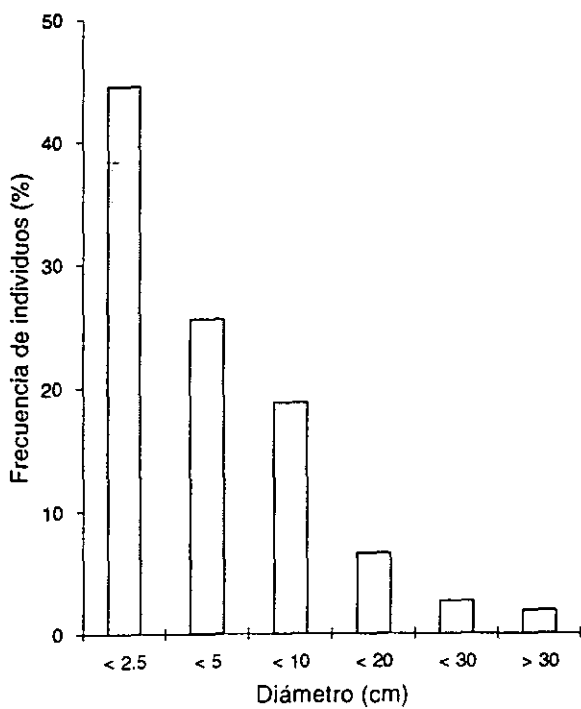
5. Caleta, Mich.



6. Copalita, Oax.



7. Tehuantepec, Oax.



8. Cerro Zináparo, Mich.

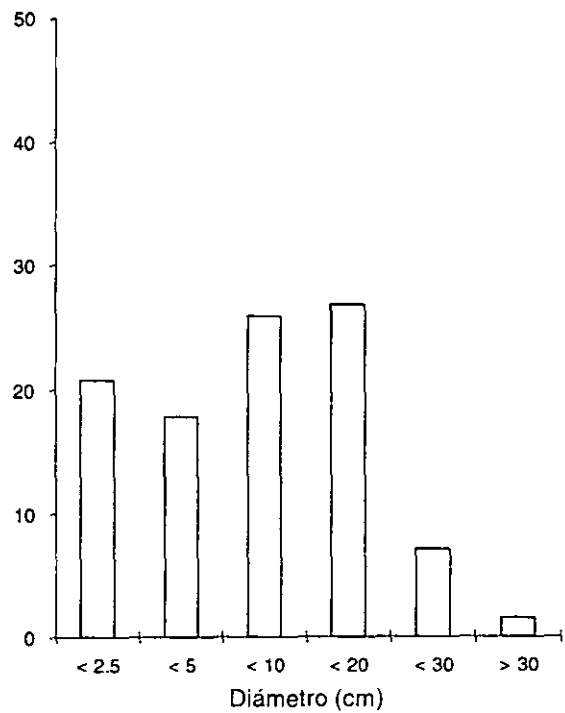


Figura 3.3B. Estructura diamétrica de los sitios de selva baja caducifolia analizados. Sitios del 5 al 8 (con clave numérica).



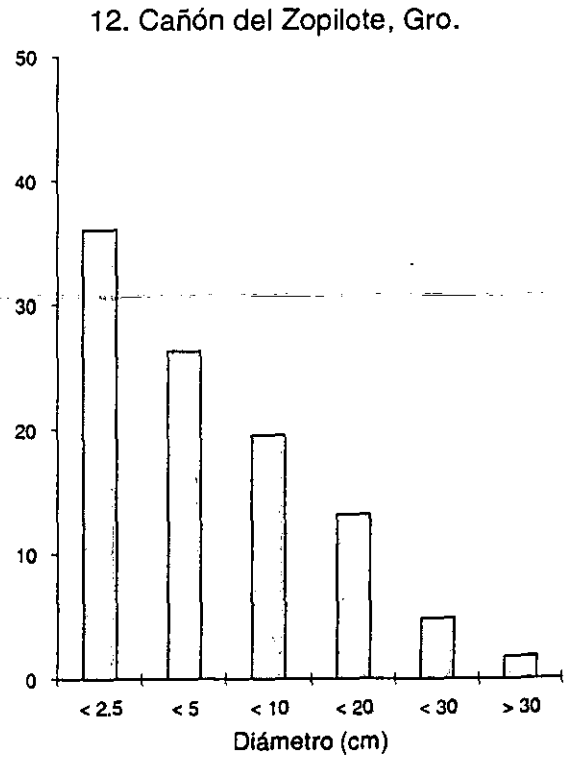
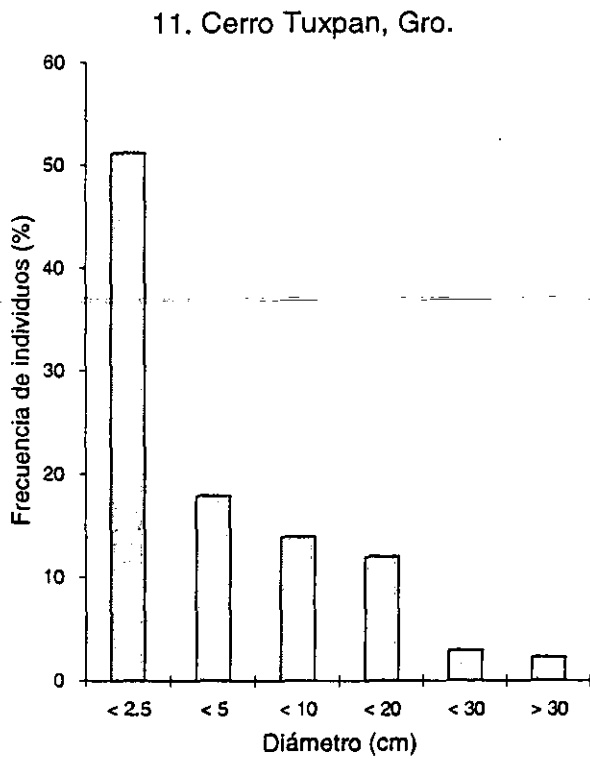
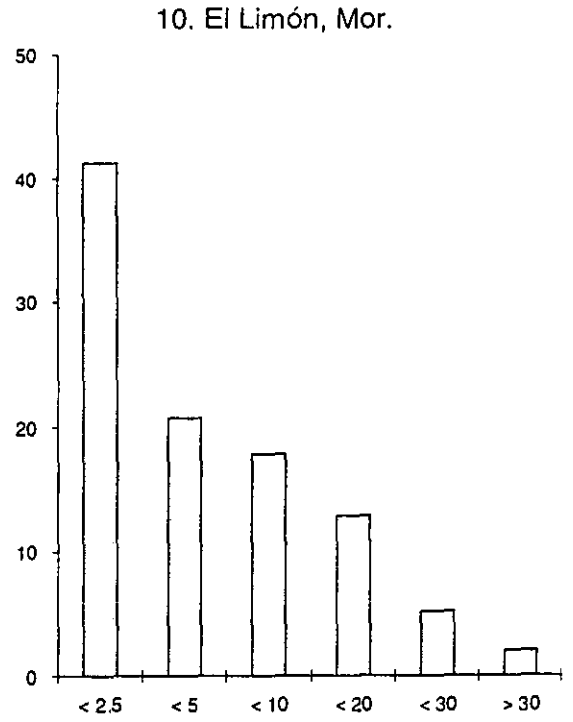
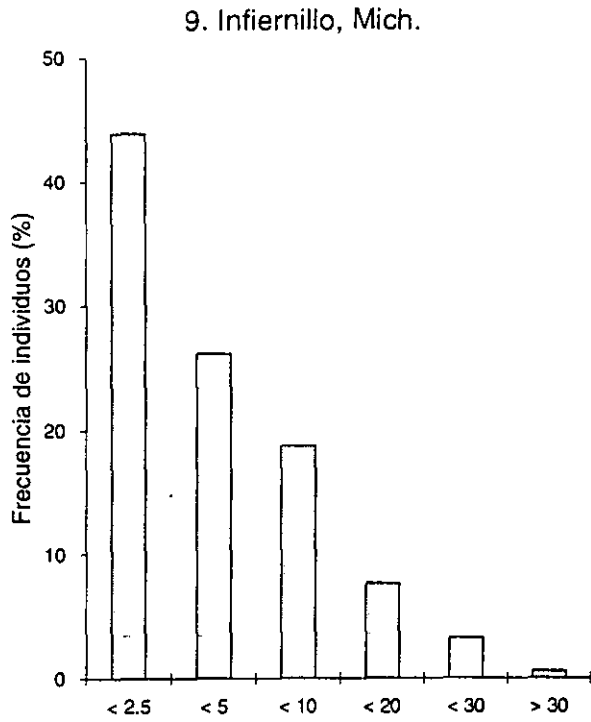
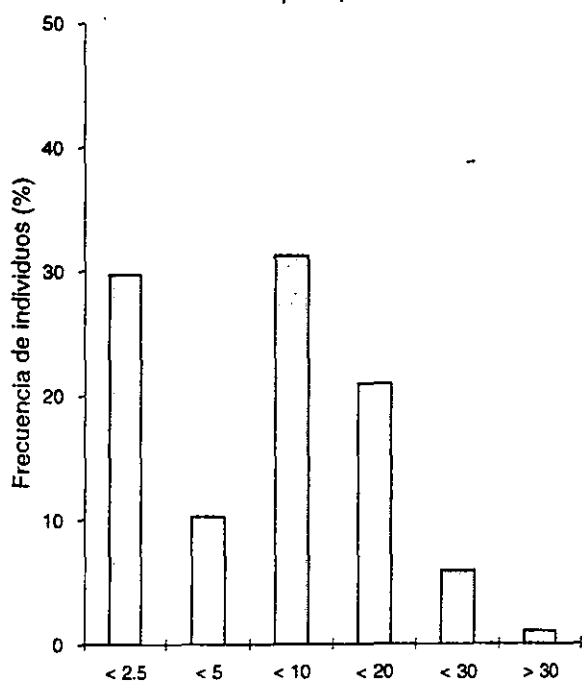
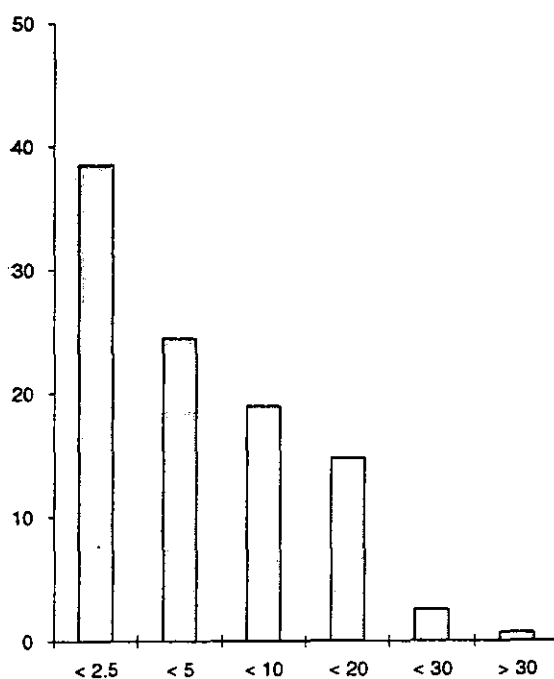


Figura 3.3C. Estructura diamétrica de los sitios de selva baja caducifolia analizados. Sitios del 9 al 12 (con clave numérica).

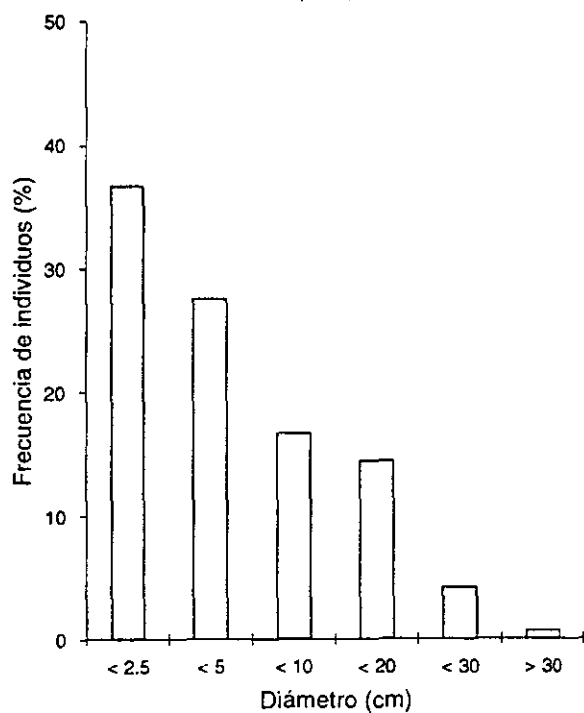
13. Calipam, Pue.



14. Cuicatlán, Oax.



15. Jocotipac, Oax.



16. Las Flores, Tamps.

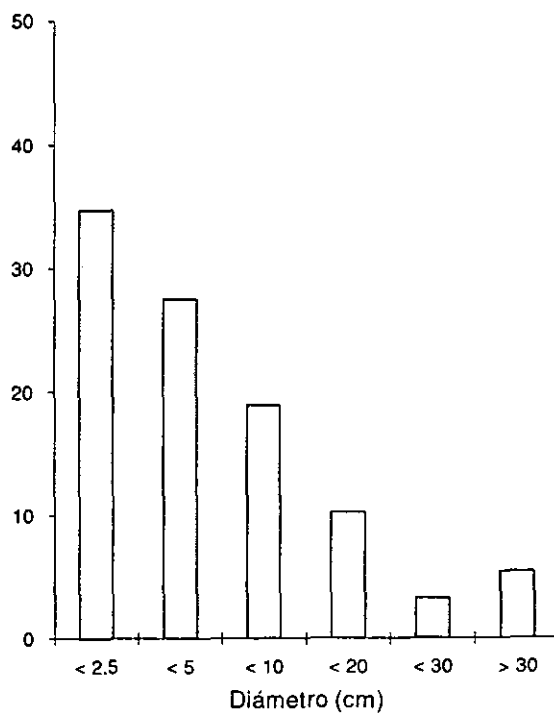


Figura 3.3D. Estructura diamétrica de los sitios de selva baja caducifolia analizados. Sitios del 13 al 16 (con clave numérica).

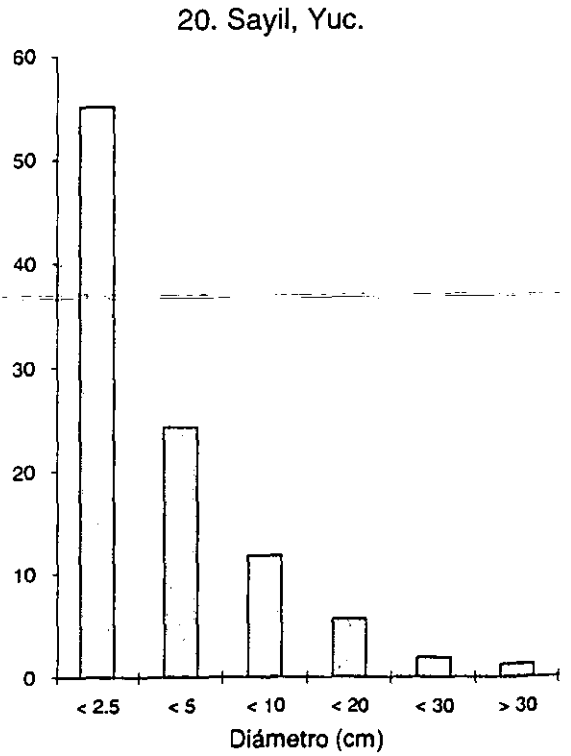
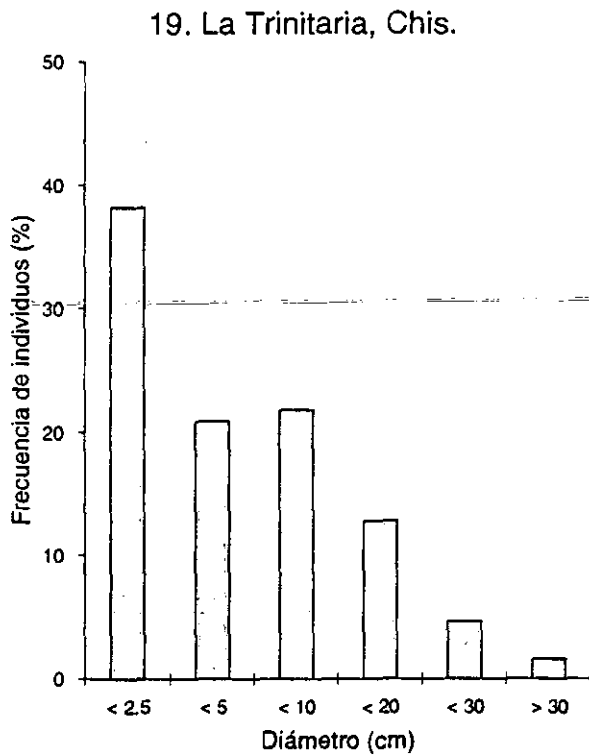
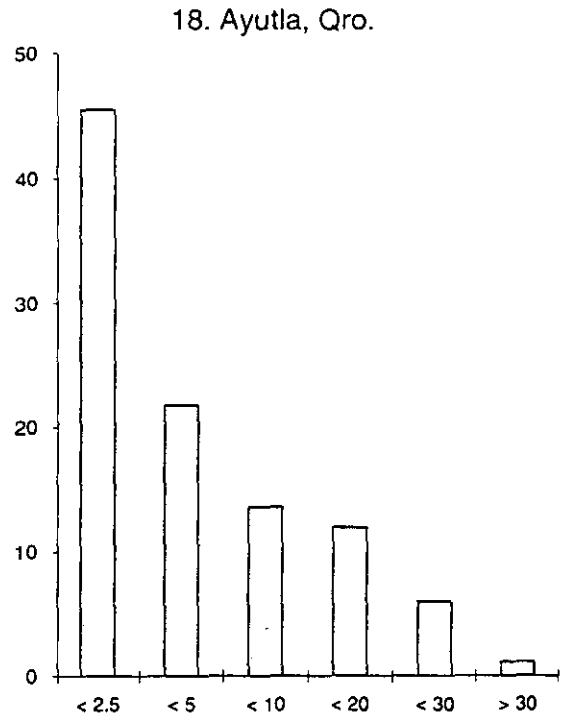
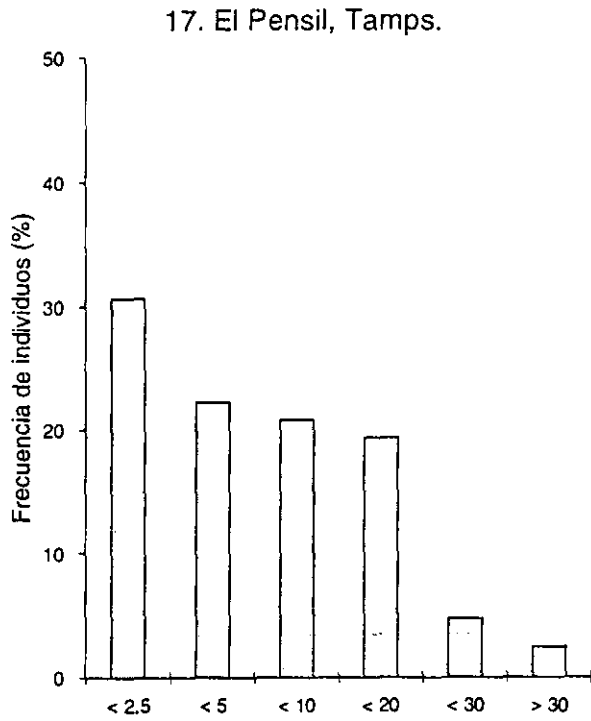


Figura 3.3E. Estructura diamétrica de los sitios de selva baja caducifolia analizados. Sitios del 17 al 20 (con clave numérica).

para cada clase diamétrica. Entre 61 y 294 individuos tienen un DAP menor a 2.5 cm, lo que significa que hay sitios en donde más del 50% de sus plantas corresponden a diámetros chicos, como en C. Tuxpan (11) (Fig. 3.3C) y otros como el C. Zináparo (8) (Fig. 3.3B) en donde sólo el 21% (93) de los individuos está en este rango de diámetros. Los datos muestran que, en general, alrededor del 37% de los individuos que se encuentran en 0.1 ha de estas comunidades son menores a 2.5 cm de DAP. Asimismo, con pocas excepciones las distribuciones de frecuencias de DAP en todos los sitios muestran la tendencia de frecuencias decrecientes a medida que aumenta el diámetro troncal, por lo que los elementos con DAP mayores a 10 cm constituyen apenas alrededor del 20% del porcentaje de los sitios y la mayoría de los sitios tienen una porción muy pequeña de individuos con DAP mayor a 30 cm, como Las Flores (16) (Fig. 3.3D) contiene más de 5% de individuos en este rango. En el sitio 8 (C. Zináparo) (Fig. 3.3B), excepcionalmente, el 35% de los individuos tienen un DAP mayor a 10 cm.

La constitución de esta estructura diamétrica se refleja en la fisonomía de las selvas bajas, en los que en ocasiones resulta casi imposible caminar a través de ellos, debido a la densidad de individuos con diámetros pequeños en el sotobosque.

## **Altura**

Las selvas bajas caducifolias de los sitios analizados son comunidades de estatura baja, que por lo general promedian alrededor de los 8 m y que no rebasan los 15 m de altura en el caso de los árboles más altos (Fig. 3.4). Si se observa desde fuera a un bosque estacional parecería ser muy homogéneo en altura, ya que los estratos no son muy evidentes. Sin embargo, al igual que en el caso de la estructura diamétrica, gran parte de los individuos que conforman a estas selvas son de estatura muy baja. Sitios como Calipam (13) (Fig. 3.4D), El Limón (10) y C. Tuxpan (11) (Fig. 3.4C) tienen más del 40% de sus individuos con tallas menores a los 2 m. Si el ámbito se extiende hasta los 4 m, hay sitios como El Limón (10) (Fig. 3.4C), Tehuantepec (7) (Fig. 3.4B), C. Tuxpan (11) (Fig. 3.4C), Calipam (13) (Fig. 3.4D) y Sayil (20) (Fig. 3.4E) en los que más del 70% de los individuos se incluyen en esta categoría.

En los sitios C. Zináparo (8) y Calipam (13) (Figs. 3.4B y 3.4D) los individuos tienen su altura máxima en los 8 m; los sitios Alamos (2), Cuicatlán (14) (Figs. 3.4A y 3.4D) y Ayutla (18) (Fig. 3.4E) no rebasan los 10 m, y en cambio los sitios Cosalá (3) (Fig. 3.4A),

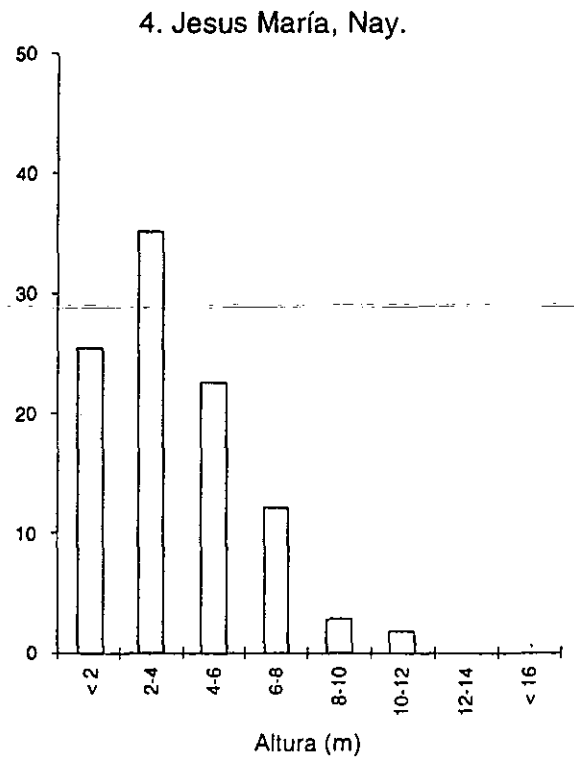
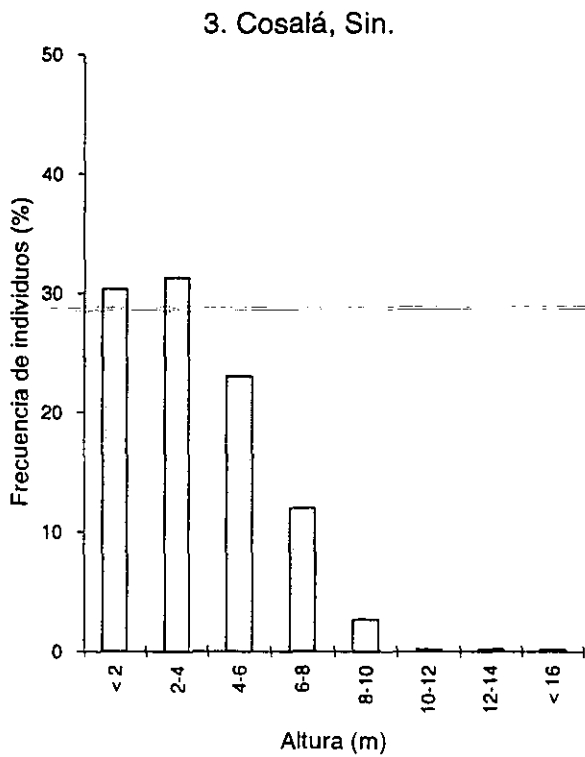
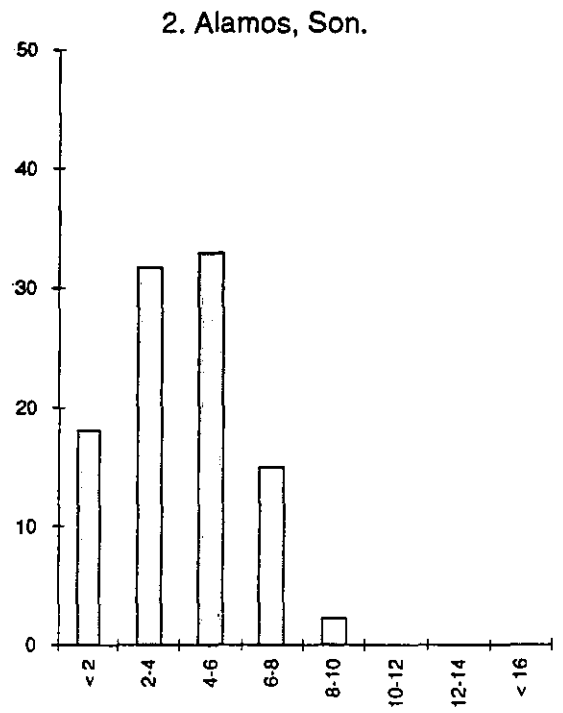
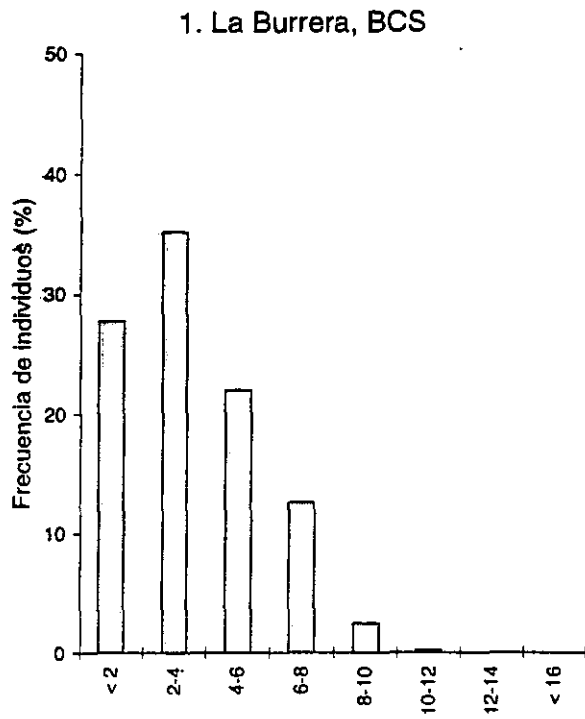
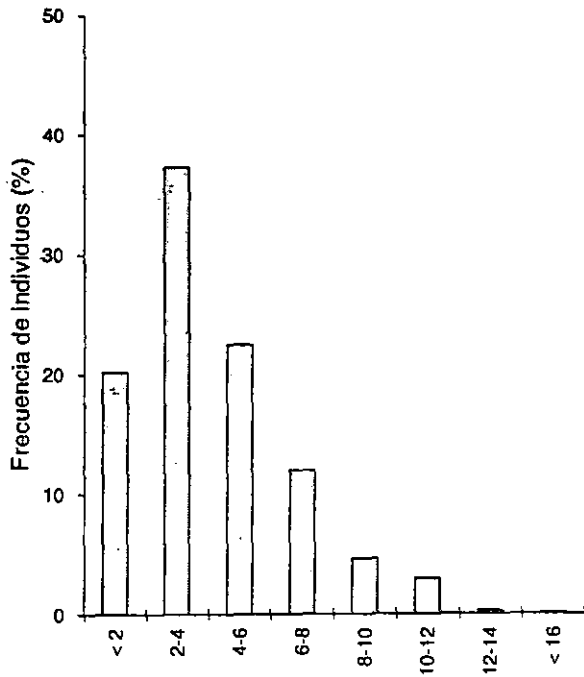
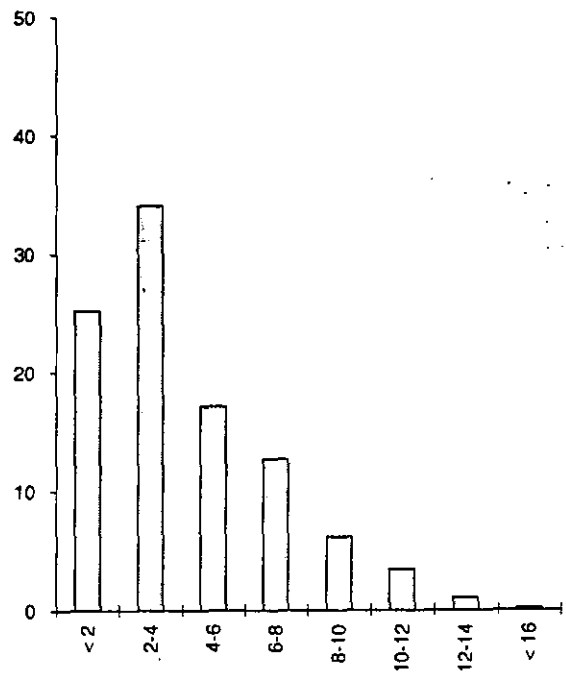


Figura 3.4A. Estructura vertical de los sitios de selva baja caducifolia analizados. Sitios del 1 al 4 (con su clave numérica).

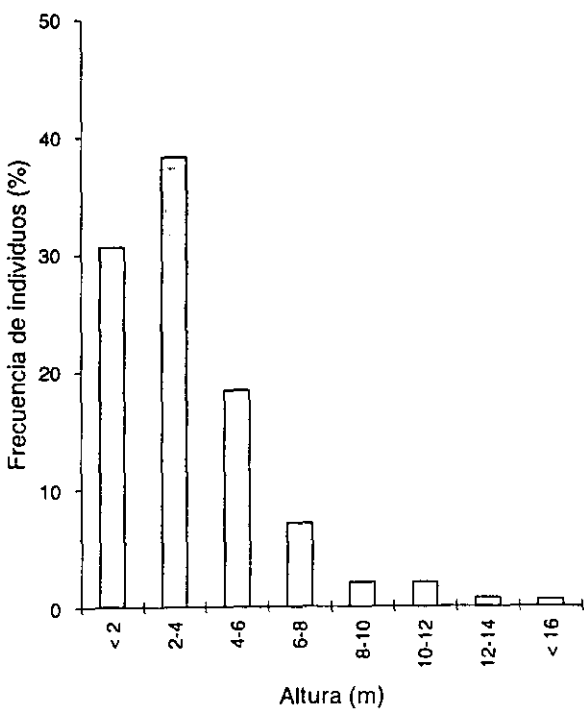
5. Caleta, Mich.



6. Copalita, Oax.



7. Tehuantepec, Oax.



8. Cerro Zináparo, Mich.

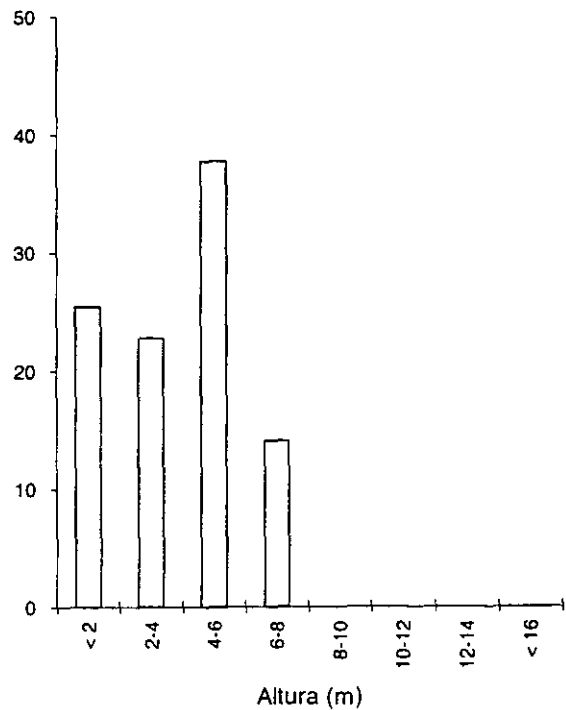


Figura 3.4B. Estructura vertical de los sitios de selva baja caducifolia analizados. Sitios del 5 al 8 (con su clave numérica).

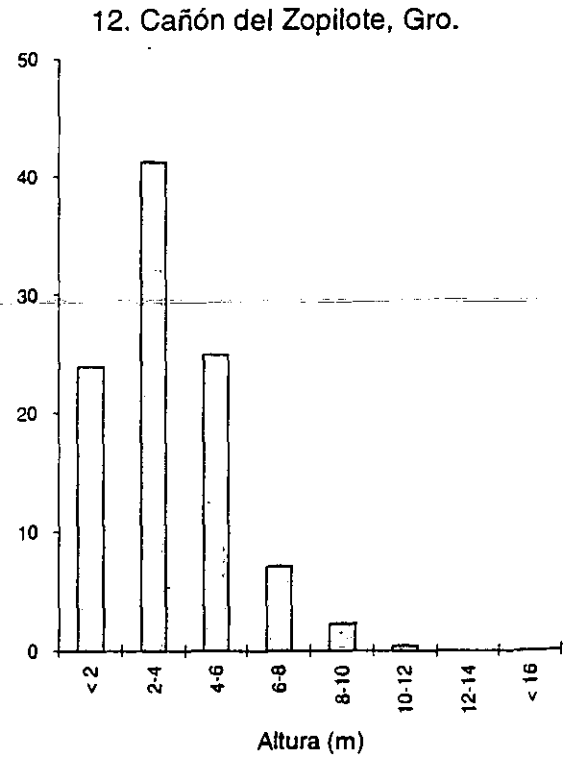
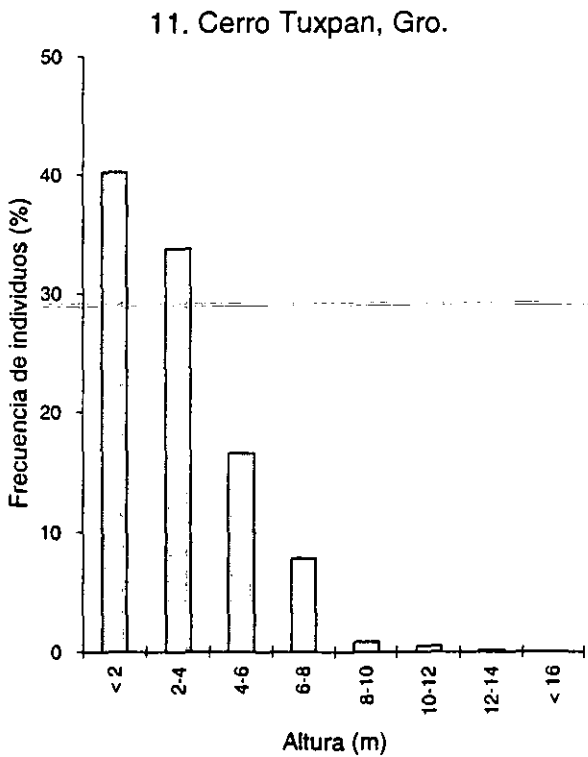
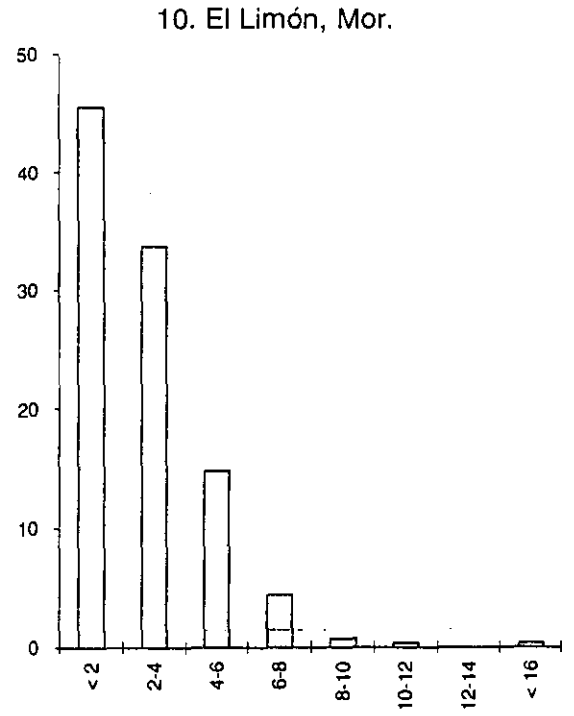
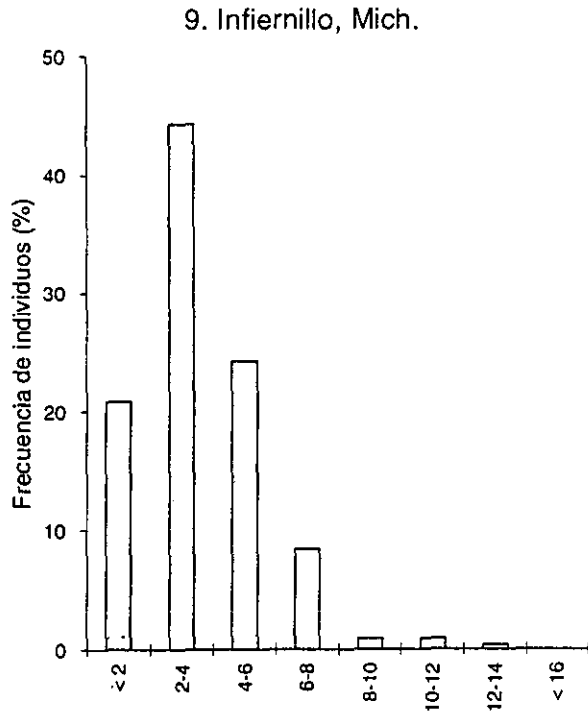


Figura 3.4C. Estructura vertical de los sitios de selva baja caducifolia analizados. Sitios del 9 al 12 (con su clave numérica).

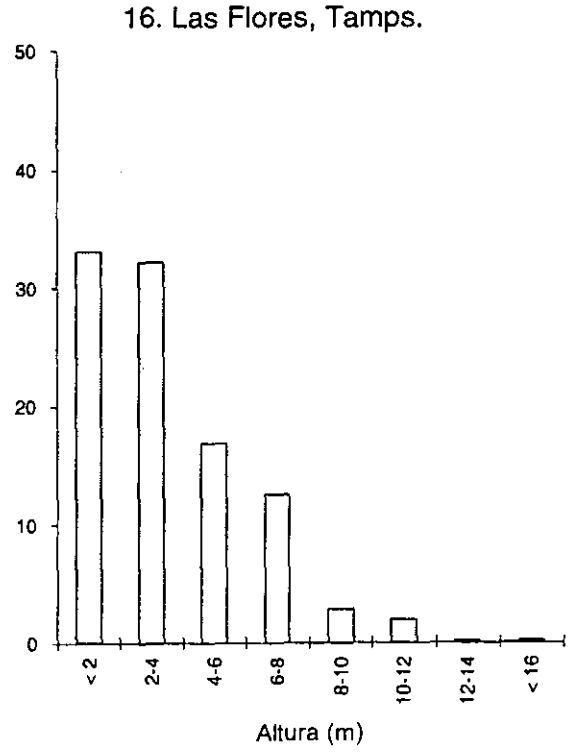
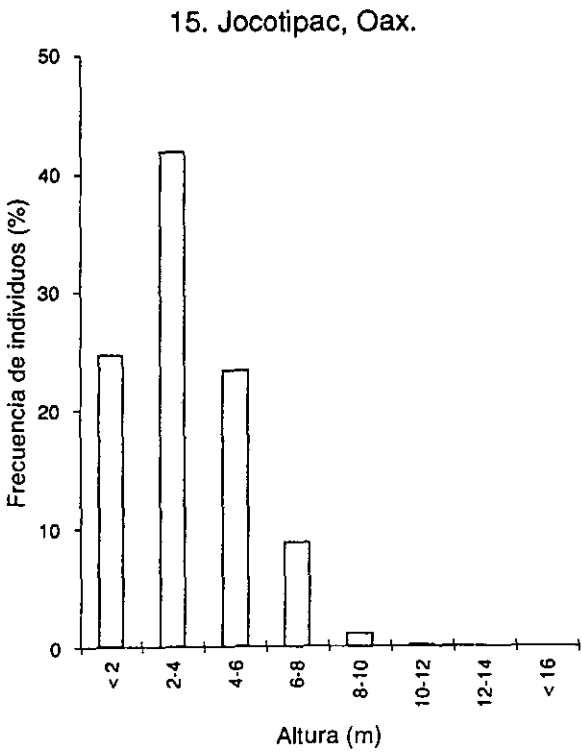
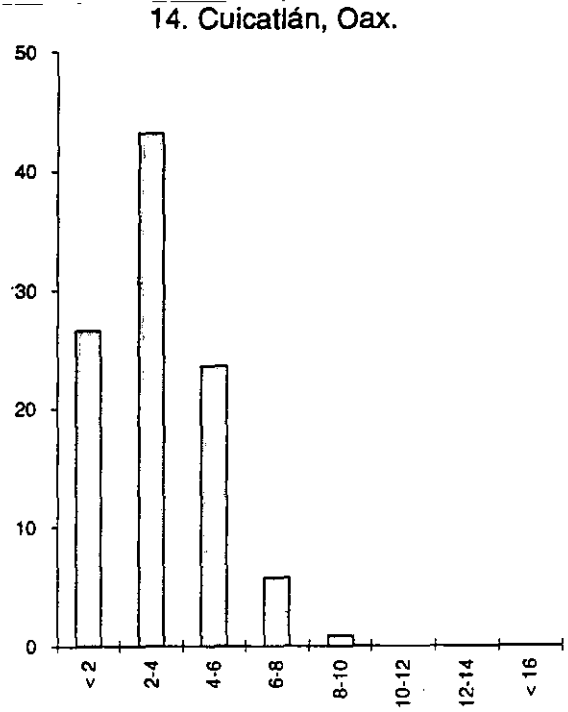
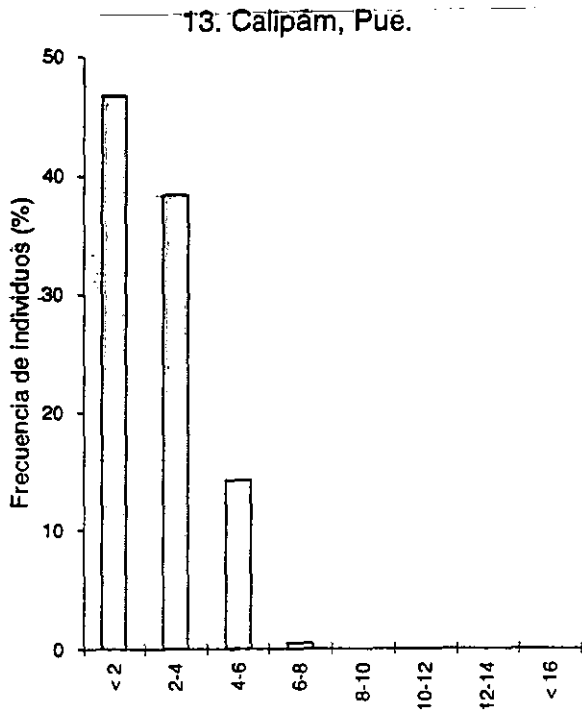


Figura 3.4D. Estructura vertical de los sitios de selva baja caducifolia analizados. Sitios del 13 al 16 (con su clave numérica).



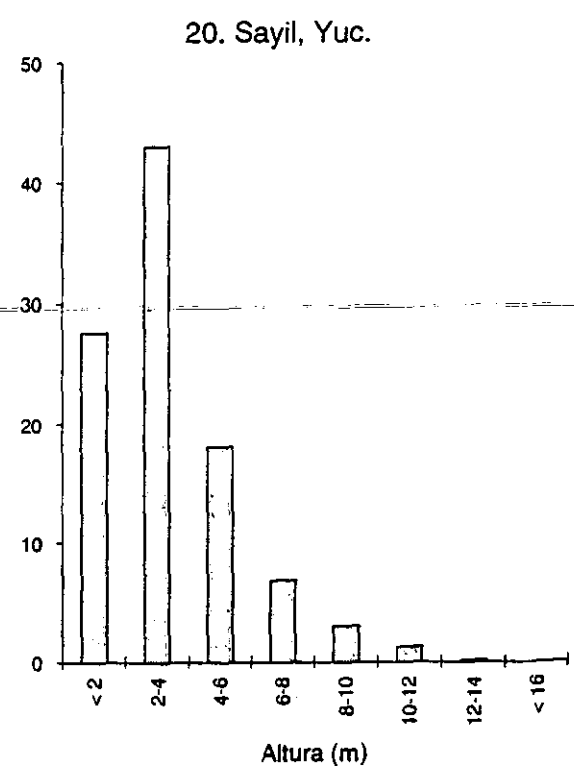
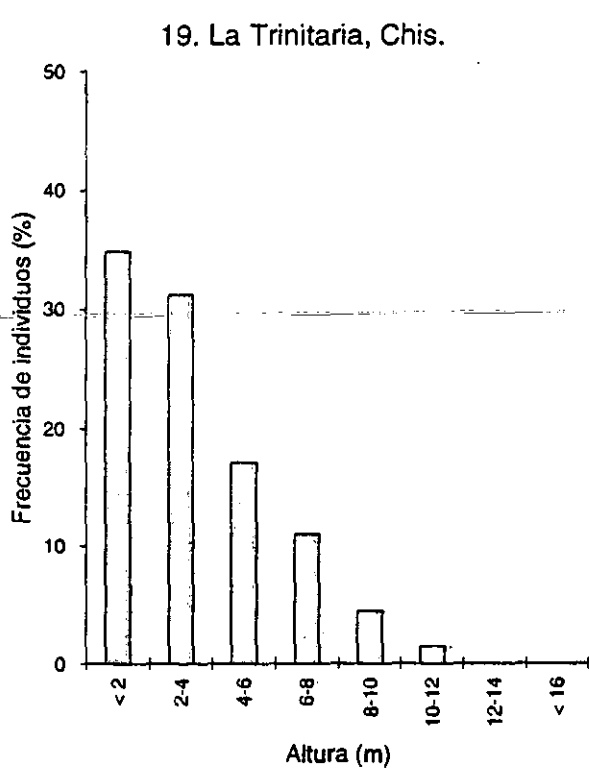
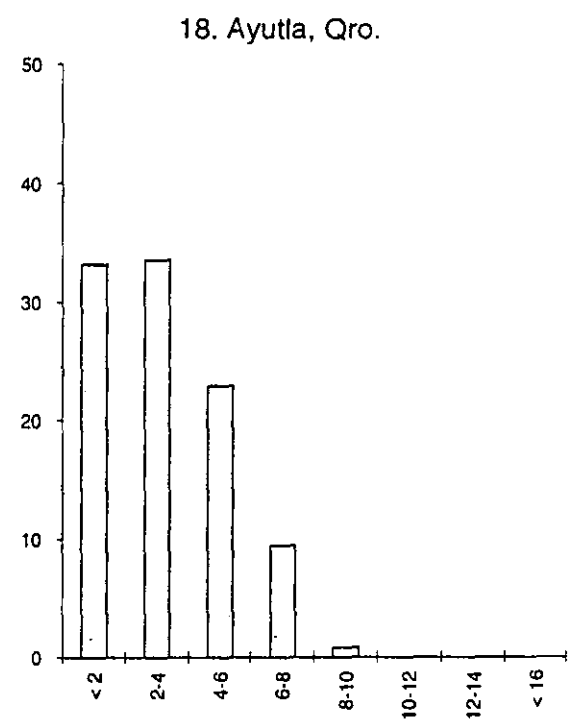
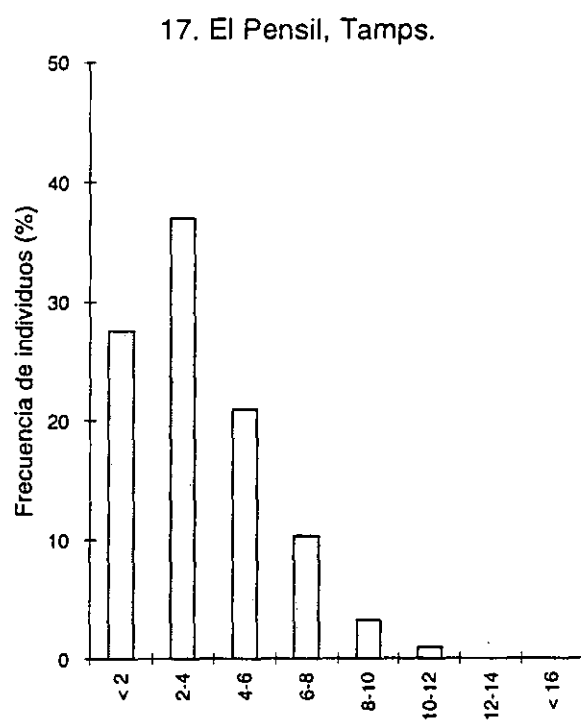


Figura 3.4E. Estructura vertical de los sitios de selva baja caducifolia analizados. Sitios del 17 al 20 (con su clave numérica).

Caleta (5) (Fig. 3.4A), Copalita (6), Tehuantepec (7) (Fig. 3.4B), El Limón (10) (Fig. 3.4C) y Las Flores (16) (Fig. 3.4D) contienen algunos elementos con estaturas mayores a los 14 m.

Si se toma en cuenta a los individuos con DAP mayores a 10 cm, que se podrían considerar como los elementos que en ocasiones son más evidentes en la fisonomía de un bosque de este tipo, las alturas promedio fluctúan alrededor de los 7 m. Los sitios Caleta (5), Copalita (6), Tehuantepec (7) (Figs. 3.4B) y Sayil (20) (Fig. 3.4E) promedian los valores más altos.

Hay ciertas especies con individuos que destacan por su desarrollo y que pueden alcanzar aturas que en ocasiones emergen del dosel, visualmente se distinguen de otros individuos y le dan una característica especial a cada sitio en el que se establecen. La Tabla 3.3 enlista a estas especies y los sitios en los que se les encuentra. En cada sitio se detectó entre 2 y 6 especies emergentes, pero lo más común fue 5. El gremio de árboles emergentes incluye 47 especies. Muchas de estas especies aparecieron en tan sólo un sitio (p. ej. *Zuelania guidonia* (12 m), *Wimmeria confusa* (10 m), *Brosimum alicastrum* (18 m) y *Sideroxylon capiri* (12 m)), o en pocos de ellos (p. ej. *Albizzia occidentalis* (9 m), *Bursera penicillata* (9 m)), mientras que otras imprimen este carácter en muchos de los sitios; entre éstas especies destacan *Conzattia multiflora* (14 m) y *Lysiloma divaricata* (15 m).

### Forma de vida

En las SBC de México se desarrollan distintas formas de vida, desde árboles, arbustos, lianas o bejucos, hasta herbáceas o formas arrosetadas. En este caso se consideraron cuatro formas básicas: árboles, arbustos, lianas y cactus. Aún cuando en estas últimas también pueden distinguirse formas arbóreas, candelabriformes o arbustivas, se le consideró como una sola categoría debido a la fisonomía distintiva que le confieren a los sitios en los que se desarrollan y por el peculiar interés que tienen, ya que cuando el resto de las plantas carece de hojas, estos se vuelven más conspicuos.

El análisis de los datos destaca que en cuanto a número de individuos (abundancia, Fig. 3.5A) representados en los sitios, la forma predominante son los árboles. En sitios como el Alamos (2), Cosalá (3), C. Zináparo (8), Las Flores (16), El Pensil (17), y Trinitaria (19) esto es especialmente evidente. En otros sitios como La Burrera (I), C. Tuxpan (11), C. Zopilote (12) Jocotipac (15) y Sayil (20), destacan una mayor proporción de elementos

Tabla 3.3. Especies de árboles emergentes (con alturas de hasta 16 m) en los sitios de selva baja caducifolia analizadas.

Especie / Sitio	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20
<i>Albizzia occidentalis</i>	x	x																		
<i>Brosimum alicastrum</i>			x																	
<i>Bursera aff simaruba</i>			x				x							x						
<i>Bursera collina</i>		x																		
<i>Bursera excelsa</i>							x													
<i>Bursera fagaroides var. elongata</i>		x																		
<i>Bursera glabrifolia</i>										x										
<i>Bursera lancifolia</i>												x								
<i>Bursera longipes</i>											x	x								
<i>Bursera morelensis</i>												x	x	x	x					
<i>Bursera penicillata</i>		x	x																	
<i>Bursera simaruba</i>																x	x	x	x	x
<i>Bursera xochipalensis</i>											x									
<i>Caesalpinia platyloba</i>					x	x														
<i>Casearia tremula</i>						x														
<i>Ceiba acuminata</i>																				x
<i>Ceiba aesculifolia</i>				x				x		x										
<i>Cephalocereus hopensdettii</i>																x				
<i>Cochlospermum vitifolium</i>			x				x													
<i>Conzattia multiflora</i>									x	x	x	x	x	x	x					
<i>Conzattia sericea</i>			x																	
<i>Cordia eleagnoides</i>					x		x													
<i>Cyrtocarpa procera</i>				x					x			x		x						
<i>Erythrina oliviae</i>									x											
<i>Euphorbia fulva</i>								x												
<i>Ficus cotinifolia</i>																x				
<i>Ficus palmeri</i>	x																			
<i>Ficus pertusa</i>																		x		
<i>Ficus tecolutensis</i>																				x
<i>Heliocarphus terebinthaceus</i>								x												
<i>Heteroforum sp.</i>						x														
<i>Hintonia latiflora</i>												x								
<i>Jacaratia mexicana</i>									x											
<i>Juliana adstringens</i>				x		x	x													
<i>Lonchocarpus longipedunculatus</i>										x										
<i>Lysiloma acapulcensis</i>									x											
<i>Lysiloma divaricata</i>	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x										x
<i>Lysiloma microphylla</i>																x	x			
<i>Neobuxbaumia tetetzo</i>													x							
<i>Pachycereus pecten-aboriginum</i>		x																		
<i>Pachycereus weberi</i>												x		x						
<i>Piscidia piscipula</i>																x				x
<i>Pisonia flavescens</i>	x																			
<i>Plumeria acutifolia</i>	x																			
<i>Sideroxylon capiri</i>											x									
<i>Wimmeria confusa</i>		x																		
<i>Zuelania guidonia</i>																	x			

arbustivos. En promedio ( $\pm$ DE) se encontraron 322 ( $\pm$  80) árboles en 0.1 ha, con variaciones que van de 237 árboles (La Burrera (1)) a 409 (Trinitaria (19)). Los arbustos constituyen la segunda forma de vida más representada, con oscilaciones entre el 12% (El Pensil (17)) y el 57% (Jocotipac (15)). En promedio se censaron 212 ( $\pm$  101 ) arbustos, con variaciones desde 77 en el sitio El Pensil (17) a 382 en el C. Zopilote (12).

Las lianas estuvieron presentes en todos los sitios, pero con representaciones proporcionales en la abundancia 1 en Calipam (13) a 18.5% en las Flores (16). El número promedio de lianas para los sitios fue de 44 ( $\pm$  28), pero el número de individuos con esta forma de vida varía desde 2 en Calipam (13), 16 en Alamos (2), hasta 83 en Cosalá (3) y 102 en el Las Flores (16).

En cuanto a cactáceas, los sitios 13 y 17 son los que presentan en mayor proporción a estos elementos. Sólo el sitio C. Tuxpan (11) no presentó cactus y en los sitios 3 (Cosalá) y 20 (Sayil), la proporción es muy baja. El número de cactus que se pueden encontrar en estas comunidades puede ser hasta de 95 por 1 000 m<sup>2</sup>, como en El Pensil (17).

Desde el punto de vista de la dominancia los árboles constituyen la forma de vida que predomina en todos los sitios, como en Cosalá (3), Jesús María (4), C. Zináparo (8), Las Flores (16) y Sayil (20), en los que cerca del 90% de su cobertura troncal está ocupada por esta forma de vida, mientras que en los sitios Calipam (13), Jocotipac (15) y La Burrera (1) la proporción disminuye (Fig. 3.5B).

En la Figura 3.5C se observa el valor de importancia para cada forma de vida en cada sitio y resulta evidente que en los sitios de estudio por lo menos el 50% del valor de importancia está representado por árboles. A grandes rasgos, la repartición del valor de importancia por formas de vida presenta una imagen muy similar a la de la abundancia. La distinta representación proporcional de las formas de vida cuantificada en cada sitio, contribuye a la variación fisonómica que presentan estas selvas bajas en el país.

### **Composición florística**

Los integrantes florísticos de las selvas bajas caducifolias son predominantemente elementos neotropicales y pertenecen a familias como: Leguminosae, Euphorbiaceae, Burseraceae, Cactaceae, Anacardiaceae, Compositae, Rhamnaceae, Rubiaceae, Bombacaceae y Apocynaceae entre otras, que constituyen un contingente de 21 familias de

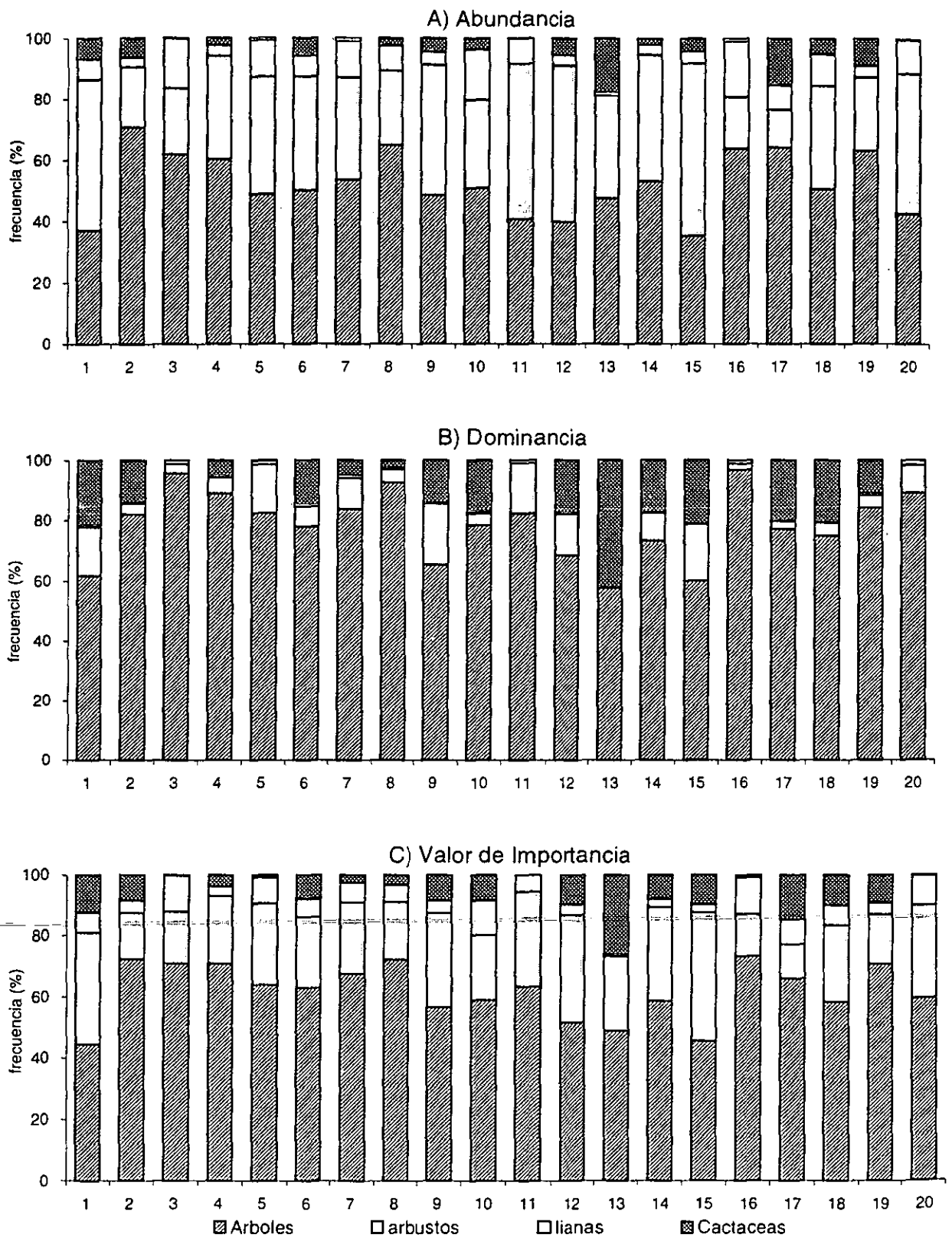


Figura 3.5. Aportación de las diferentes formas de vida (árboles, arbustos, lianas y cactaceas), en la abundancia (A), dominancia (B) y valor de importancia en los 20 sitios de selva baja caducifolia en México.

mejor representación fisonómica. Las cinco familias mejor representadas en todos los sitios, de acuerdo al valor de importancia total que suman las especies que pertenecen a estas familias, constituyen un grupo de 21 (Tabla 3.4). De estas las Leguminosae son el grupo predominante. Estas se ubicaron entre las cinco más importantes en todos los sitios. A este grupo siguieron las Burseraceae y las Euphorbiaceae las cuales aparecieron entre las primeras cinco en 17 de los 20 sitios. La predominancia de éstas es más evidente en los sitios más secos, como sucede en los sitios C. Zopilote (12), Calipam (13), Cuicatlán (14) y Jocotipac (15) para el caso de las primeras y los sitios Las Flores (16) y El Pensil (17) en el caso de las segundas. Las Cactaceae aparecieron entre las cinco más importantes en 12 de los sitios, y las Anacardiaceae en seis de ellos. El resto de las familias se evidenciaron como más importantes en apenas 1-4 de los sitios, y lo más común es que una familia dada aparezca entre las más importantes en un sólo sitio (p. ej. 50% de los casos)

Los datos muestran que al considerar las cinco familias más importantes, estas contienen a las especies que representan un porcentaje del valor de importancia muy alto de la comunidad, que varía entre 48 y el 80% del total del sitio. En algunos casos la abundancia de especies por familia puede ser muy bajo y aún así contribuir con valores altos en el valor de importancia de una muestra, como sucede en el caso de las Bombacaceae las cuales por lo general, aunque con una (o dos) especie(s), alcanzan los primeros lugares de importancia en cuatro de las 20 selvas analizadas.

Por otra parte, el análisis de los datos (Tabla 3.4) muestra que las familias que integran la composición predominante de las selvas bajas caducifolias en México son consistentes, y aún cuando en algunos casos la familia no esté dentro de los primeros lugares en el valor de importancia sí está presente en el sitio.

La Figura 3.6 muestra en detalle las 10 especies más importantes (de acuerdo al valor de importancia, VI) para cada uno de los sitios muestreados. En todos los casos, con la excepción notable de Sayil (20) y Caleta (5), se percibe una tendencia en la cual son solamente unas cuantas especies (1 a 3), que tienen el VI mayor, las que sobresalen de las subsecuentes. Por lo general, la suma del valor de importancia para las primeras 10 especies de cada sitio aporta una fracción considerable del VI total del conjunto de las especies, oscilando cerca del 35%, como en el caso de Caleta (5) (Fig. 3.6B), Infiernillo (9) (Fig. 3.6C), C. Zopilote (12) (Fig. 3.6C) y Sayil (20) (Fig. 3.6E), hasta casos como Alamos (2) (Fig. 3.6A), C. Zináparo (8) (Fig. 3.6B), Calipam (13) (Fig. 3.6D) y El Pensil (17) (Fig.

Tabla 3.4. Valor de importancia \* de las cinco familias más importantes en cada sitio de las SBC analizadas. El número entre paréntesis representa el número de especies de cada familia en el sitio.

Familia \ Sitio	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20
Anacardiaceae	+		+	6(2)	+	+			4(4)	+	7(3)	8(4)	4(2)	+	3(2)					+
Apocynaceae	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+		+	+		+	+	9(3)	+
Bignoniaceae	5(2)	+	+		+	5(6)	+	+	+	+						+	+	+	+	7(5)
Bombacaceae		+	7(2)	+	+	+	+	+	+	+	+	+	3(1)	+	+	+	7(1)	5(1)	+	+
Boraginaceae					+	+	9(4)	+	+	+		+		+	+	+	+	+	+	+
Burseraceae	+	16(5)	12(6)	11(5)	4(4)	9(5)	10(6)	12(4)	6(9)	11(10)	15(7)	21(12)	36(4)	17(9)	28(5)	+	+	7(2)	9(2)	11(1)
Cactaceae	12(3)	8(3)	+	+	+	8(2)	+	+	8(8)	8(2)		10(7)	26(5)	8(8)	10(5)	+	15(2)	10(5)	9(3)	+
Celastraceae	+	10(1)	+	+	+						+	+			+			+	+	
Compositae	+	+	+	+	+	+	+	7(4)	+	+	+	+	+	+	+		+	+	+	+
Erithroxylaceae		+		+	+	+	+		+		5(1)	+		+	+					+
Euphorbiaceae	16(9)	12(5)	7(8)	11(8)	7(6)	17(9)	12(5)	9(3)	11(10)	10(6)	+	14(9)	+	10(8)	18(8)	22(8)	21(9)	11(8)	15(8)	+
Julianiaceae				+	+	+	+		+	8(1)		+		+	+					+
Leguminosae	25(9)	29(9)	27(14)	30(15)	22(23)	17(21)	22(16)	17(8)	31(27)	29(15)	16(20)	14(20)	11(6)	16(17)	16(15)	11(6)	13(6)	18(12)	8(6)	28(17)
Liliaceae												+		4(1)		16(1)	12(1)			
Malpighiaceae		+	+	+	+	+	+		+	+	+	+		+	+	+	+		+	6(3)
Moraceae	+		9(3)		+	+	+			+	+			+	+	6(2)	+	+	+	+
Nyctaginaceae	+		+		3	+	+		+		+					+	+		+	+
Rhamnaceae	4(3)	+	+	7(2)	+	+	+	+	+		+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
Rubiaceae	+	+	+	+	13(6)	+	+	+	+	+	+	+		+	+	8(4)	+	+	+	+
Sapindaceae	+		+	+	+		11(2)		+	+	5(1)					+	+	+		4(3)
Tiliaceae		+		+	+	+		16(1)	+		+							+		+
<b>Total V.I.</b>	<b>62</b>	<b>77</b>	<b>62</b>	<b>65</b>	<b>49</b>	<b>55</b>	<b>63</b>	<b>62</b>	<b>60</b>	<b>65</b>	<b>48</b>	<b>67</b>	<b>80</b>	<b>55</b>	<b>74</b>	<b>63</b>	<b>67</b>	<b>51</b>	<b>51</b>	<b>56</b>
	(26)	(23)	(33)	(32)	(44)	(43)	(33)	(20)	(58)	(38)	(32)	(52)	(18)	(43)	(35)	(21)	(19)	(28)	(22)	(29)

\* Nota: El valor de importancia está escalado al 100% para hacer más clara su representación. El símbolo + indica la existencia de la familia en la muestra de cada sitio.

3.6E) en los cuales la suma de las 10 primeras especies rebasa el 60 %.

A nivel específico la gran amplitud en la distribución geográfica de las SBC contribuye a la gran variación en la composición florística de los sitios analizados. Sin embargo, hay especies como *Lysiloma divaricata* que tiene una distribución amplia, además se constituye como una especie importante en la mayoría de sitios de este tipo de selvas (Fig. 3.6). Otras especies como *Euphorbia schlechtendalii*, *Juliana adstringens*, *Plumeria rubra f. acutifolia*, *Pseudobombax ellipticum*, *Haematoxylon brasiletto*, *Comocladia engleriana*, *Ficus cotinifolia*, *Cyrtocarpa procera*, *Ceiba aesculifolia*, *C. parvifolia*, *Bursera simaruba*, *Erythroxylum compactum*, *Apoplanesia paniculata* y *Conzattia multiflora*, son algunas de las que frecuentemente se establecen como especies prevalentes en selvas de este tipo (Fig. 3.6).

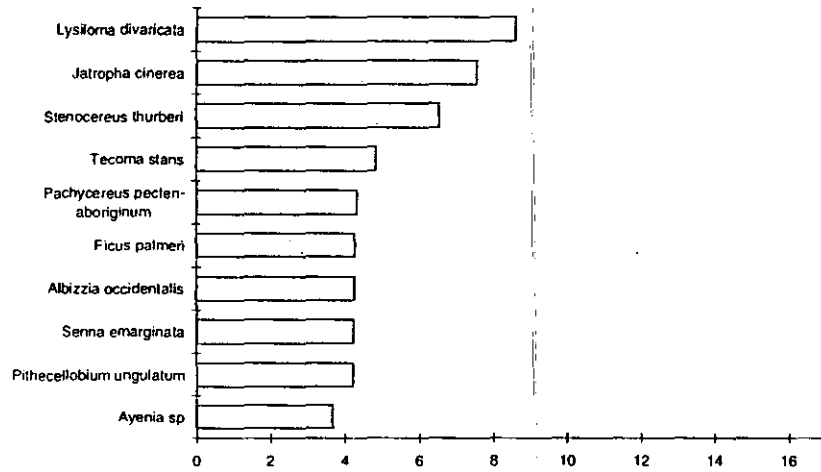
En contraste, algunas especies pueden tener una distribución más restringida pero aún así contribuir con valores altos a la estructura y composición de un sitio dado. Ejemplos de este tipo son *Albizzia occidentalis*, *Brongniartia alamosanus*, *Bursera fragilis*, *B. collina* (Fig. 3.6A), *Heliocarpus terebinthaceus*, *Viguiera quinqueradiata* (Fig. 3.6B), *Bursera longipes*, *B. xochipalensis*, *Neobuxbaumia mezcalaensis*, *Plocosperma buxifolium* (Fig. 3.6C), *Jatropha neopauciflora*, *Beaucarnea inermis* (Fig. 3.6D) y *Lonchocarpus xuul* (Fig. 3.6E). Otras especies alcanzan valores de importancia altos en un sitio, pero no son de los elementos más importantes en otros sitios analizados. En este grupo de especies se encontraron *Senna emarginata*, *Tecoma stans*, *Pachycereus pecten-aboriginum*, *Bursera copallifera* (Fig. 3.6A), *Haematoxylum brasiletto*, *Tabebuia impetiginosa*, *Euphorbia schlechtendalii*, *Juliana adstringens*, *Bursera bippinta* (Fig. 3.6B), *Ceiba aesculifolia*, *C. parvifolia*, *Apoplanesia paniculata*, *B. morelensis* (Fig. 3.6C), *Bursera schlechtendalii*, *B. submoniliformis*, *B. simaruba* (Fig. 3.6D) y *Pseudobombax ellipticum*, *Bernardia mexicana* (Fig. 3.6E).

Los valores de importancia más altos pueden ser ocupados por las diferentes formas de vida que integran a las selvas bajas, desde árboles como *Cyrtocarpa procera*, *Ceiba parvifolia*, *Cordia eleagnoides* y *Erythrina oliviae*; formas arbustivas como varias especies de *Croton*, *Erythroxylum* y *Acacia*; trepadoras o lianas como *Cydista diversifolia*, y cactáceas como *Pachycereus pecten-aboriginum* y *Neobuxbaumia mezcalaensis*.

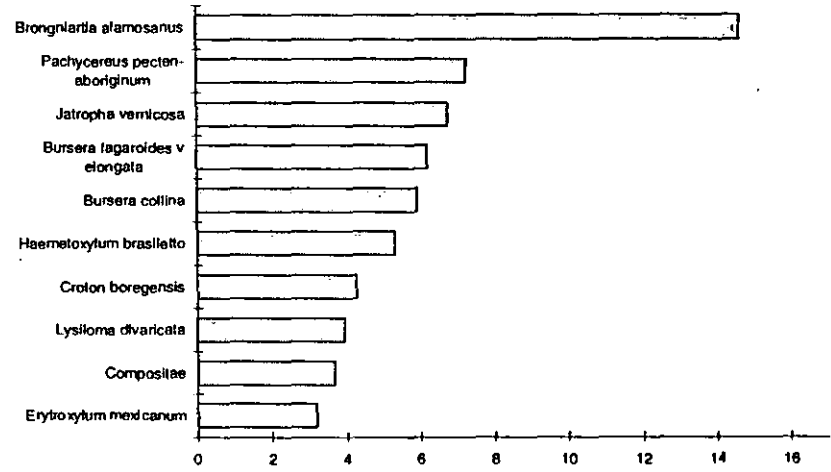
Otra característica importante en la estructura de las comunidades es el arreglo que presentan en cuanto a la distribución de los individuos entre las diferentes especies que las



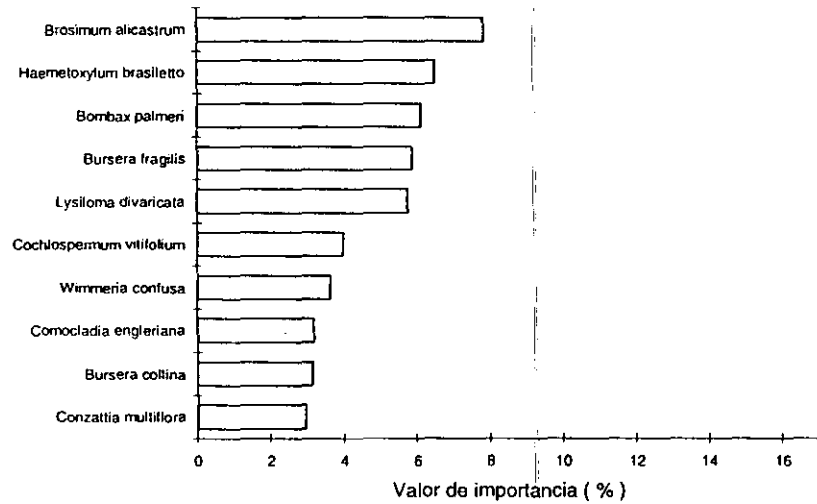
1. La Burrera, BCS



2. Alamos, Son.



3. Cosalá, Sin.



4. Jesus María, Nay.

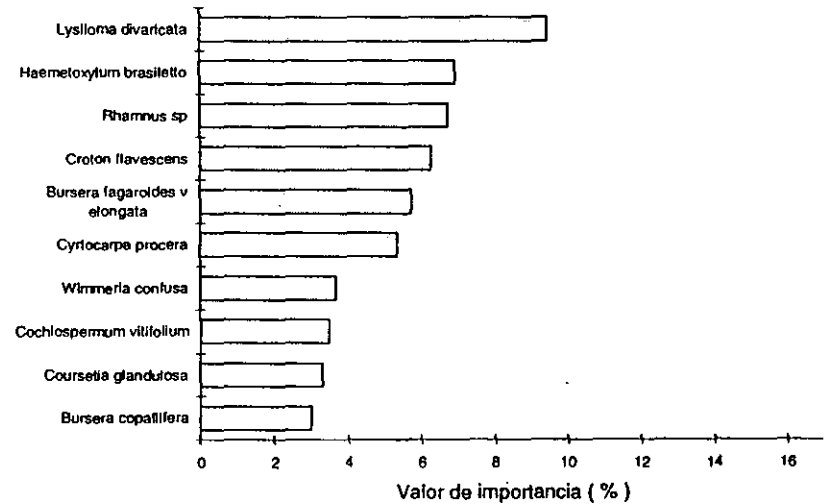
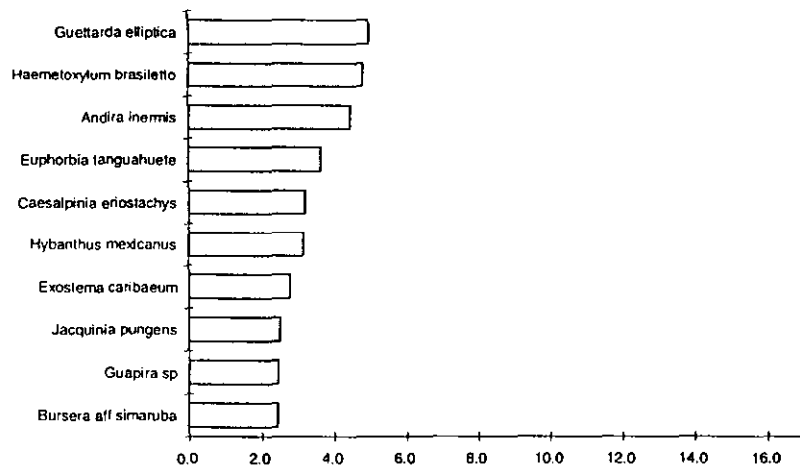
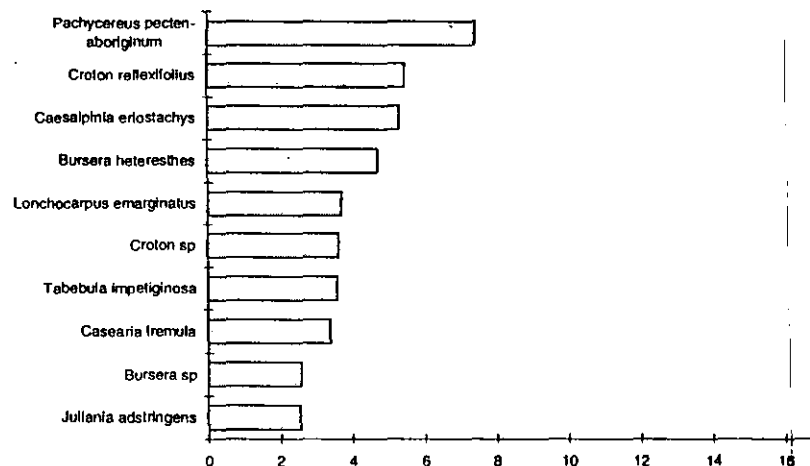


Figura 3.6A. Las 10 especies más importantes, con base en el valor de importancia, en sitios estudiados de selva baja caducifolia en México. Sitios del 1 al 4 (con clave numérica).

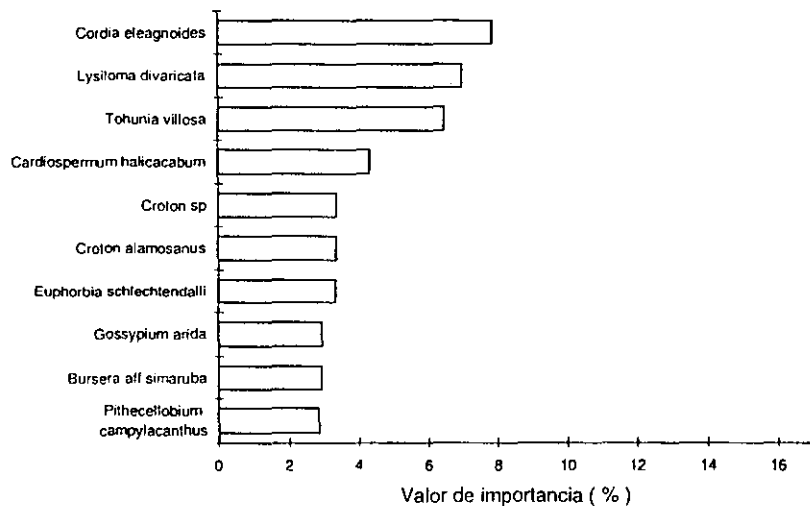
## 5. Caleta, Mich.



## 6. Copalita, Oax.



## 7. Tehuantepec, Oax.



## 8. C. Zináparo, Mich.

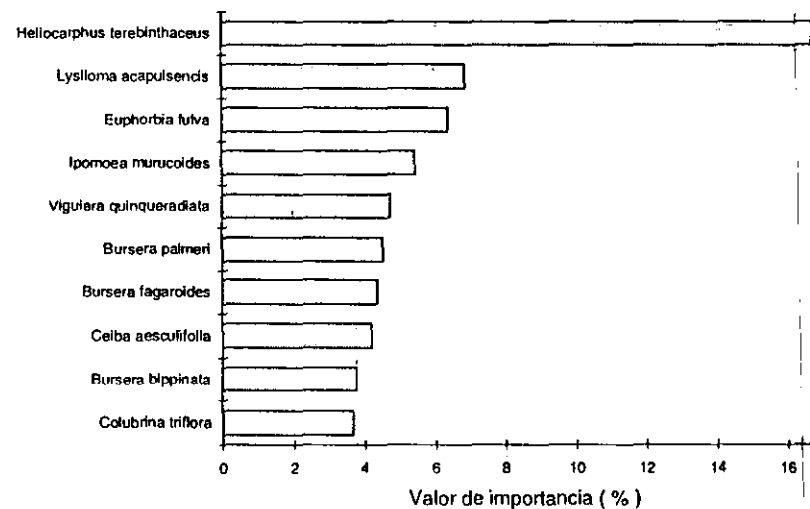


Figura 3.6B. Las 10 especies más importantes, con base en el valor de importancia, en sitios estudiados de selva baja caducifolia en México. Sitios del 5 al 8 (con clave numérica).

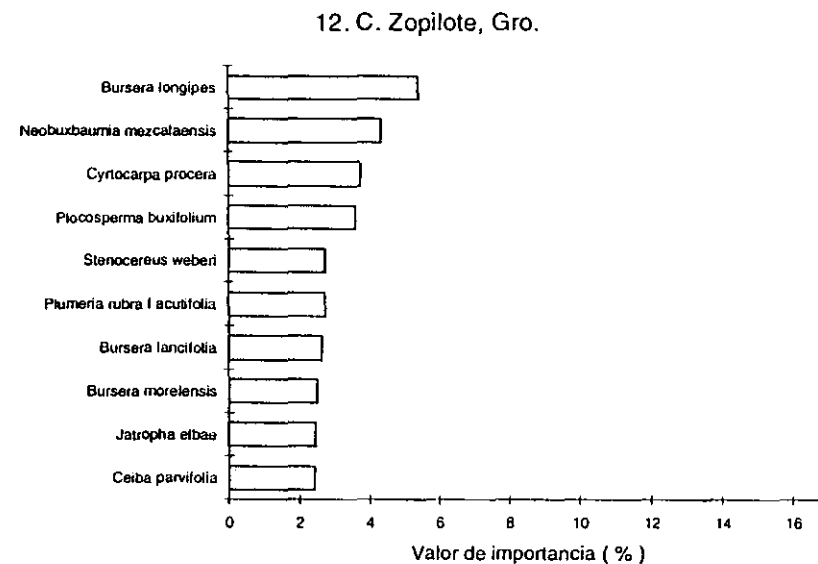
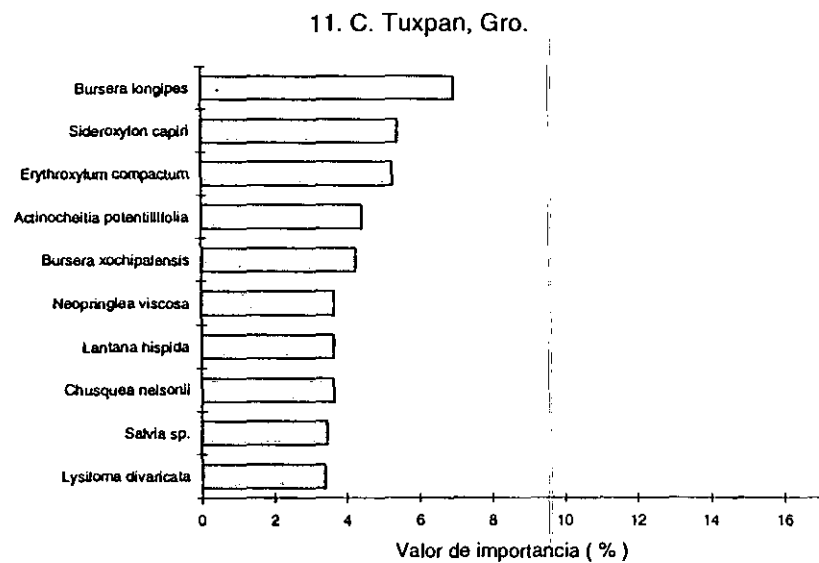
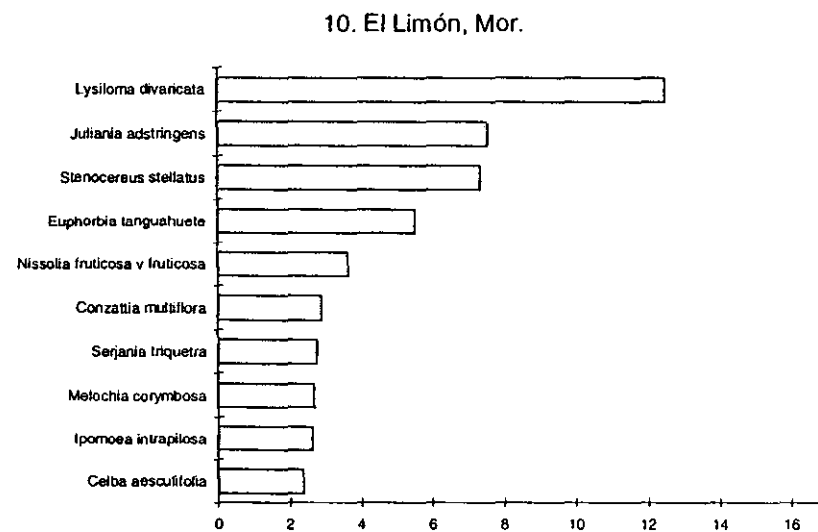
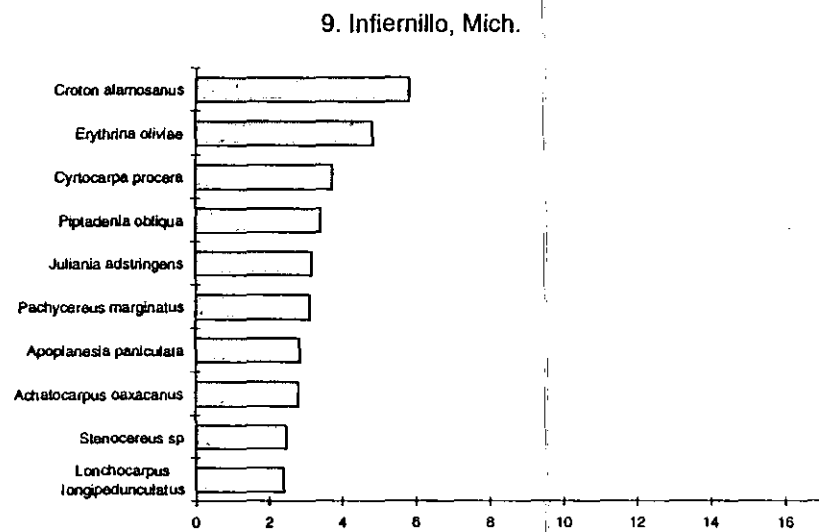
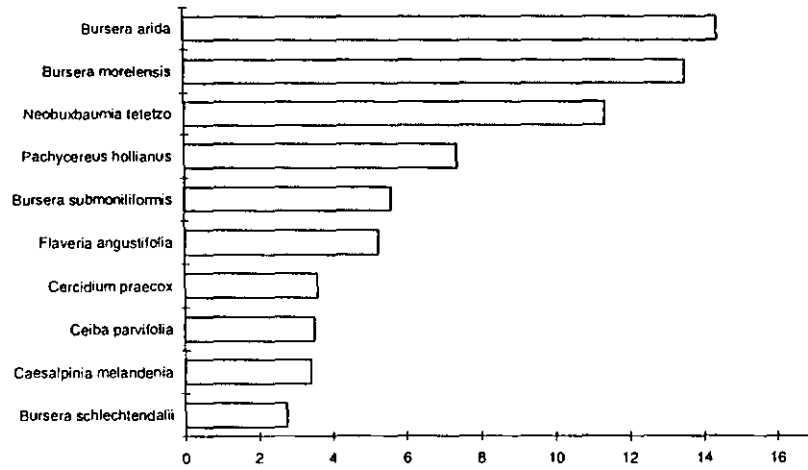
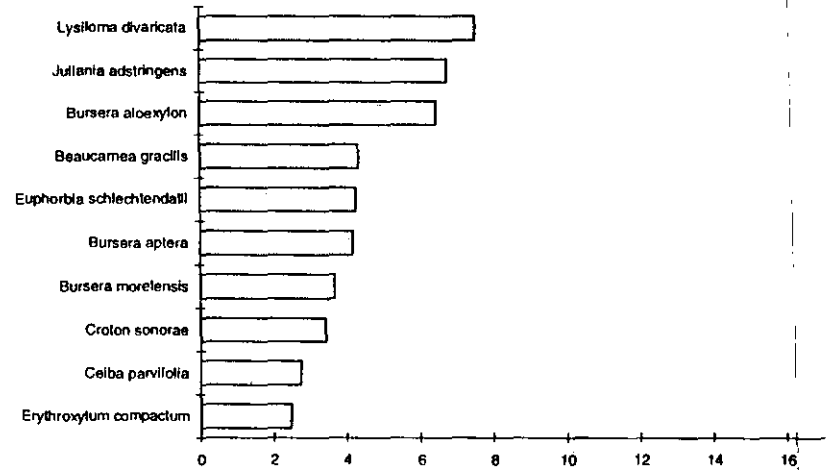


Figura 3.6C. Las 10 especies más importantes, con base en el valor de importancia, en sitios estudiados de selva baja caducifolia en México. Sitios del 9 al 12 (con clave numérica).

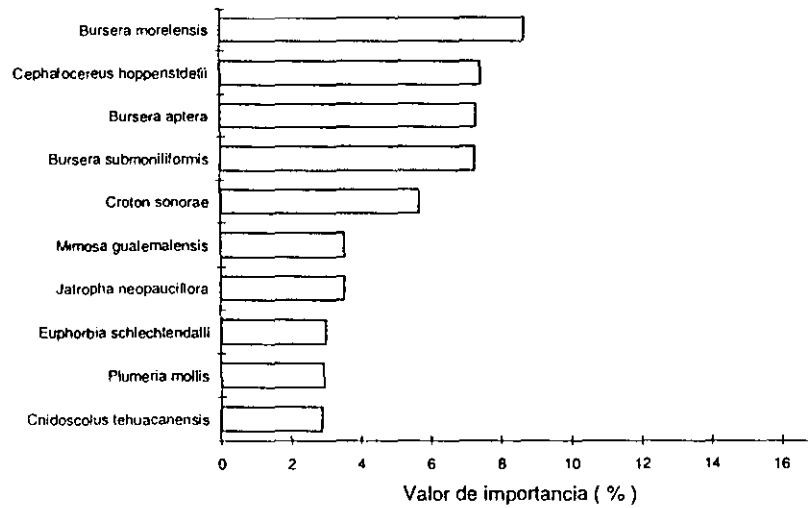
13. Calipam, Pue.



14. Cuicatlán, Oax.



15. Jocotipac, Oax.



16. Las Flores, Tamps.

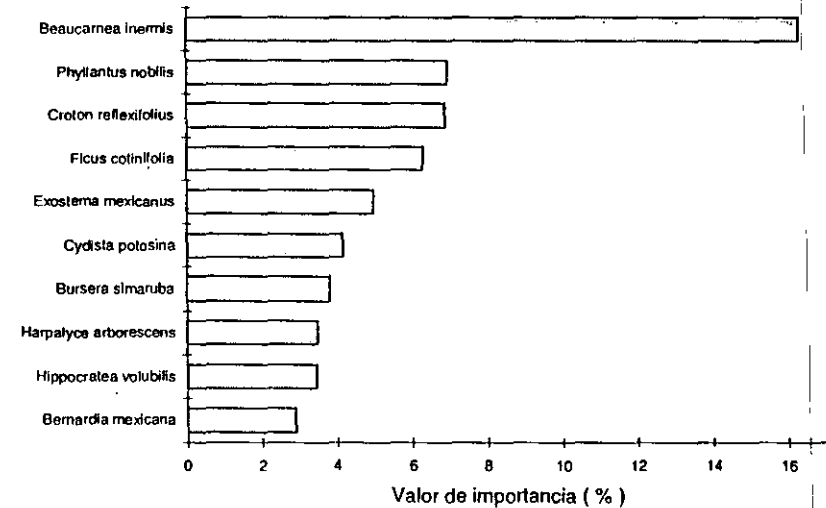
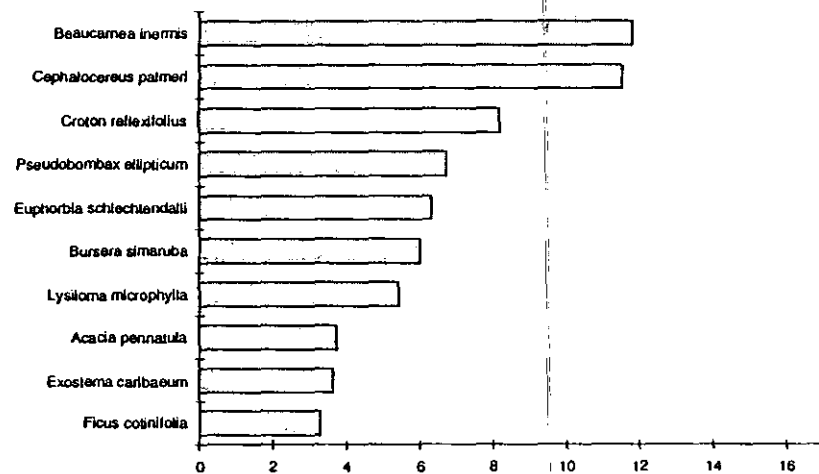
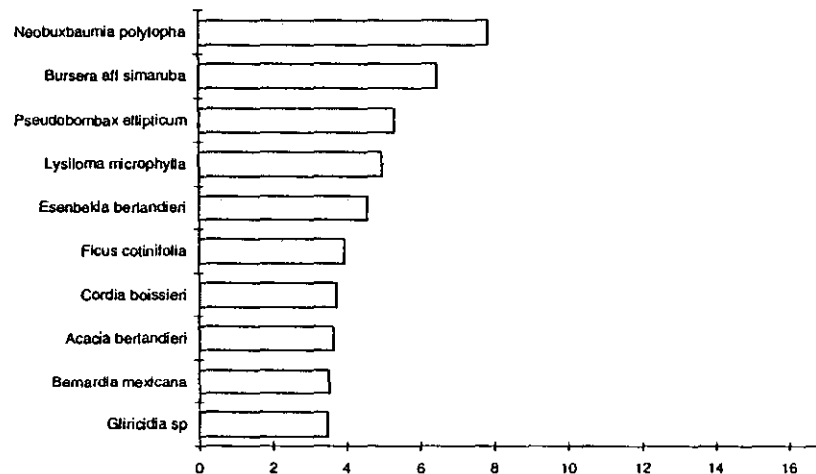


Figura 3.6D. Las 10 especies más importantes, con base en el valor de importancia, en sitios estudiados de selva baja caducifolia en México. Sitios del 13 al 16 (con clave numérica).

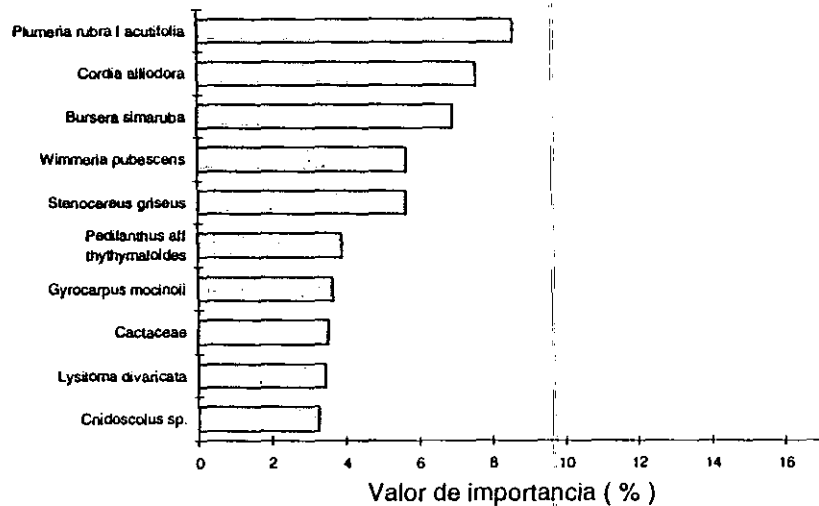
17. El Pensil, Tamps.



18. Ayutla, Gro.



19. La Trinitaria, Chis.



20. Sayil, Yuc.

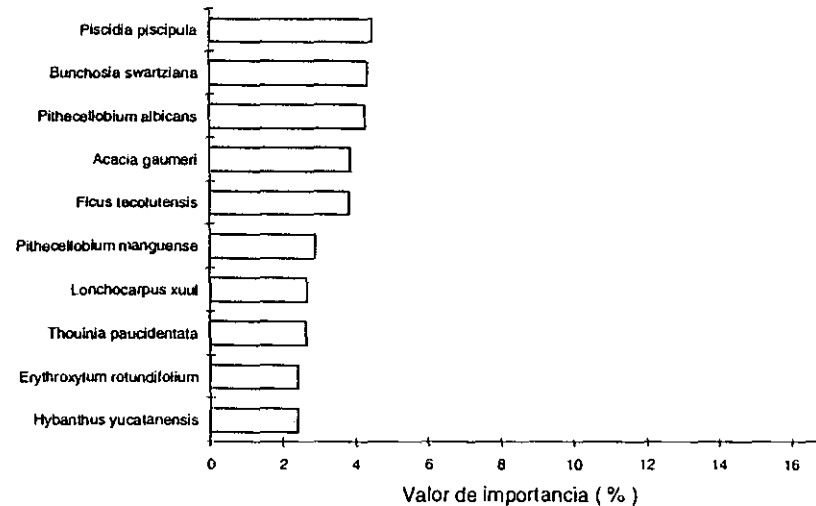


Figura 3.6E. Las 10 especies más importantes, con base en el valor de importancia, en sitios estudiados de selva baja caducifolia en México. Sitios del 17 al 20 (con clave numérica).

constituyen; esto es la abundancia de los individuos por especie. El patrón que se distingue en el caso de las selvas analizadas es que muchas especies están representadas por un sólo individuo y hay una tendencia a que el número de especies que contienen un número alto de individuos sea poco frecuente (Fig. 3.7). Con la excepción del sitio 13 (Calipam), en el cual el pico de individuos por especie es ocho (Fig. 3.7B). Por lo general el patrón de distribución de abundancias es descendente y se destaca que son muy pocas las especies (p. ej., una proporción de  $\leq 5\%$ ) que están en el rango de entre 32 y 64 individuos por especie. Estas características se relacionan con la notable magnitud de la diversidad florística de las selvas analizadas, destacable por una baja relación de individuos por especie. De hecho, el 50% de las especies están representadas por uno o dos individuos, el 70% por 4 ó menos y el número promedio de individuos por especie es de alrededor de ocho pero con DE de 10.

Las curvas especie-área de los sitios muestreados (Fig. 3.8) indica que en algunos sitios como Caleta (5), C. Zopilote (9) y Copalita (6) al aumentar el área de muestreo, y hasta alcanzar los 1 000 m<sup>2</sup>, siguen apareciendo especies, si bien el incremento es generalmente gradual. En algunos otros casos como en los sitios C. Zináparo (8), Alamos (2) y Calipam (13) la curva parece estar muy cerca de la asintota. En global, si bien las curvas sugieren que en la mayoría de los sitios el esfuerzo de muestreo florístico parecería ser incompleto, se percibe que al nivel (alfa) analizado, con excepción de los casos mencionados, las curvas no están muy lejos de la saturación.

### **Un bosque tropical seco estacional “promedio”**

Se ha mencionado ya la gran variación que presentan las SBC en México, en lo referente a la distribución geográfica, en altitud, en condiciones de humedad y temperatura, en el tipo de clima y el sustrato edáfico. La combinación de todos estos factores da como resultado la gran variación fisonómica en estas selvas que se ha descrito anteriormente. Si se promedian las características estructurales de los 20 sitios analizados se obtiene una condición promedio que definiría a un bosque tropical seco estacional “típico” de México, a la escala de 0.1 ha. En dicha área de una SBC se podrían encontrar alrededor de 582 ( $\pm 132$ ) individuos con un DAP  $\geq$  a 1 cm; 360 ( $\pm 80$ ) individuos con DAP  $\geq$  2.5 cm, 116 ( $\pm 32$ ) individuos de DAP  $\geq$  a 10 cm y 11 ( $\pm 6$ ) con DAP  $\geq$  30 cm. El área basal promedio de una SBC es de 5.6 m<sup>2</sup>/0.1 ha ( $\pm 1.8$ ), equivalente a 0.56% del terreno.

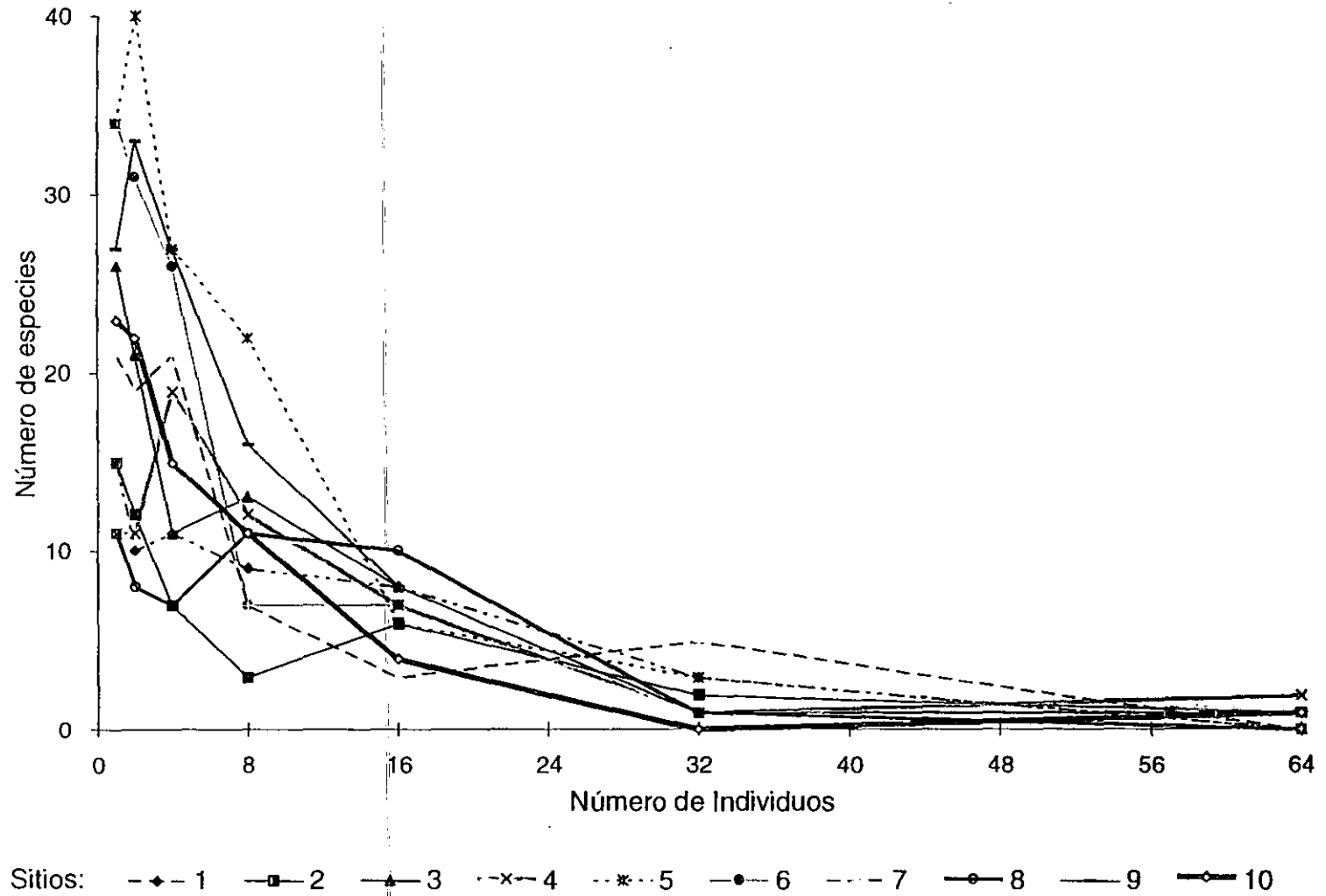


Figura 3.7A. Relación del número de individuos por especie en los sitios analizados de selva baja caducifolia en México. Sitios del 1 al 10 (con clave numérica).

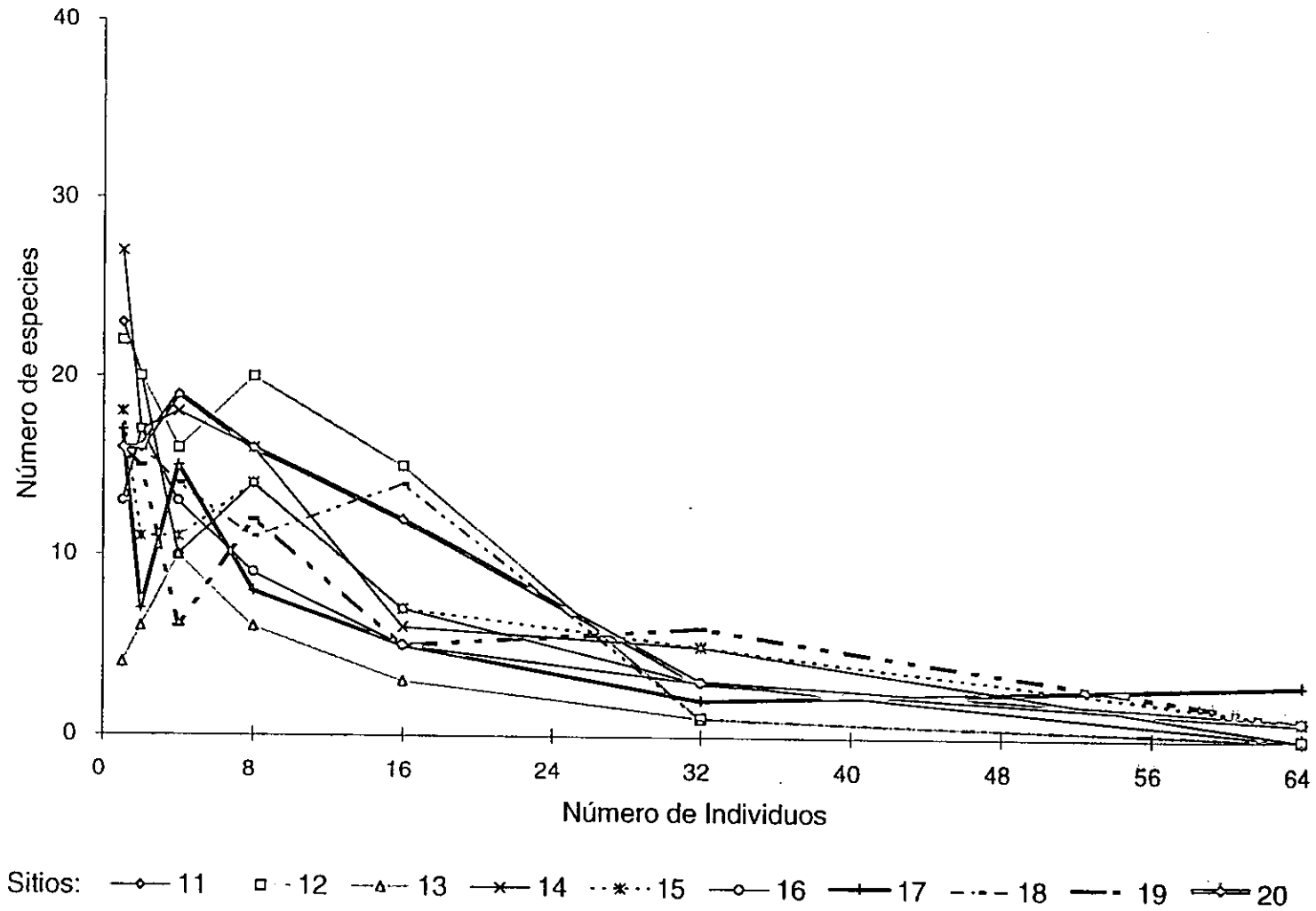


Figura 3.7B. Relación del número de individuos por especie en los sitios analizados de selva baja caducifolia en México. Sitios del 11 al 20 (con clave numérica).



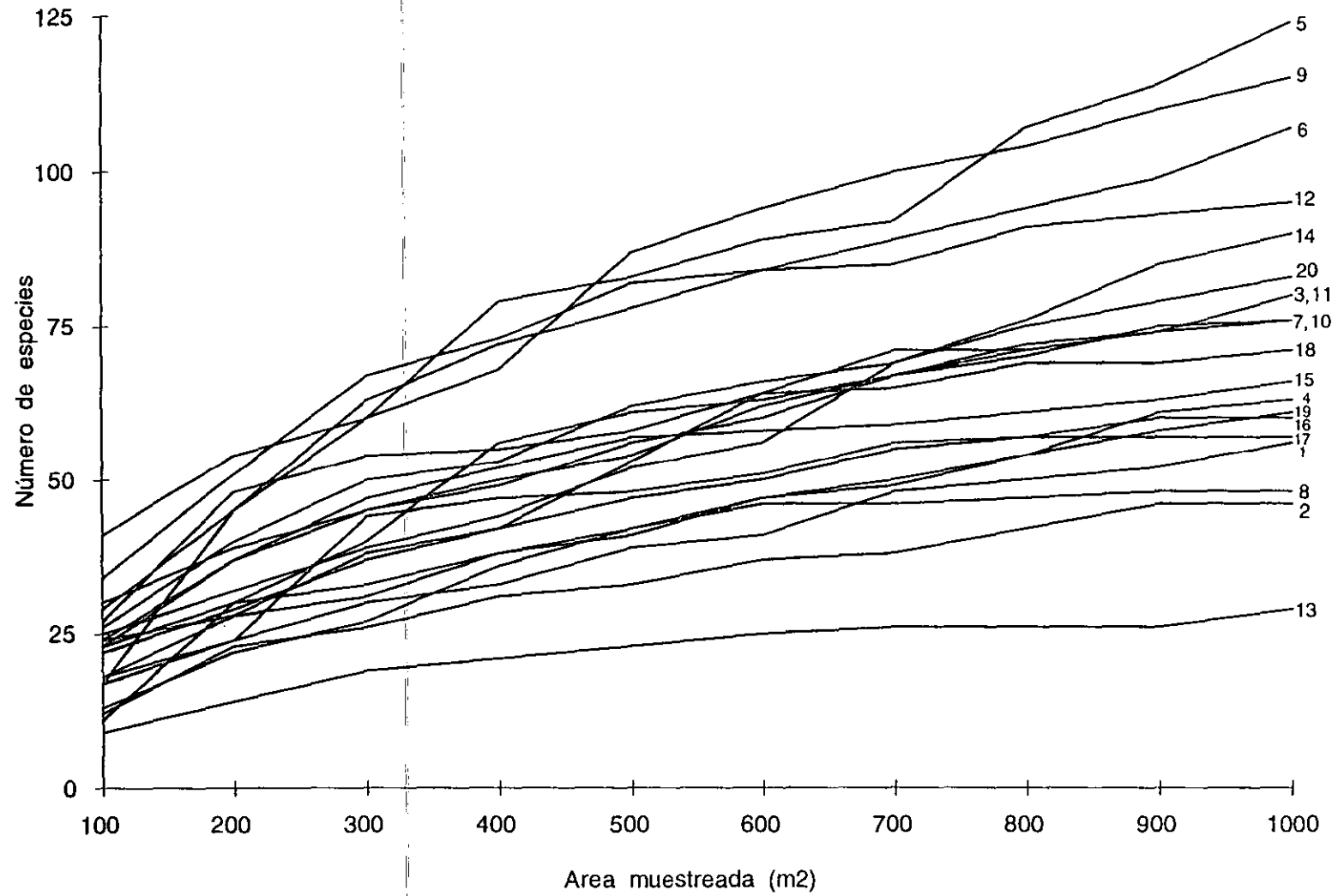


Figura 3.8. Relación especies/área en los 20 sitios analizados de selva baja caducifolia en México. El número indica la clave del sitio.

En cuanto a las alturas, predominarían las plantas menores de 4 m (65%), seguidas de las de talla intermedia, de 4 a 8 m (31%), y una fracción minoritaria de árboles altos entre 8 y 12 m (3%) y unos pocos emergentes con estaturas mayores a los 12 m y un máximo de 16 m.

Las formas de vida que caracterizan a las SBC son en cuanto a la abundancia de individuos, los árboles (52%) y los arbustos (35%); las lianas y cactos constituyen los biotopos secundarios (8 y 5% respectivamente). En dominancia (área basal) los árboles ocuparían la mayor proporción, con un 78%, al igual que en el valor de importancia, con un valor medio de 62% ( $\pm 9$ ), seguidos por los arbustos con 25%, las lianas y los cactos con 6 y 7% respectivamente.

### La estructura y el ambiente

Al hacer correlaciones directas entre los parámetros estructurales y algunos factores climáticos, se encontró que en muchos casos parece no haber una relación aparente (Tabla 3.5). Por ejemplo, la densidad de individuos en los sitios estudiados no se correlaciona significativamente con la altitud, la precipitación total anual, la temperatura media o el número de meses húmedos mayores a 100 mm ( $P < 0.05$  en todos los casos); sólo para el caso de los individuos con un DAP  $\geq 30$  cm la densidad tiende a incrementarse conforme la lluvia es mayor ( $r = 0.66$ ,  $p < 0.05$ ). En el caso de la altura promedio de los árboles con DAP  $\geq 10$  cm, la correlación indica que al ascender en altitud la estatura tiende a disminuir ( $r = -0.68$ ,  $p < 0.05$ ) y al aumentar la temperatura y el número de meses húmedos la estatura tiende a ser mayor ( $r = 0.61$  y  $0.69$ , respectivamente;  $P < 0.05$ ). La proporción de formas de vida de estas selvas parece estar influida por algunos de estos parámetros. Por ejemplo, hay una tendencia a incrementar la proporción de árboles y lianas ( $r = 0.67$  y  $0.64$ ,  $p < 0.05$ ) y a disminuir la de los arbustos al aumentar la cantidad de lluvia y el cociente P/T ( $r = -0.65$ ), así como a incrementar la proporción de cactáceas al disminuir el número de meses húmedos ( $r = -0.67$ ,  $P < 0.05$ ).

Tabla 3.4. Valor de importancia \* de las cinco familias más importantes en cada sitio de las SBC analizadas. El número entre paréntesis representa el número de especies de cada familia en el sitio.

Familia \ Sitio	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20
Anacardiaceae	+		+	6(2)	+	+			4(4)	+	7(3)	8(4)	4(2)	+	3(2)					+
Apocynaceae	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+		+	+		+	+	9(3)	+
Bignoniaceae	5(2)	+	+		+	5(6)	+	+	+	+						+	+	+	+	7(5)
Bombacaceae		+	7(2)	+	+	+	+	+	+	+	+	+	3(1)	+	+	+	7(1)	5(1)	+	+
Boraginaceae					+	+	9(4)	+	+	+		+		+	+	+	+	+	+	+
Burseraceae	+	16(5)	12(6)	11(5)	4(4)	9(5)	10(6)	12(4)	6(9)	11(10)	15(7)	21(12)	36(4)	17(9)	28(5)	+	+	7(2)	9(2)	11(1)
Cactaceae	12(3)	8(3)	+	+	+	8(2)	+	+	8(8)	8(2)		10(7)	26(5)	8(8)	10(5)	+	15(2)	10(5)	9(3)	+
Celastraceae	+	10(1)	+	+	+						+	+			+			+	+	
Compositae	+	+	+	+	+	+	+	7(4)	+	+	+	+	+	+	+		+	+	+	+
Erithroxylaceae		+		+	+	+	+				5(1)	+		+	+					+
Euphorbiaceae	16(9)	12(5)	7(8)	11(8)	7(6)	17(9)	12(5)	9(3)	11(10)	10(6)	+	14(9)	+	10(8)	18(8)	22(8)	21(9)	11(8)	15(8)	+
Julianiaceae				+	+	+	+		+	8(1)		+		+	+					+
Leguminosae	25(9)	29(9)	27(14)	30(15)	22(23)	17(21)	22(16)	17(8)	31(27)	29(15)	16(20)	14(20)	11(6)	16(17)	16(15)	11(6)	13(6)	18(12)	8(6)	28(17)
Liliaceae												+		4(1)		16(1)	12(1)			
Malpighiaceae		+	+	+	+	+	+		+	+	+	+		+	+	+	+		+	6(3)
Moraceae	+		9(3)		+	+	+			+	+			+	+	6(2)	+	+	+	+
Nyctaginaceae	+		+		3	+	+		+		+					+	+		+	+
Rhamnaceae	4(3)	+	+	7(2)	+	+	+	+	+		+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
Rubiaceae	+	+	+	+	13(6)	+	+	+	+	+	+	+		+	+	8(4)	+	+	+	+
Sapindaceae	+		+	+	+		11(2)		+	+	5(1)					+	+	+		4(3)
Tiliaceae		+		+	+	+		16(1)	+		+								+	+
<b>Total V.I.</b>	<b>62</b> (26)	<b>77</b> (23)	<b>62</b> (33)	<b>65</b> (32)	<b>49</b> (44)	<b>55</b> (43)	<b>63</b> (33)	<b>62</b> (20)	<b>60</b> (58)	<b>65</b> (38)	<b>48</b> (32)	<b>67</b> (52)	<b>80</b> (18)	<b>55</b> (43)	<b>74</b> (35)	<b>63</b> (21)	<b>67</b> (19)	<b>51</b> (28)	<b>51</b> (22)	<b>56</b> (29)

\* Nota: El valor de importancia está escalado al 100% para hacer más clara su representación. El símbolo + indica la existencia de la familia en la muestra de cada sitio.

## DISCUSIÓN

Basados en el reconocimiento de la relación que existe entre el establecimiento de las comunidades vegetales y las condiciones físicas en las que se desarrollan (Pianka, 1982), varios autores tradicionalmente han utilizado los elementos del clima para delimitar grandes formaciones vegetales o para relacionarlo con las formas biológicas presentes en la vegetación (Cain, 1950; Beard, 1955; Holdridge, 1967). En el caso de las selvas bajas caducifolias, las condiciones climáticas en las que se establecen, los hacen únicos ya que se reflejan claramente en su fenología: la estacionalidad del follaje, reservas e incluso de la fauna que puede estar asociada a la distribución de la lluvia, con dos temporadas bien marcadas (Bullock *et al.*, 1995). Murphy y Lugo (1995) definen que estas selvas bajas están determinados primeramente en su distribución y su fisonomía, por sus condiciones climáticas.

De acuerdo a Medina (1995) los parámetros estructurales de la comunidad (altura, densidad y cobertura) se pueden ver modificados conforme cambian los gradientes de las variables climáticas. Sin embargo, aún cuando esta correlación no es tan directa, es posible encontrar algunas tendencias en la estructura de las SBC con respecto al ambiente. De acuerdo a los resultados, la presencia de individuos con  $DAP \geq 30$  cm se incrementa en áreas donde la precipitación es mayor. La altitud se relaciona con la altura de los árboles que se encuentran en las SBC, ya que va ligada con las condiciones térmicas en las que se desarrollan, así en zonas más cálidas y húmedas los árboles serán más altos. El incremento en la proporción de formas de vida como los árboles y las lianas, se relaciona con sitios con más lluvia; así mismo la presencia de cactáceas será mayor en los sitios en donde la aridez se acentúa.

Los resultados de los análisis de las SBC en México muestran que los componentes arbóreos son los elementos dominantes de este tipo de selvas. No obstante, los elementos arbustivos constituyen una proporción muy importante en la composición de la estructura de la comunidad; de hecho cuando los individuos con diámetros menores a 2.5 cm no son cuantificados, prácticamente no se considera a la mitad de los componentes de la comunidad. Si sólo se toma en cuenta a aquellos con diámetros superiores a los 10 cm únicamente se considera al 20% de los elementos. Además, lo anterior elimina el tomar en cuenta familias de plantas arbustivas y herbáceas que son frecuentemente de muchas

especies y de distribución restringida a pequeñas áreas y florísticamente distintas a las del dosel superior (Gentry y Emmons, 1987).

Las influencias que ejercen las condiciones climáticas, así como la heterogeneidad del terreno en las que se desarrollan las SBC, favorecen el establecimiento de especies con requerimientos específicos, por lo que es común encontrar especies representadas por un sólo individuo (para más detalles ver Fig. 4.1). Lo anterior se relaciona con el argumento de que especies que son comunes son generalistas y muchas especies raras a nivel local son especialistas (Hubbell y Foster, 1986). Esto se refleja en la estructura de la comunidad, en donde sólo algunas especies de las SBC tienen valores de importancia altos y muchos de los componentes aparecen con frecuencias y densidades bajas.

Al utilizar el método de muestreo propuesto por Gentry (1982b, 1988), es posible comparar las características estructurales de las SBC de México con otros bosques neotropicales similares analizados por el mismo autor (Gentry, 1995). En los sitios de Puerto Rico, Jamaica, Costa Rica, Venezuela, Colombia, Perú, Ecuador, Paraguay, Bolivia y Argentina, se ha encontrado que las densidades de individuos con  $DAP \geq 2.5$  van de 659 (Round Hill, Puerto Rico) a 170 (Santa Cruz, Bolivia); de 132 en Round Hill, Jamaica a 31 individuos con  $DAP \geq 10$  cm en Boca de Uchire, Venezuela, respectivamente; y de 0 (en Guanica, Puerto Rico) a 151 (Loma los Colorados, Colombia) lianas con  $DAP \geq 2.5$  cm.

Las SBC de México se encuentran dentro del ámbito del número de individuos encontrado para los otros sitios del neotrópico, ya que una selva "promedio" tiene 360 individuos con  $DAP \geq 2.5$ cm (con un ámbito que va de 142 a 474); 116 con  $DAP \geq 10$  cm (57 a 163) y 16 lianas con  $DAP \geq 2.5$  (0 a 52). Esto confirma la amplia variación en las características estructurales de las selvas bajas a nivel general. La prolongación del período húmedo, en algunos de estos sitios podría explicar la mayor densidad de lianas en ellos con respecto a los de México, y probablemente también tendría relación con la estatura de bosques secos como los establecidos en el Noroeste de Costa Rica que, con lluvia anual de cerca de 1 600 mm por año (R. Dirzo, com. pers.), que alcanzan hasta los 25 m, en contraste con las selvas bajas mexicanas que por lo general no sobrepasan los 15 m.

Estos mismos parámetros ambientales, podrían tener cierta relación con la dominancia de algunas familias en distintos sitios. Aquellas familias con afinidades xéricas tendrán mayor oportunidad de dominar en áreas con condiciones más secas; la presencia de familias como las Burseraceae, Euphorbiaceae o Cactaceae en aquellos sitios en donde

la precipitación es menor. En general, la representación de estos grupos es mayor en las SBC mexicanas que en otros sitios neotropicales, como se menciona en el capítulo 2.

Dentro de la composición florística de las selvas bajas resalta la presencia de algunos grupos con adaptaciones para fotosintetizar y o crecer en la estación seca, tales como Burseraceae, Cactaceae y Capparidaceae (Lott *et al.*, 1987), así como la presencia de especies con tejidos suculentos en plantas de familias como Anacardiaceae, Bombacaceae, Burseraceae, Caricaceae, Cochlospermaceae, Convolvulaceae, Euphorbiaceae y Leguminosae (Medina, 1995), con metabolismo tipo CAM. Algunas especies con estas características, que se encuentran en estas selvas son: *Bursera* spp., *Capparis incana*, *Pseudobombax ellipticum*, *Cochlospermum vitifolium*, *Ipomoea* spp.

Es de interés considerar que los patrones de distribución de los taxa de estas selvas han sido influenciados por muchos otros factores, no sólo los ambientales. Entre ellos destaca la historia geológica de las masas de la tierra, que en cierta medida han favorecido el establecimiento de ciertos grupos taxonómicos en determinadas condiciones ambientales, haciendo que permanezcan en un sitio las especies que son capaces de evolucionar y adaptarse a los cambios a los que han sido expuestas. Un ejemplo de esto son las Burseraceae en la Cuenca del Balsas, cuya profusión destaca en los sitios analizados. Así mismo, la participación de factores ecológicos físicos presentes hoy en día (tales como el relieve, tipo de suelo, precipitación) y bióticos como la competencia y los polinizadores juegan además un importante papel en la distribución actual de los taxa (Forero y Gentry, 1988; Bullock *et al.*, 1995).

La característica caducifolia de los integrantes de estas selvas es el sello que los distingue. La capacidad competitiva en condiciones de estrés hídrico de las especies caducifolias es mayor con respecto a especies siempreverdes, que tienen que desviar recursos para el mantenimiento de las hojas (Sobrado, 1991). Sin embargo, es posible encontrar elementos que no comparten esta característica. Ya se ha mencionado a las cactáceas como un componente de las SBC, pero otros elementos con características perennifolias pueden ocupar hábitats específicos en estas selvas, que probablemente estén relacionados con condiciones particulares del suelo (Goldberg, 1982). Especies que están dentro de este rubro pertenecen a familias como: Anacardiaceae, Capparidaceae, Malpighiaceae, Sapindaceae, Theophrasteaceae y Moraceae.

Un ejemplo específico, está representado en la presencia de *Neobuxbaumia*

*mezcalaensis* que se desarrolla en suelos de origen calizo muy someros, en *contraste* *Stenocereus weberi* se establece en áreas con suelos más profundos. Especies de *Ficus* spp. se encuentran en los sitios analizados, en puntos más protegidos en donde las condiciones microclimáticas proporcionan mayor humedad que en las zonas expuestas.

El comportamiento fenológico de la pérdida de las hojas se rige fundamentalmente por la disponibilidad de agua. Sin embargo, la presencia de lluvias anómalas en meses de sequía puede provocar respuestas (como surgimiento de brotes) en algunas especies, aún cuando otras se ven limitadas por factores como la duración del fotoperíodo (Bullock y Solís-Magallanes, 1990). El grado de caducidad desde luego depende de la disponibilidad de agua a nivel de las raíces, la humedad atmosférica y de la duración del período seco (Medina, 1995).

Por lo tanto lo más frecuente es observar la mayor parte de la comunidad sin hojas en la época seca, cuando sólo resaltan aquellos individuos perennifolios y sobre todo las cactáceas. En sitios como en el Cañón del Zopilote, la abundancia de *Neobuxbaumia mezcalaensis* da la apariencia de constituir una comunidad dominada por esta especie cuando se observa en la época seca, sin embargo los parámetros estructurales obtenidos de los censos, confirman que no es la especie dominante. Esto destaca la importancia de levantar la información cuantitativa, para la correcta identificación de las comunidades.

Las SBC suponen una complejidad estructural menor que las selvas tropicales húmedas (Murphy y Lugo, 1995), pero la variación fisonómica en el área de distribución en México es notable, lo que promueve una amplitud en las características de los parámetros estructurales de estas selvas. Esta misma amplitud en la distribución, las condiciones climáticas en las que se establecen, así como la historia biogeográfica de los sitios y la interacción entre las especies, promueven diferencias en la composición florística. Algunas especies de distribución más amplia se conocen como integrantes de varios de las selvas analizadas (p. ej. *Lysiloma divaricata*, *Juliania adstringens*, *Plumeria rubra*, *Euphorbia schelchtendalii*, *Bursera grandifolia*), pero es más común que muchas especies tengan rangos de distribución más restringida (*Acacia gaumeri*, *Achtinocheitia potentillifolia*, *Beaucarnea hiriartae*, *Bursera bicolor*, *B. laxiflora*, *B. vejar-vazquezii*). Las áreas que están en contacto con otro tipo de comunidades, ya sea con afinidades más xéricas, más húmedas o incluso templadas, comparten algunas de sus especies y forman parte de su composición (*Brosimum alicastrum*, *Cedrela odorata*, *Bursera arida*, *B. multifolia*,

*Beaucarnea gracilis, Jatropha vernicosa*).

Las especies que forman parte de las selvas bajas caducifolias de México comúnmente comparten la dominancia de los sitios. Algunas excepciones, son los casos de parches dominados por una sola especie y con baja diversidad, como ejemplo están las áreas cubiertas por *Celeanodendron mexicanum* en Chamela, en donde su dominancia puede estar asociada a su capacidad de reclutamiento (Martineja, 1993). En otros casos, la sobre dominancia de algunas especies en un sitio puede ser la señal de algún evento de perturbación que ha propiciado la propagación de una especie que se ve favorecida con las condiciones creadas por el disturbio. Un posible caso representativo de esto es el incremento de *Lysiloma divaricata* en algunos sitios, *Euphorbia schlechtendalii*, o algunas especies de *Ipomoea* y *Croton*. Si bien, en este estudio se hizo un esfuerzo dirigido por analizar sitios que tuviesen la menor evidencia posible de perturbación antropogénica, es importante reconocer que la estructura de un sitio puede estar también reflejando una historia de disturbio.

Los atributos de la estructura y función de la comunidad pueden entonces conformarse por limitaciones impuestas por condiciones locales, pero es muy importante reconocer el punto de vista regional-histórico, lo cual implica un reto fundamental para entender la estructura de las comunidades (Ricklefs, 1987).

El análisis de sitios establecidos a lo largo del área de distribución de las SBC de México permite definir con más precisión las características estructurales de estas comunidades. Los datos obtenidos en este estudio contribuyen a la definición de este tipo de vegetación y demuestran la importancia de la recopilación de datos cuantitativos para la descripción de la vegetación y su variación geográfica. Aún cuando los valores en los distintos parámetros de la estructura analizados son amplios, se pueden reconocer los patrones básicos que distinguen a las SBC de otros tipos de vegetación con los cuales pueden ser confundidos, fundamentalmente en las condiciones extremas de su distribución.

Las selvas bajas que se desarrollan en México presentan características estructurales y florísticas que los hacen únicos y los distinguen de otros bosques neotropicales, por lo que es importante redoblar esfuerzos para tener un conocimiento amplio de ellos y contribuir a su conservación. Por su extensión, distribución geográfica y por su afinidad con zonas áridas y semiáridas, estas selvas constituyen la más conspicua y característica vegetación tropical de México.



## DISCUSION

Prácticamente todos los autores que describen a las selvas bajas caducifolias coinciden en su definición (Miranda y Hernández-X. 1963; Pennington y Sarukhán, 1968; Rzedowski, 1978). Sin embargo, las discrepancias son notables cuando se busca una representación espacial de estas comunidades en el país (cf. Tabla 1.1). La gran amplitud en la distribución geográfica de las SBC en México, así como la variación en las condiciones físicas en las que se establecen, dificulta en gran medida el reconocimiento de estas comunidades caducifolias dentro de un mismo tipo de vegetación. Los ámbitos de las condiciones ambientales en los que se desarrollan estas selvas bajas son amplios en muchos aspectos:

- a) en la distribución geográfica, ya que se encuentran desde aproximadamente los 28° de latitud Norte hasta la frontera Sur y de la vertiente del Pacífico a la península de Yucatán;
- b) en altitud, pues se establecen desde el nivel del mar hasta casi los 2 000 m s.n.m. (en la zona del Bajío);
- c) en el tipo de clima, que abarca desde los semiáridos cálidos a los semicálidos subhúmedos;
- d) en precipitación, con lluvias anuales que van desde poco más de 350 mm a más de 1500 mm;
- e) en temperatura, con un ámbito que se extiende de los 18°C a los 28°C de temperatura media anual;
- f) en las condiciones geológicas y litológicas que subyacen a estas selvas, con edades que van del Jurásico al Cuaternario y rocas de sedimentarias, ígneas y metamórficas;
- g) en el sustrato edáfico, que varía de regosoles y feozems a litosoles y vertisol.

Todo lo anterior dificulta en muchos casos la correcta identificación o el reconocimiento de estas comunidades vegetales. Cuando las condiciones son las más "típicas", como podría ser cuando se asientan en zonas con clima cálido subhúmedo ( $Aw_0$ ), que es el clima que reúne las características más favorables para el establecimiento de estas comunidades secas, la estructura de la vegetación se apega a las descripciones que los autores han hecho de este tipo de comunidades y en ese caso el problema de identificación es menor. Sin embargo, el ámbito de distribución de las SBC, abarca otros

tipos climáticos, en donde la combinación de elementos hace posible el establecimiento de estas comunidades. Cuando las condiciones climáticas tienden a ir a los extremos y el contacto con otras comunidades adaptadas a esas características ambientales es más cercano, el diferenciar a un tipo de vegetación determinado se hace cada vez más difícil

Cuando las condiciones tienden a ser más secas, la confusión con comunidades aledañas como el bosque espinoso o algún otro tipo de matorral se hace evidente, y es entonces cuando para resolver el problema de la clasificación del tipo de vegetación del que se trata es necesario recurrir a métodos cuantitativos para definir claramente a la comunidad. Esto sucede en áreas como en Baja California, en Sonora en la gradación con el Desierto Sonorense, o en las zonas más secas de la Cuenca del Balsas incluyendo al Valle de Tehuacán-Cuicatlán.

En el primer caso, donde la lluvia anual va de los 300 a los 500 mm, la baja precipitación se refleja en la estructura de la vegetación (p. ej. menor estatura, mayor abundancia de arbustos), pero a pesar de la escasez de agua, el área es capaz de sostener una selva baja y la explicación a esto se puede encontrar al analizar con detenimiento las condiciones climáticas del área y no sólo la cantidad de lluvia. La eficiencia de la precipitación se incrementa por las temperaturas que predominan en la zona que están comprendidas en el ámbito de las semicálidas, lo cual abate las tasas de evapotranspiración. Autores como Arriaga y León (1989), describen estas comunidades y confirman su clasificación como selva baja. En este caso se usan datos como el número de días con precipitación inapreciable (en promedio alrededor de los 36 días), que comparado con otras áreas en donde se distribuyen las selvas bajas, es mayor. Esto implica que aún cuando la lluvia no sea en cantidad lo suficiente como para medirla, la humedad contenida en el ambiente contribuye con el sostenimiento de este tipo de vegetación en esta región del país. Otro factor importante en esta zona, así como en la parte sur de Sonora (PN) es el ligero incremento en la cantidad de lluvia invernal (lluvia que precipita entre enero y marzo) debido a la influencia que pueden tener en estas áreas sistemas invernales como son los Vientos del Oeste y la Corriente de Chorro que ocasionalmente pueden acarrear humedad (García y Trejo, 1994) y en todo caso elevar la humedad relativa de la zona.

En el Sur de Baja California, sur de Sonora, así como en el norte de Sinaloa y en la Cuenca del Balsas, descripciones como las de Shreve (1937), Gentry (1946), Miranda (1942, 1942, 1943b, 1947) y Breceda-Solís (1994), remiten a comunidades de baja estatura

con un incremento en el número de cactáceas, que le confieren un aspecto xérico y que representan el límite climático de las SBC hacia comunidades más áridas. En todas estas áreas los períodos de sequía son muy marcados y pueden extenderse hasta casi ocho meses, pero existen otras variables climáticas (p. ej. temperatura, precipitación invernal, días con lluvia inapreciable) que al ser consideradas compensan la sequía y determinan la existencia de selvas bajas en estas zonas. Los datos florístico-estructurales descritos para estas zonas (ver Capítulo 3) confirma la justificación de considerar la existencia de la SBC en las mismas.

La Cuenca del Balsas por su posición geográfica, rodeada de altas montañas, presenta grandes restricciones en cuanto a la disposición de humedad; esto es aplicable tanto a la humedad acarreada por los vientos alisios, ondas del este o ciclones del Golfo, como a la que proviene de sistemas de tiempo originados en el Pacífico, como los ciclones, cuya humedad es acarreada hacia el continente por sistemas monzónicos (García y Trejo 1994). Dicha humedad es retenida en gran parte en las partes altas de las sierras, lo que contribuye a las precipitaciones bajas en esta zona. Las partes más secas se localizan en la porción occidental de la cuenca, en las inmediaciones de la Presa de Infiernillo. Estas condiciones favorecen el establecimiento de comunidades xéricas que colindan con las selvas bajas que se establecen en esas áreas y cuyos elementos en común, en ocasiones, suelen confundir al observador, que encontrará dificultades para distinguir a los distintos tipos de vegetación que ahí se establecen.

Otra zona en condiciones muy similares es la de Tehuacán-Cuicatlán, en donde se desarrollan también selvas bajas caducifolias muy peculiares (Jaramillo y González-Medrano, 1983) que colindan con comunidades de afinidades áridas, pero que han encontrado las condiciones climáticas necesarias para establecerse en esos sitios y además diferenciarse estructural y florísticamente para ser definidos como SBC (ver Capítulo 3) y que en todos estos casos se constituyen en el límite seco de la distribución de estas comunidades estacionales.

En el otro extremo climático se encuentran áreas como el Golfo Norte, en el sur de Tamaulipas, donde la lluvia alcanza casi los 1 500 mm y las especies de familias con afinidades más húmedas incrementan su abundancia (Puig, 1976) (ver Capítulo 2). Aquí las comunidades subcaducifolias representan el otro límite climático de las SBC. La humedad que aportan los sistemas invernales que afectan al Golfo de México como serían los nortes

(García, 1989) cobra cierta importancia en esta vertiente, así como en la península de Yucatán y esta cantidad de lluvia fuera de la estación húmeda propicia el incremento en el establecimiento de especies subcaducifolias, así como la mayor estatura de estas selvas bajas.

Un índice que refleja las características de disponibilidad de humedad en un sitio es el cociente Precipitación/Temperatura (P/T). Para las áreas de distribución de SBC el promedio es de 36.0 lo cual, según García (1988), representa condiciones subhúmedas de menor humedad. Este cociente disminuye en zonas como Baja California, en donde se clasifica dentro de los áridos, y en el Pacífico Norte donde alcanza el rango de los semiáridos. En contraste, el Bajío y las regiones del Golfo entrarían ya como áreas subhúmedas con humedad intermedia.

Este resultado en cierta manera coincide con lo obtenido con las clasificaciones al utilizar el sistema de Holdridge, en donde también se observan las condiciones medias y los extremos secos y húmedos para las selvas bajas del país, representados en las zonas de vida que reflejan las características climáticas de los sitios en los que se establecen estas selvas. Las condiciones más secas, según Holdridge, deberían soportar bosques espinosos y las más húmedas a bosques subhúmedos. Sin embargo, como ya se ha mencionado, otras variables climáticas intervienen de manera que los bosques que se encuentran en estas zonas cumplen con las características estructurales y florísticas para ser considerados como selvas bajas caducifolias tropicales secos, según la caracterización presentada al inicio de este capítulo.

Otra condición a la que están expuestas estas comunidades vegetales es la gran variabilidad interanual de la lluvia (Wallen, 1955). La variación en la precipitación año tras año es muy alta; la mayoría de las áreas de distribución tienen apenas alrededor del 46% de probabilidad de que la lluvia de un año sea la promedio del lugar. Particularmente zonas como la costa de Oaxaca presentan un coeficiente de variación muy alto. En esta zona de la vertiente pacífica los patrones de la precipitación depende en buena medida de la presencia de perturbaciones tropicales como los ciclones, cuya frecuencia e intensidad son muy variables (Bullock, 1986; García-Oliva *et al.*, 1991). Este tipo de eventos meteorológicos, así como las variaciones interanuales y la intensidad en las lluvias, tienen influencia en la estructura y composición de las comunidades, por ejemplo, por apertura de claros del dosel (Lugo *et al.*, 1983; Dittus, 1985), o bien cambios en la estructura y en la

dinámica de los bosques (Basnet, 1993). La gran amplitud en la distribución de las SBC en el país propicia que las áreas en las que se establecen, estén expuestas a diferentes sistemas de tiempo, que son los que finalmente contribuyen a la gran variación en las condiciones climáticas de esas zonas y, en cierto grado, a la gran variación fisiológica de estas selvas bajas.

Las particularidades estructurales y en composición que presentan las selvas bajas caducifolias, pueden relacionarse con las restricciones que le presentan el ambiente y la presencia o dominancia de algunos grupos de plantas, como aquellos con adaptaciones para fotosintetizar y crecer en la estación seca, por ejemplo Burseraceae, Cactaceae y Capparidaceae (Lott *et al.*, 1987). Las especies deciduas y algunas taxa de morfología crasa, son dominantes en este tipo de vegetación, lo que implica un menor costo y probablemente una mayor capacidad competitiva (Sobrado, 1991). No obstante, la condición intermedia entre lo semiárido y subhúmedo y la gran estacionalidad, determinan un escenario evolutivo que ha seleccionado taxa con adaptaciones inesperadas, tales como especies con fenología foliar invertida (*Jacquinia pungens*; Teophrasteaceae), o la forma arborescente del género *Ipomoea* (Convolvulaceae), típicamente representado por enredaderas.

Adicionalmente a toda esta gama de características climáticas, se encuentran las distintas condiciones topográficas, geológicas, litológicas y edáficas en las que se asientan las selvas bajas. Esto permite la presencia de comunidades distintas en un área, como las franjas de selvas subcaducifolias en las zonas de mayor humedad, o los matorrales en las áreas más expuestas y secas. La orientación de la ladera, el grado de la pendiente, las condiciones microclimáticas, las diferencias en la insolación, el tipo de roca, sus características fisicoquímicas y la disponibilidad de nutrientes, constituyen una matriz muy heterogénea que conforman el marco ambiental en el que se desarrollan las selvas bajas caducifolias en el país. Tal heterogeneidad de los recursos en tiempo y espacio juega un papel importante en la determinación de la estructura de las comunidades vegetales (Dunson y Travis, 1991). Esta gran variación influye directamente en los parámetros estructurales de la vegetación, como la densidad, la altura y la cobertura, así como en la proporción de distintas formas de vida (Medina, 1995; ver Capítulo 3) y en la riqueza de estas selvas (ver Capítulo 4). Por otra parte, es necesario considerar como otros factores de gran relevancia como la historia en el establecimiento de estas comunidades, sus afinidades biogeográficas (ver Capítulo 2), así como la historia de disturbio de las áreas

estudiadas tienen un efecto definitivo en la composición, la estructura y en los patrones de diversidad.

Estudios detallados sobre la estructura y composición florística de estas selvas aportarán más elementos que contribuyan a delimitar con mayor precisión a este tipo de vegetación y a conocer el marco ambiental en el que se desarrolla. Es claro que no sólo los factores climáticos determinan la presencia de las comunidades en un área; el tipo de suelo, su profundidad, la porosidad, la permeabilidad de la roca, la historia geológica, etc., pueden tener efectos que sean favorables o no para el establecimiento de una determinada comunidad vegetal. Sin duda es más bien la combinación de estos factores la que puede repercutir en la distribución, en los patrones de diversidad y en la estructura y composición de las comunidades, además de los propios factores bióticos (competencia, interacciones con animales; ver Bullock *et al.* 1995). No obstante, es importante destacar que, como primer paso, es necesario conocer en detalle las condiciones del medio físico en las que actualmente se asientan estas comunidades vegetales.

## CAPITULO 4

# DIVERSIDAD FLORÍSTICA DE LAS SELVAS BAJAS CADUCIFOLIAS DE MÉXICO Y SU RELACIÓN CON VARIABLES AMBIENTALES

## INTRODUCCIÓN

Un tema que ha suscitado un gran interés en la investigación científica contemporánea es el análisis del mantenimiento y factores causales de la diversidad biológica, sobre todo en las regiones tropicales del mundo. Las selvas que se establecen en estas zonas de la Tierra se caracterizan por contener un gran riqueza de especies. Este es un patrón que ha sido reconocido ampliamente (Fisher, 1960; Connell y Orias 1964; MacArthur, 1965, Pianka 1966; 1982, Menge y Sutherland, 1976; Thiery, 1982). Explorar cuáles son las causas de esa gran diversidad, así como conocer los patrones de variación en la diversidad florística que siguen las zonas tropicales, ha motivado a algunos científicos a intentar explicar la causa de que algunas zonas contengan mayor riqueza de especies que otras (véase Gentry, 1982b, 1988b).

Algunos resultados indican que la variación en la riqueza de especies en sitios dentro de las zonas tropicales es mayor que la que se encuentra entre el trópico y las zonas templadas (Gentry, 1982b, 1988b; Clinebell *et al.*, 1995). Las selvas tropicales más exuberantes son las selvas lluviosas que se localizan en las zonas de la cuenca amazónica ecuatoriana en donde pueden llegar a encontrarse hasta 307 especies con un DAP  $\geq 10$  cm en 1 ha (Valencia *et al.*, 1994).

Sin embargo, las comunidades tropicales no sólo están constituidas por las selvas húmedas, sino también incluyen a las selvas secas que se extienden hasta las regiones subtropicales del planeta. De hecho, del total de selvas tropicales y subtropicales del mundo el 42 % de ellos son selvas secas (Holdrige, 1967). A estas selvas se les ha dado menor énfasis que a los sistemas húmedos tropicales (Murphy y Lugo, 1986b). Las selvas tropicales secas son en general menos diversas que las selvas tropicales húmedas o semihúmedas, aunque algunos sitios de selvas secas son más diversas que algunas subhúmedas (Hubbell, 1979; Janzen, 1988; Gentry, 1982b, 1988b). Estudios recientes (Gentry 1982b, 1988b), han promovido la generación de investigaciones que contribuyan al conocimiento de estas comunidades. Uno de los principales problemas para analizar los patrones de diversidad de las selvas tropicales es contar con un cuerpo de datos comparables, por lo que la utilización de métodos de muestreo similares permite hacer este tipo de estudios.

Es conocido que la distribución de los sistemas secos se relaciona altamente con las condiciones climáticas (Murphy y Lugo, 1995). Un factor muy significativo del clima en estas



comunidades es la estacionalidad, que juega un papel ecológico importante en los patrones de actividad biológica, los cuales se sincronizan con la disponibilidad de agua, que constituye un factor limitante durante una época del año (Reich y Burchert, 1984; Medina, 1995). Los ciclos anuales permiten la adopción de estrategias estacionales en las plantas y los animales (Bullock *et al.* 1995) e incluso, estas variaciones ambientales permiten el desarrollo de especies con distintas estrategias de vida (Diamond, 1988).

Las condiciones del clima no son estáticas, sino que siguen ciertos patrones generales, con fluctuaciones tanto en el tiempo como en la intensidad. Algunos de estos cambios son predecibles y forman parte también de la llamada heterogeneidad temporal. Esto mismo sucede con las características del suelo, ya que se pueden observar variaciones en la disponibilidad de nutrientes en función de la variación climática (Tilman y Pacala, 1993). Obviamente las condiciones impuestas por el ambiente tienen repercusión en las características estructurales, florísticas y de diversidad de una comunidad vegetal (Rzedowski, 1978; Foster, 1980; Reich y Borchert, 1984; Gentry y Emmons, 1987; Wright, 1992; Medina, 1995; Mooney *et al.*, 1995).

Gentry (1982b y 1988b) encontró una fuerte correlación entre la lluvia y la diversidad, en la que a mayor precipitación total anual en un sitio dado, su riqueza de especies se incrementa. Esto supone que conociendo la precipitación de un sitio es posible predecir la riqueza de especies que existen en ese lugar.

Para Gentry (1988b) esta relación lluvia-diversidad, es altamente significativa al menos en el Neotrópico; aún cuando es más compleja que lo que originalmente se había planteado. En sus primeros estudios, Gentry (1982b) encontró que la significancia estadística de la relación lluvia-diversidad era elevada, pero posteriormente al incorporar más sitios la regresión encontrada inicialmente perdió poder predictivo (Gentry, 1988b). Esto lo corrobora el estudio de Lott *et al.* (1987) para una selva baja en Chamela, Jal. México, en la cual encuentra una diversidad superior a la esperada, comparada con otros sitios en el neotrópico y de acuerdo a las condiciones de humedad en la que se encuentra esta zona.

Es común encontrar que hábitats con una estructura más compleja y variable contengan más especies que los hábitats simples (Diamond, 1988). El ámbito de hábitats existentes se relaciona ampliamente con la heterogeneidad topográfica, además de que se incrementan las posibilidades de aislamientos y barreras, factores que pueden disparar la especiación.

México contiene una gran diversidad biológica; de hecho está considerado como uno de los principales países de megadiversidad (Mittermeier y Mittermeier, 1992); de la misma manera resalta su alta concentración de endemismos (Rzedowski, 1991a). El continuo vaivén (latitudinal y altitudinal) de especies neárticas y neotropicales, aunado a los frecuentes cambios en la corteza terrestre, provocaron la aparición de una gran cantidad de especies endémicas o nativas de este país (Toledo, 1988).

La gran amplitud en la distribución geográfica de las selvas bajas caducifolias en México propicia una gran variación ambiental en la cual pueden establecerse estas selvas, y esta heterogeneidad también se refleja a nivel estructural, pero sus características fisonómicas y florísticas los caracterizan como típicos de este tipo de vegetación.

Todo lo anterior contribuye a crear un cuadro muy complejo de variación florística en las selvas bajas de México, dentro del cual es necesario explorar cuantitativamente la vegetación, con el fin de detectar patrones de variación en la diversidad florística de estas selvas tropicales.

La importancia de las selvas bajas caducifolias en México, por su extensión, su composición florística, la concentración de endemismos, y su particular fisonomía motiva que en este estudio se planteen las siguientes preguntas: ¿de qué magnitud es la diversidad de estas selvas bajas?, ¿la diversidad florística de estas selvas está determinada o al menos correlacionada por algún factor ambiental en particular?, ¿es posible que la variación en la distribución de las especies tenga alguna relación con los parámetros ambientales?.

## MÉTODOS

Este estudio se basa en un muestreo estandarizado de 20 sitios de selva baja caducifolia de México, ubicados a lo largo de la distribución de este tipo de vegetación en el país.

Para llevar a cabo el análisis de diversidad de este tipo de selvas se requirió de una selección de sitios que cumpliera con una serie de condiciones:

- a) que abarcaran el ámbito geográfico de las SBC en México, incluyendo la variación ambiental en la que se establecen estas selvas (altitud, tipo de clima, tipo de suelo, etc.);
- b) que contuvieran un área suficientemente amplia que permitiera realizar el muestreo;
- c) que su estado de conservación fuera satisfactorio y
- d) que la zona tuviera información climática disponible.

Los sitios fueron seleccionados y en cada uno de ellos se realizó la descripción climática, el muestro de vegetación y del suelo.

### **Variables climáticas**

La información climática se obtuvo al analizar los datos de las estaciones meteorológicas más cercanas al área muestreada y observar el comportamiento espacial de los parámetros climáticos (isoyetas e isotermas). En algunos casos fue necesario hacer el trazo correspondiente de isolíneas, de tal manera que el dato de lluvia anual y temperatura media asignado al sitio fuera lo más preciso posible.

Se incluyó también como parte de las variables climáticas, a la oscilación térmica anual (diferencia entre el mes más frío y el más caliente), bajo el supuesto de que las diferencias en la amplitud térmica a lo largo del año puedan tener algún impacto en la vegetación. Asimismo fué examinado el porcentaje de lluvia invernal (suma de la lluvia mensual de los meses fríos enero, febrero y marzo) (García, 1988) que significa un aporte adicional de humedad en la época "fría" del año.

Se calculó la evapotranspiración potencial (EP) de acuerdo al método de Thornthwaite (1948) bajo la consideración de que la EP es una variable que combina los efectos de la temperatura sobre la precipitación de un lugar. Se consideró también el número de meses húmedos y meses secos, bajo el supuesto de que aquellos que presentan una precipitación mayor a los 100 mm son capaces de exceder la evapotranspiración y por tanto se consideran como meses húmedos, mientras que los meses secos son aquellos que tienen una precipitación inferior a los 60 mm (Clinebell *et al.*, 1995).

## **Variables edáficas**

En cada sitio se tomó una muestra de la roca predominante en el área para su posterior identificación en el Museo de Paleontología, de la Facultad de Ciencias, UNAM. También para cada sitio se tomaron muestras de suelo superficiales, de los primeros 15 ó 20 cm. Estas fueron recolectadas al azar dentro de los transectos de vegetación (ver siguiente punto), por lo que para cada sitio se tuvo una muestra de suelo, para su posterior análisis en el laboratorio (de acuerdo al método que se describe) y así obtener la información de las siguientes variables:

Textura (porcentaje de arena, limo y arcilla),

pH (en agua, relación 1:2.5),

Materia orgánica (MO) (método de Walkley y Black, oxidación húmeda con dicromato de potasio),

Capacidad de intercambio catiónico (CICT) (lavado con acetato de amonio, cloruro de potasio y alcohol),

Nitrógeno total (N t) (método de Kjehendal y leídos en autoanalizador AAll Technican),

Fósforo total (P t) (digestión ácida y lectura en AAll Technican),

Fósforo asimilable (P asim) (método de Brag I, extracción con ácido clorhídrico y fluoruro de amonio,

Calcio (Ca) (extracción con solución Melich II, relación 1:5),

Magnesio (Mg) (extracción con solución Melich II, relación 1:5),

Potasio (K) (extracción con solución Melich II, relación 1:5),

Sodio (Na) (extracción con solución Melich II, relación 1:5).

Los análisis se realizaron en el Laboratorio de Análisis Químicos del Centro de Ecología de la UNAM.

## **Diversidad florística**

Para el análisis de diversidad se aplicó el muestreo propuesto por Gentry (1982b, 1988b), en el cual se censan todos los individuos con un DAP  $\geq 2.5$  cm presentes en un área total de 0.1 ha, dividida en 10 transectos de 50 m x 2 m (100 m<sup>2</sup>). Una ventaja de la utilización de

esta técnica de inventario rápido es que ha sido aplicada en diferentes áreas del mundo y por tanto los datos derivados son comparables entre sí.

En este estudio se hizo además una modificación del método y se incluyeron árboles, arbustos y lianas con un DAP  $\geq 1$  cm, por considerar que no incluir a este grupo de individuos en el caso de las selvas bajas, deja fuera una parte importante de los componentes de la comunidad. De esta manera, el método además de generar datos comparables a los de Gentry (1982b, 1988b), incluyó un contingente florístico suficientemente grande para caracterizar la diversidad florística de los sitios. Para cada individuo censado se consignó el diámetro, la forma de vida e identidad y se colectaron ejemplares botánicos como respaldo de la información obtenida para su posterior identificación en el herbario.

Los transectos se establecieron al azar en el área elegida para el muestreo y se colocaron en diferentes direcciones, por lo que en ocasiones seguían la cota altitudinal y otras veces corrían paralelos a la pendiente. El transecto se fijó por medio de una cuerda de 50 m de longitud y se censaron los individuos encontrados a 1 m de cada lado de la línea, siempre y cuando las plantas tuvieran enraizado al menos la mitad del individuo dentro del transecto.

Los diámetros de árboles y arbustos se midieron a la altura estándar de 1.3 m; en el caso de las plantas ramificadas, se incluyeron todos los tallos ( $\geq 1$  cm de DAP) que alcanzaron o sobrepasaron la altura de 1.3 m. Para las lianas y trepadoras se midió el diámetro en la parte basal del individuo, enraizada dentro del transecto.

Con los datos obtenidos de las plantas para cada sitio, se obtuvo la riqueza de especies presentes en cada uno de ellos, bajo la consideración de que el número de especies en un área es un buen indicador para estimar la diversidad local de una comunidad (Whittaker, 1972).

El número de especies por sitio se analizó considerando las siguientes categorías de plantas:

- total de especies con DAP  $\geq 1$  cm;
- total de especies DAP  $\geq 2.5$  cm;
- especies de árboles DAP  $\geq 2.5$  cm;
- total de especies DAP  $\geq 10$  cm;

total de especies DAP  $\geq$  30 cm;  
especies de lianas DAP  $\geq$  1 cm, y  
especies de lianas DAP  $\geq$  2.5 cm.

Se contabilizó también el número de géneros y número de familias presentes en cada muestra.

Una de las maneras de evaluar la diversidad local de una comunidad, conocida como diversidad  $\alpha$ , es simplemente contar las especies, pero la diversidad tiene dos componentes que deben ser evaluados: la riqueza de las especies y la repartición de individuos entre las especies.

El primero ya fue mencionado y es conocido como riqueza de especies (S) y el segundo, se refiere a la distribución de los individuos entre las especies en la comunidad, es decir, las diferencias en sus abundancias. Para evaluar esto existen diferentes índices de diversidad; uno de los más ampliamente usados es el de Shannon y Wiener ( $H' = \sum p_i * \log p_i$  (donde  $p_i$  es la abundancia relativa de la especie  $i$ )) o el de Margalef ( $D_{Mg}$ ) que evalúan la diversidad ecológica de la comunidad; otros como el inverso de Simpson ( $1/D$ ) valoran la dominancia de las especies. La equitatividad puede ser medida con el de índice homogeneidad ("evenness") de Shannon ( $EH'$ ). Para cada sitio se calcularon los índices de diversidad de Shannon, de equitatividad, de Margalef y de Simpson (Pielou, 1975; Magurran, 1988).

### Similitud florística

Para estimar las semejanzas florísticas entre los sitios analizados se calculó el índice de similitud de Sørensen:

$$S = 2c / A+B$$

donde  $c$  = número de especies comunes en los dos sitios;  $A$  = número de especies presentes en el sitio A;  $B$  = número de especies presentes en el sitio B.

Se generó, entonces una matriz, en la que se indica la semejanza entre sitios y el número de especies que comparten. Con una gráfica de frecuencias de los índices de similitud, se evaluó la amplitud en las semejanzas de los sitios.

Para reconocer las afinidades entre los sitios se procedió a realizar un análisis de cúmulos ("clusters"). En este caso se usó un método aglomerativo, basado en la fusión de

sitios o cúmulos dentro de grandes grupos. El resultado se muestra en un dendrograma (árbol jerárquico) que representa las relaciones entre sitios, en donde la estructura jerárquica está indicada por el patrón de ramificación del árbol (Jongman *et al.*, 1995).

Se utilizó para este análisis el logaritmo de la densidad de las especies (logaritmo de la abundancia), para cada sitio, con lo que se construyó una matriz (logaritmo de las especies / sitios). Para evaluar la similitud por la composición y abundancia de las especies entre sitios se usó la distancia euclidiana, que es una medida de disimilaridad, sensible a los cambios en riqueza y abundancia de especies. Para obtener la distancia entre cúmulos, se empleó el método de unión de Ward, que es similar en algunos aspectos a los métodos de ligas-promedio (average-linkage) y al de cúmulos centroides (centroid clustering), que usa el análisis de varianza para evaluar las distancias entre cúmulos y que es recomendado por ser eficiente por su tendencia a crear cúmulos pequeños. Este análisis se realizó con el paquete STATISTICA (1993).

### **Relación lluvia-diversidad**

Con el fin de poner a prueba si la relación lluvia-diversidad de Gentry (1982b, 1988b) es aplicable a los sitios de SBC de México se calcularon regresiones lineales simples entre número de especies (variable dependiente) y la cantidad total de lluvia anual (variable independiente) de cada sitio, para cada una de las categorías de plantas usadas en este estudio. Para esto se utilizó el programa estadístico STATISTICA (1993).

Se evaluó la capacidad predictiva de la ecuación encontrada por Gentry (1982b), con la cual se infiere el número de especies de un sitio al conocer la lluvia total anual. Con dicha ecuación se conoce entonces, la riqueza esperada en un determinado lugar; ésta se comparó con la diversidad observada en cada sitio de SBC en México.

Se analizó, el comportamiento en riqueza de las selvas bajas de México en conjunto, y se comparó con otros bosques secos y húmedos del Neotrópico (datos generados y recopilados por Gentry (1982b, 1988b) y Clinebell *et al.* (1995), para así reconocer la influencia que ejerce la precipitación total anual sobre la variación en la diversidad. Para esto se graficaron todos los datos en conjunto y se calculó la regresión lluvia-diversidad para los sitios neotropicales en total, así como para los sitios neotropicales secos y húmedos por separado.

## **Relación diversidad-variables abióticas**

Con el objeto de analizar si la diversidad florística puede ser explicada por el efecto de alguna variable abiótica (como variable independiente), se calculó la correlación entre la riqueza de especies, para cada una de las categorías diamétricas y de formas de vida consideradas en este estudio y las diferentes variables ambientales. Posteriormente, se construyeron una serie de modelos loglineales para predecir la diversidad en función de las variables ambientales de las que se tenía información que son:

- lluvia total anual
- altitud
- temperatura media anual
- oscilación térmica anual
- porcentaje de lluvia invernal (enero, febrero y marzo)
- evapotranspiración potencial (Thornthwaite)
- número de meses húmedos ( $\geq 100\text{mm}$ )
- número de meses secos ( $\leq 60\text{mm}$ )
- tipo de roca
- porcentaje de arcilla
- porcentaje de arena del suelo
- pH
- contenido de materia orgánica
- capacidad de intercambio catiónico
- Nitrógeno total
- Fósforo total
- Fósforo asimilable
- Calcio
- Magnesio
- Potasio
- Sodio
- Saturación de bases

Se incluyeron además los términos cuadráticos de las variables cuantitativas, para considerar la posibilidad de las respuestas no lineales.



Para la construcción de los modelos y dado el número tan grande de variables a considerar, se usaron técnicas de regresión múltiple en donde se utilizó un método de selección de variables por pasos, por medio del cual se fueron seleccionando las variables que contribuyen significativamente ( $P < 0.05$ ) a explicar la variación en la riqueza de especies, para cada una de las categorías de plantas, de acuerdo a lo propuesto por Crawley (1993). Para el ajuste de los modelos se utilizó el paquete estadístico GLIM (1985). El resultado es una serie de ecuaciones con las cuales es posible predecir la diversidad de un sitio, al conocer una serie de variables ambientales que pueden ser distintas para cada categoría de plantas.

### **Relación composición florística-variables ambientales**

Finalmente, para detectar si hay patrones de variación en la composición florística de los sitios y saber si la distribución de especies puede ser explicada por su relación con alguna variable del ambiente, se utilizó una técnica de ordenación, que en general son técnicas multivariadas con las que se puede obtener el arreglo de sitios basado en su composición de especies. En particular, con la ordenación canónica es posible detectar los patrones de variación en las especies que puedan ser explicados “mejor” por la presencia de variables ambientales (Jongman *et al*, 1995). En este caso se usó el análisis canónico de correspondencias (CCA) (ter Braak, 1986a).

Para llevar a cabo el análisis se introdujeron dos matrices en el programa CCA:

- a) matriz especies/sitios. Se utilizó la densidad de cada especie en cada uno de los 20 sitios, eliminando aquellas con densidades  $\leq 4$  individuos un sólo sitio, debido a la capacidad del programa (límite 500 especies).
- b) matriz variables ambientales/sitios. Las variables que se incluyeron fueron: geográficas (latitud y altitud); climáticas (lluvia anual, temperatura media anual, oscilación térmica, porcentaje de lluvia invernal, evapotranspiración potencial, número de meses húmedos y número de meses secos); edáficas (tipo de roca, porcentaje de arena, limo y arcilla, pH, materia orgánica, capacidad de intercambio catiónico, nitrógeno total, fósforo total, fósforo asimilable, calcio, magnesio, potasio, sodio y saturación de bases). Al incorporar las matrices en el análisis, los datos se transformaron a sus logaritmos.

El análisis canónico de correspondencias incorpora la correlación y la regresión entre los datos florísticos y los factores ambientales dentro de los análisis de ordenación. Usando análisis multivariados y particularmente técnicas de regresión múltiple junto con el análisis de correspondencias, se obtiene una ordenación integrada de las especies con sus datos ambientales asociados (Kent y Coker, 1992; Jongman *et al*, 1995).

El resultado del CCA es un diagrama de ordenación que expresa los principales patrones de variación en la composición florística y la relación entre éstas y las variables ambientales analizadas. En estos diagramas las especies se representan por puntos y las variables ambientales por vectores que apuntan en la dirección del máximo cambio de la variables en el diagrama y cuya longitud es proporcional a la magnitud del cambio en esa dirección. Finalmente la posición de la variable ambiental con respecto a los ejes de variación indica qué tan fuertemente está relacionado ese eje con el factor ambiental (ter Braak, 1986a). Para llevar a cabo este análisis se utilizó el programa CANOCO (ter Braak, 1991).

## RESULTADOS

### Sitios

Los sitios seleccionados para el análisis se distribuyen a lo largo del área de establecimiento de las SBC en México. El sitio más boreal se encuentra a los 27°15' de latitud N (Alamos (2)) y el más austral a los 15°50' (Copalita (6)). Un sitio se localiza en la península de Baja California (La Burrera (1)), cinco en la vertiente del Pacífico (Alamos (2), Cosalá (3), Caleta (5), Copalita (6) y Tehuantepec (7)), nueve sitios en cuencas interiores (Jesús María (4), C. Zináparo (8), Infiernillo (9), El Limón (10), C. Tuxpan (11), C. Zopilote (12), Calipam (13), Cuicatlán (14) y Jocotipac (15)), tres en la parte N de la vertiente del Golfo de México (Las Flores (16), El Pensil (17) y Ayutla (18)), uno en la depresión de Chiapas (La Trinitaria (19)) y uno en la península de Yucatán (Sayil (20)) (ver Figura 2.2).

Los ámbitos de altitud en los que se establecen van desde los 60 (Copalita (6)) hasta los 2020 m s.n.m. (C. Zináparo (8)). La lluvia anual varía por un factor de 3, de los 450 mm (Cosalá (3)) a 1370 mm (Copalita (6)). La temperatura media anual oscila de 19

(°C. Zináparo (8)) a 27.4°C (Infiernillo (9)); la oscilación térmica va desde 1.6°C (Copalita (6)) a 12.7°C (Alamos (2)). El porcentaje de lluvia invernal (lluvia de los meses “fríos” enero, febrero y marzo) varió de 0.8 (Copalita (6)) a 9.6% (Alamos (2)). El cociente P/T (precipitación anual/temperatura media) que indica el grado de aridez incluyó cuatro categorías (según García,1988), desde los secos menores a 22.9, subhúmedos de baja humedad entre 30 y 43.2, subhúmedos entre 43.2 a 55 hasta subhúmedos de humedad alta, mayores a 55. La evapotranspiración potencial (según Thornthwaite, 1948) va de los 935.9 mm (C. Zináparo (8)) a 1691.8 mm (Caleta (5)). El número de meses húmedos ( $\geq 100$  mm) varía de 0 (Calipam (13)) a 4.7 (Las Flores (16) y El Pensil (17)) y los meses secos de 6 (Sayil (20)) a 9.2 (La Burrera (1)) (Tabla 4.1).

Los sitios presentan una combinación de variables climáticas que los hace capaces de soportar comunidades secas que estructural y florísticamente pueden ser caracterizadas como SBC. Por ejemplo en algunos sitios con precipitaciones bajas la presencia de temperaturas menores promueve que la demanda evapotranspirativa por parte de la vegetación sea menor y por lo tanto puedan desarrollarse ahí las selvas bajas; en otros casos el incremento de la proporción de la lluvia en los meses “fríos” tiene este mismo efecto.

Los sitios se establecen en distintos sustratos litológicos (Tabla 4.2), aunque el dominante es la roca caliza como en Cosalá (3), C. Tuxpan (11), C. Zopilote (12), Calipam (13), Jocotipac (15), Las Flores (16), Ayutla (18), La Trinitaria (19) y Sayil (20); seguidos por la andesita en Jesús María (4), Caleta (5), C. Zináparo (8), Infiernillo (9) y El Limón (10); el esquisto en Copalita (6) y Cuicatlán (14); gneis en La Burrera (1); arenisca en Alamos (2); argilita Tehuantepec (7) y basalto en El Pensi I(17).

Las características edáficas en las que se asientan los sitios de SBC seleccionados son muy variables (Tabla 4.2). Es importante señalar que estas selvas se asientan preferentemente en laderas de cerros con pendientes de fuertes a moderadas, por lo que los suelos son muy someros, en donde es frecuente observar afloramientos de rocas. El carácter caducifolio de las selvas bajas propicia que la hojarasca ingrese al suelo, siguiendo un patrón temporal marcadamente estacional, ya que cae en pulsos intensos en una temporada corta y se descompone durante la temporada de lluvias, para volver a acumularse en el siguiente evento de caída (Martínez-Yrizar y Sarukhán, 1990; Martínez-Yrizar, 1995).

Tabla 4.1. Localización y características climáticas de los 20 sitios de estudio de selva baja caducifolia en México.

Sitio	Latitud Norte	Longitud Oeste	Altitud m s.n.m	Lluvia total (mm)	Temp. media (°C)	Osc. (°C)	% lluvia inv.	P/T	EP Thornthw. (mm)	Num. meses hum. >100 mm	Num. meses secos <60 mm	Tipo de clima Köppen (García, 1988)
1 La Burrera, BCS	23°30'	110°02'	538	482	22.0	9.3	7.4	21.9	1152.0	1.8	9.2	BS <sub>0</sub> (h')hw(e)
2 Alamos, Son.	27°15'	108°45'	666	664	23.8	12.7	9.6	27.9	1284.8	2.2	8.6	BS <sub>1</sub> (h')hw(x')(e')
3 Cosala, Sin	24°30'	106°45'	561	900	24.5	10.0	4.5	36.7	1335.1	3.7	7.6	Aw <sub>0</sub> (w)ig
4 Jesús María, Nay.	22°15'	104°35'	622	855	24.5	9.7	4.5	34.9	1379.1	3.5	7.6	Aw <sub>0</sub> (w)e
5 Caleta, Mich.	18°07'	102°52'	97	1200	27.0	2.6	2.8	44.4	1691.8	4.6	6.7	Aw <sub>1</sub> (w)i
6 Copalita, Oax.	15°50'	96°01'	60	800	26.5	1.6	0.8	30.2	1608.8	4.4	6.8	Aw <sub>0</sub> (w)ig
7 Tehuantepec, Oax	16°21'	95°24'	274	920	26.5	3.7	1.0	34.7	1642.2	4.3	6.7	Aw <sub>0</sub> (w)ig
8 C. Zináparo, Mich.	20°07'	102°02'	2020	880	19.0	6.2	2.7	46.3	935.9	4.1	7.1	(A)C(w1)(w)
9 Infiernillo, Mich.	18°21'	101°54'	237	640	27.4	4.3	4.9	23.4	1735.4	3.7	7.3	BS <sub>1</sub> (h')w(w)ig
10 El Limón, Mor.	18°32'	98°57'	1403	870	19.8	5.0	2.8	43.9	1060.8	3.9	7.2	Aw <sub>0</sub> (w)ig
11 C. Tuxpan, Gro.	18°24'	99°29'	1259	1050	22.9	6.6	1.4	45.9	1234.2	4.6	6.2	Aw <sub>1</sub> (w)ig
12 C. Zopilote, Gro.	17°45'	99°34'	863	690	25.6	4.6	1.8	27.0	1440.4	3.7	7.0	BS <sub>1</sub> (h')w(w)eg
13 Calipám, Pue.	18°17'	97°09'	1118	450	24.1	6.4	2.0	18.7	1277.4	0.0	7.5	BS <sub>0</sub> (h')w(w)eg
14 Cuicatlán, Oax.	17°50'	96°57'	1047	630	22.7	7.1	2.0	27.8	1142.2	1.7	8.0	BS <sub>1</sub> (h')w(w)eg
15 Jocotipac, Oax.	17°48'	97°01'	897	500	23.8	7.1	2.0	21.0	1249.6	1.7	8.0	BS <sub>0</sub> (h')w(w)eg
16 Las Flores, Tamps.	22°48'	99°24'	450	1370	23.3	10.5	3.6	58.8	1253.1	4.7	6.4	(A)Ca(w <sub>2</sub> )(w)(e)
17 El Pensil, Tamps.	22°45'	99°24'	380	1350	23.5	10.5	3.6	57.4	1253.1	4.7	6.4	(A)Ca(w <sub>2</sub> )(w)(e)
18 Ayulla, Qro.	21°24'	99°35'	670	787	24.1	7.5	3.9	32.7	1263.1	4.2	7.0	Aw <sub>0</sub> (w)(e)g
19 Trinitaria, Chis.	16°01'	92°01'	890	1000	24.0	5.6	2.4	41.7	1259.7	4.7	6.6	Aw <sub>0</sub> (w)(i)g
20 Sayil, Yuc.	20°10'	89°38'	100	932	26.5	5.9	7.5	35.2	1570.9	5.0	6.0	Aw <sub>0</sub> (i)g

Tabla 4.2. Características edáficas de los 20 sitios de estudio de selva baja caducifolia en México.

Sitio	Tipo de Roca	Arena (%)	Limo (%)	Arcilla (%)	pH 1:2	Materia Orgánica (%)	CICT (me/100g)	N total (%)	P total (%)	P asimilable (ppm)	Ca (me/100g)	Mg (me/100g)	K (me/100g)	Na (me/100g)	Sat. de bases (%)
1	Gneis	70.0	12.0	18.0	6.60	3.60	4.66	0.2056	0.0506	23.40	2.75	0.25	0.08	0.08	67.81
2	Arenisca	52.0	20.0	28.0	6.65	5.83	31.61	0.2849	0.0769	29.15	21.00	6.50	0.42	0.19	88.93
3	Caliza	38.0	34.0	28.0	7.30	18.86	48.83	1.0208	0.1045	20.55	38.00	6.50	0.66	0.17	92.83
4	Andesita	49.8	21.2	30.0	6.91	4.85	43.98	0.2367	0.0743	7.95	11.37	3.97	0.57	0.16	36.54
5	Andesita	36.6	25.6	37.8	6.95	7.46	63.71	0.4088	0.0447	8.73	9.28	3.54	0.81	0.22	21.74
6	Esquisto	48.0	20.0	32.0	6.65	4.97	10.15	0.2522	0.0427	25.55	4.75	2.50	0.27	0.13	75.37
7	Argilita	19.3	45.5	35.1	7.44	5.50	36.80	0.3035	0.0705	6.26	11.16	3.65	0.47	0.14	41.48
8	Andesita	36.0	38.0	26.0	6.35	13.02	33.23	0.6170	0.0506	18.15	20.25	8.50	0.78	0.20	89.47
9	Andesita	40.2	24.2	35.6	7.13	3.91	120.40	0.2207	0.0557	25.44	6.21	1.53	0.41	0.09	6.84
10	Andesita	33.1	31.6	35.3	6.72	6.86	56.33	0.3816	0.0877	14.90	12.58	4.82	0.32	0.17	31.76
11	Caliza	54.4	20.8	25.8	7.84	10.98	26.32	0.6681	0.0730	3.63	19.06	3.14	0.34	0.16	86.28
12	Caliza	34.6	29.4	36.0	8.11	7.39	30.31	0.3980	0.0672	5.43	12.64	2.41	0.39	0.17	51.50
13	Caliza	23.9	40.0	36.1	7.82	3.20	29.39	0.2603	0.0490	6.65	15.82	1.01	0.38	0.13	58.97
14	Esquisto	41.1	21.9	37.0	7.12	5.09	85.50	0.2712	0.0666	11.53	5.78	1.09	0.36	0.09	8.56
15	Caliza	23.4	37.4	39.2	8.12	5.21	28.50	0.3247	0.0660	4.27	11.20	1.10	0.36	0.13	44.88
16	Caliza	48.0	28.0	24.0	7.10	26.24	64.86	1.3158	0.1595	28.45	48.75	12.50	0.94	0.17	96.15
17	Basalto	59.0	28.0	13.0	5.95	47.72	43.07	2.2276	0.1537	23.70	36.25	2.50	0.60	0.22	91.87
18	Caliza	49.0	28.0	23.0	7.30	22.66	57.61	1.3283	0.1449	31.80	43.50	9.75	0.74	0.12	93.92
19	Caliza	42.0	44.0	14.0	7.05	21.90	47.79	1.1493	0.1097	19.40	39.50	4.00	0.57	0.22	92.08
20	Caliza	42.0	28.0	30.0	7.25	12.13	39.79	0.6452	0.0446	24.90	29.95	5.75	1.10	0.19	92.96

La textura de los suelos es de migajón arcilloso ó arcilloso-arenoso en la mayoría de los casos; aunque lugares como La Burrera (1) contienen un porcentaje de arena de 70%, lo que hablaría de condiciones de drenaje alto. En general el pH tiende a ser neutro, si bien algunos sitios como C. Zopilote (12) y Jocotipac (15) tienen un pH de 8.1, en contraste con el El Pensil (17) con pH de 5.9. El contenido de materia orgánica es alto en casi todos los sitios, a excepción de La Burrera (1), Infiernillo (9) y Calipam (13), y se distingue El Pensil (17) con más de 47%.

La capacidad de intercambio catiónico (CICT) varía de 4.6 m.e./100g en La Burrera (1) hasta 120.4 en Infiernillo(9), pero sólo en los sitios La Burrera (1) y Copalita (6) los valores tienden a ser bajos, ya que (según Buol *et al.*,1981) 10 m.e./100g marcan el límite entre capacidades bajas y altas. La CICT de estos suelos podría considerarse como muy alta ya que están por encima de los 30 m.e./100g (según Cortés y Malagón, 1984). Estos valores altos se correlacionan con suelos menos intemperizados y con disponibilidad de minerales que constituyen reservas de nutrientes para las plantas.

El contenido de nitrógeno total oscila de 2.2 en El Pensil (17) a 0.2% en La Burrera (1); el porcentaje de fósforo total va de 0.15 en Las Flores (16) a 0.04% en Copalita (6); el fósforo asimilable mostró una amplia variación, de 31.8 ppm en Ayutla (18) a 3.6 en C. Tuxpan (11); el sitio Las Flores (16) contiene 48 m.e./100g de calcio, a diferencia de 2.7 en el La Burrera (1); el magnesio también contrasta considerablemente de 12.5 a 0.25 m.e./100g en Las Flores (16) y La Burrera (1); el potasio va de 1.1 m.e./100g en el Sayil (20) a 0.08 en La Burrera (1); el menor contenido de sodio lo presenta La Burrera (1), en contraste con 0.22 m.e./100g en La Trinitaria (19).

Esta variación en los parámetros físicos representa una amplísima gama de condiciones ambientales en las que se establecen estas comunidades. Es de esperarse que a la heterogeneidad ambiental se encuentre asociada, también, una amplia variación en la diversidad florística.

### **Riqueza florística de las selvas bajas caducifolias de México**

Los resultados de los análisis de riqueza de especies se muestran con detalle en la Tabla 4.3. El número total de especies con un DAP  $\geq 1$  cm (incluyendo todas las formas de vida consideradas en la muestra) que pueden encontrarse en selvas bajas caducifolias de México a la escala de

Tabla 4.3. Riqueza florística de sitios de los 20 sitios de estudio de selva baja caducifolia de México.

Sitio	Número de especies					lianas ≥1	lianas ≥2.5	Número de Géneros	Número de Familias	H' Índice de Shannon	EH' Índice de Equitatividad	D <sub>Mg</sub> Índice de Margalef	I/D Índice de Simpson
	total ≥1	total ≥2.5	árboles ≥2.5	total ≥10	total ≥30								
1	56	49	41	22	7	9	8	52	29	3.47	0.859	8.88	24.98
2	46	40	35	25	9	7	5	38	22	2.84	0.741	7.27	9.97
3	80	70	58	30	9	<u>16</u>	<b>12</b>	69	33	3.81	0.868	12.64	34.58
4	63	45	42	28	6	6	3	55	27	3.50	0.844	9.70	20.65
5	<b>123</b>	<b>97</b>	<b>90</b>	<b>51</b>	<u>11</u>	<b>17</b>	7	<b>105</b>	<u>45</u>	<b>4.17</b>	0.866	<b>18.35</b>	<u>39.76</u>
6	<i>107</i>	<u>86</u>	<u>76</u>	<u>47</u>	<b>15</b>	<i>14</i>	<u>10</u>	<u>89</u>	<b>46</b>	3.98	0.852	<i>15.95</i>	30.38
7	76	60	58	27	7	4	2	65	38	3.65	0.842	11.28	25.66
8	48	37	34	22	3	5	3	40	24	3.40	0.878	7.07	36.71
9	<u>115</u>	78	73	<i>40</i>	3	<i>14</i>	5	<i>86</i>	<i>38</i>	<i>4.07</i>	0.856	<u>17.15</u>	30.63
10	76	57	50	27	6	12	7	54	26	3.63	0.838	11.28	21.57
11	80	66	63	33	6	5	3	67	31	3.74	0.858	11.58	30.71
12	95	77	75	37	9	9	2	67	32	<u>4.09</u>	<b>0.899</b>	14.44	<b>49.28</b>
13	29	22	22	11	2	1	0	26	15	2.96	0.879	4.21	13.92
14	90	65	63	32	5	4	2	68	32	3.78	0.835	13.39	28.94
15	66	53	52	20	3	2	1	54	26	3.54	0.844	9.78	23.46
16	61	48	41	24	<i>10</i>	10	7	55	31	3.37	0.819	9.03	18.36
17	57	41	33	15	4	<i>14</i>	8	52	33	3.12	0.771	8.42	13.33
18	72	47	44	21	4	10	3	64	31	3.80	<u>0.888</u>	10.68	35.39
19	61	57	52	27	5	8	5	53	34	3.39	0.824	9.03	20.54
20	83	65	53	19	8	<u>16</u>	<b>12</b>	67	38	3.91	<i>0.884</i>	12.33	<i>36.96</i>

Nota: En cada columna están señalados los valores más altos para cada parámetro; con **negritas** el valor más alto, subrayado el segundo y con *itálicas* el tercero.

0.1 ha, va desde 29 especies en Calipam (13), hasta 123 en Caleta (5), con un promedio de 74 ( $\pm 24$ ) especies para todos los sitios. El sitio Calipam (13), ubicado en la zona semiárida de Tehuacán-Cuicatlán, representa en varios aspectos, el extremo de la distribución de las selvas bajas, por sus condiciones ambientales y por su contacto directo con vegetación de afinidades xéricas; sin embargo, sus características estructurales y florísticas permiten clasificarlo como selva baja caducifolia. Este sitio presentó la más baja riqueza de especies de DAP  $\geq 1$  (29 spp.), la cual es 2.6 veces más baja que el promedio de todos los sitios. Los sitios con mayor diversidad están localizados en la costa del pacífico (Caleta (5) y Copalita (6)) y en la cuenca del Balsas (Infiernillo (9) y C. Zopilote (12)).

La riqueza de especies con DAP  $\geq 2.5$  cm es en promedio de 58, con un ámbito que va desde 22 hasta 97; por lo tanto los sitios Caleta (5) y Copalita (6) con 97 y 86 especies respectivamente, presentan una riqueza florística semejante a la que se encuentra en la región de mayor riqueza, Chamela (Lott *et. al.*, 1987), en donde la diversidad es de hasta 103 especies. El incluir las especies con diámetros mayores a 1 cm y menores a 2.5 significó considerar una parte muy importante de la comunidad a nivel estructural, ya que en algunos casos constituyen cerca del 50% de los individuos de un sitio. A nivel de especies, considerar a los individuos  $\geq 2.5$  cm representan en promedio  $\approx 80\%$  del total de las especies.

La diversidad de árboles mayores a los 10 cm de DAP en 0.1 ha que se encuentra en las SBC es en promedio de 28 especies. El ámbito encontrado va desde 11 (Calipam (13)) ó 15 (El Pensil (17)) hasta 47 o 51 (Copalita (6) y Caleta (5)). Algunas especies de árboles alcanzan diámetros grandes ( $\geq 30$  cm) y, en muchos casos estos elementos son muy evidentes, o se distinguen como emergentes. En sitios como Calipam (13), C: Zináparo (8), Infiernillo (9) y Jocotipac (15) sólo hay de 2 a 3 especies que alcanzan este diámetro; en otros sitios como en Las Flores (16) se contaron 10 y en los sitios Caleta (5) y Copalita (6) se encuentran 11 y 15 respectivamente; el promedio para esta clase es de  $\approx 7$  especies en 0.1 ha.

La presencia de lianas es muy variable. En sitios como en Calipam (13) solamente se encontró una especie de liana con diámetro mayor a un centímetro, pero no hay ninguna que alcance los 2.5 cm de DAP. Especies de lianas que incluyen diámetros pequeños se encuentran hasta 17 en Caleta (5), 16 en Cosalá (3) y Sayil (20) o 14 en Copalita (6), Infiernillo (9) y El Pensil (17). El número de especies de lianas con diámetros  $\geq$  a los 2.5 cm es menor y los sitios en los que se encuentra la mayor riqueza albergan 12 especies (Cosalá (3) y C. Zopilote (12)).



La riqueza florística se refleja también en la composición taxonómica representada a nivel genérico; en sitios como Caleta (5) alcanza su máxima variedad ya que las especies que componen la muestra se reparten en 105 géneros, lo que significa que casi cualquiera de las especies detectadas pertenece a un género diferente (cociente especies/géneros= 1.17); también en los sitios Copalita (6) y Infiernillo (9) se encuentran valores muy altos con 89 y 86 géneros, respectivamente. Para los sitios analizados el promedio es de 61 géneros.

El número de familias fluctúa entre 15 y 46, con un promedio de 32. Los sitios Caleta (5) y Copalita (6) son los que presentan la mayor riqueza a este nivel (45 y 46 familias respectivamente). Cabe aclarar que estas cifras se refieren todas las familias, incluyendo las especies de diámetros pequeños. Si se considera el número de familias presentes en un sitio con diámetros  $\geq$  a 2.5 cm el sitio Caleta (5) alcanza 43 familias, Copalita (6) tiene 40, Sayil (20) e Infiernillo (9) con 33, en contraste con Calipam (13) con solo 10 familias y Jesús María (4) con 19.

## **Indices de diversidad**

### **Diversidad local ( $\alpha$ )**

En la Tabla 4.3 se muestran los resultados de los cálculos para los índices de diversidad en cada uno de los sitios muestreados. De acuerdo al índice de Shannon los sitios con diversidad más alta son Copalita (5), C. Zopilote (12) e Infiernillo (9) con valores mayores a 4 y el menos diverso es Alamos (2) con un índice de 2.84. La diferencia entre sitios se hace más evidente con el índice de Simpson, que es más sensible a los cambios en las abundancias de las especies comunes (Peet, 1974). Para este caso el sitio más diverso resulta ser C. Zopilote (12), que también es el más equitativo de acuerdo al índice EH'. La diversidad más baja está representada, según Simpson, en los sitios Alamos (2), El Pensil (17) y Calipam (13).

El índice de Margalef está altamente relacionado con el de Shannon y arroja resultados muy similares en cuanto a la equitatividad. Los sitios resultan ser bastante homogéneos, solamente los sitios Alamos (2) y El Pensil (17) presentan valores menores a 0.8.

En las muestras de SBC se encuentra una gran proporción de especies representadas por un sólo individuo; al igual que en otros sitios tropicales las gráficas

especies/individuos, muestran muchas especies raras. Las curvas especie-área obtenidas para las selvas bajas indican que aun después de haber muestreado 0.1 ha la curva no llega a la asintota, lo que significa que de continuar el muestreo el número de especies tendería a incrementar (cf. capítulo anterior, Fig. 3.20). Esto aumenta la posibilidad de que en distintas muestras en el mismo sitio, el número de especies se puede mantener, pero probablemente las especies que componen a cada muestra serían diferentes, lo cual contribuye con la alta diversidad local ( $\alpha$ ).

## Similitud florística

### Diversidad regional ( $\beta$ )

La composición florística de los 20 sitios analizados de selvas bajas de México está representada por alrededor de 900 especies. Gran parte de éstas (72%) solamente fueron muestreadas en un solo sitio (Fig. 4.1). No existe una sola especie que se haya encontrado en los 20 sitios; la más comúnmente distribuida, *Lysiloma divaricata*, se encuentra en 12 de los sitios analizados. *Plumeria rubra f acutifolia* y *Juliana adstringens* se encuentran en 10 sitios y a *Capparis incana* y *Euphorbia schlechtendalii* se les encuentra en 9 de los sitios. Esto implica un gran recambio de especies en el área de distribución de estas selvas y por lo tanto elevados niveles de diversidad regional ( $\beta$  y  $\gamma$ ). Las marcadas diferencias en la composición de especies de las comunidades establecidas en su ámbito geográfico, señalan una alta diversidad  $\beta$ .

La similitud florística entre los sitios, calculada con el coeficiente de Sørensen refleja muy baja similitud (Tabla 4.4). El promedio general del índice es de 9%. La mayor proporción es de 44% de similitud (entre los sitios Las Flores (16) y El Pensil (17)), con 27 especies compartidas. Es decir la disimilitud entre estos sitios es cercana al 56%, a pesar de que estos sitios prácticamente son contiguos. Sin embargo, en este caso uno de los sitios está asentado sobre roca caliza (Las Flores (16)) y el otro en roca basáltica (El Pensil (17)).

Los sitios Cuicatlán (14) y Jocotipac (15) se encuentran muy cercanos en el valle de Cuicatlán y comparten 35 especies con una similitud de apenas 44%; fuera de estos casos las similitudes florísticas entre los sitios llegan incluso a ser nulas en el 7% de los casos (Tabla 4.4).

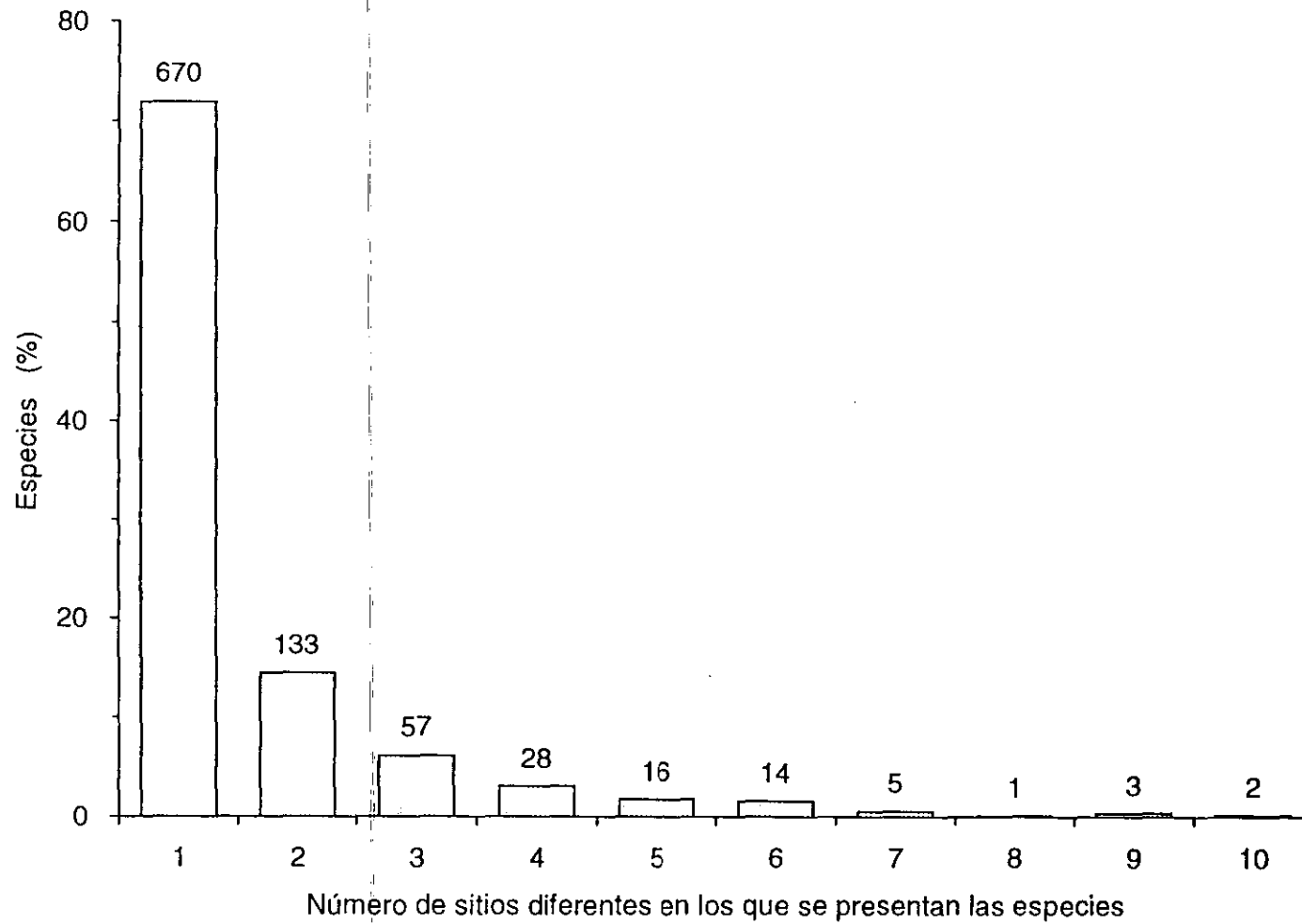


Figura 4.1. Distribución de las especies en los sitios censados de selva baja caducifolia en México. El número sobre la barra indica el número de especies que se encuentran en esa categoría.

Tabla 4.4. Similitud florística (Índice de Sorensen y número de especies compartidas) entre los 20 sitios de estudio de selva baja caducifolia en México. En negritas se indican los casos de mayor similitud.

Sitio	Índice de Similitud de Sorensen %																			
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20
1		8	4	2	6	4	3	4	0	2	3	0	0	1	2	4	4	2	3	3
2	4		<b>27</b>	15	8	11	10	2	9	10	10	3	0	9	4	4	8	2	8	2
3	3	17		14	9	11	12	2	5	6	11	5	0	7	3	10	10	7	9	4
4	1	8	10		11	9	14	4	14	17	17	14	4	12	8	3	7	9	13	1
5	5	7	9	13		21	16	2	18	8	10	6	0	5	4	8	6	4	9	7
6	3	8	10	8	24		22	3	19	14	9	6	4	7	7	6	5	2	10	8
7	2	6	9	11	16	20		5	15	13	13	10	6	17	13	6	9	8	7	6
8	2	1	1	2	2	2	3		2	8	5	0	0	7	0	7	11	5	0	6
9	0	7	5	12	21	21	14	2		19	14	21	6	19	17	2	4	6	6	6
10	1	6	5	12	8	11	10	5	18		19	12	0	16	10	6	9	7	9	4
11	2	6	9	12	10	8	10	3	14	15		<b>27</b>	<b>28</b>	<b>24</b>	18	6	6	7	11	3
12	0	2	4	11	7	6	9	0	22	10	24		19	<b>28</b>	25	1	4	10	9	1
13	0	0	0	2	0	3	3	0	4	0	3	12		<b>24</b>	<b>40</b>	0	0	4	2	2
14	1	6	6	9	5	7	16	5	19	13	20	26	14		<b>44</b>	5	8	6	9	2
15	1	2	2	5	4	6	6	0	15	7	13	20	19	35		3	7	7	6	1
16	2	2	7	2	7	5	6	4	2	4	4	1	0	4	2		<b>46</b>	<b>28</b>	7	10
17	2	4	7	4	5	4	6	6	3	6	4	3	0	6	4	27		<b>23</b>	7	9
18	1	1	5	6	4	2	6	3	5	5	5	8	2	5	5	18	15		6	3
19	2	4	6	8	8	8	11	0	5	6	8	7	1	7	4	4	4	4	4	1
20	2	1	3	1	7	8	5	4	6	3	2	1	1	2	1	7	6	2	1	

Numero de especies compartidas

En la Figura 4.2, se ven claramente las tendencias en las relaciones de similitud de especies entre los sitios muestreados. En los intervalos que van de 0.1 a 13.5 en los valores del índice de diversidad se agrupan prácticamente el 75% de las similitudes entre los sitios. La mayor frecuencia se concentra en el intervalo que comprende entre 4.6 y 9 (34%) y disminuye hasta aparecer sólo algunos casos (mencionados anteriormente) en donde la similitud es mayor al 36%. Lo anterior implica composiciones florísticas, a nivel de especie, muy distintas entre los sitios de selva baja, lo que supone procesos de diversificación local y alta diversidad  $\beta$ .

Otra forma de ubicar las afinidades florísticas entre los sitios, es analizar el dendrograma que agrupa los sitios de acuerdo a las especies compartidas y a sus abundancias (Fig. 4.3). El primer gran grupo comprende de los sitios 9 al 14, exceptuando al 10, que están ubicados dentro de la Cuenca del Balsas y la zona del Valle de Tehuacán-Cuicatlán. Los sitios más afines son Jocotipac (15) y Calipam (13) con relaciones cercanas a Cuicatlán (14) (todos estos dentro del valle de Tehuacán) y que llegan a relacionarse con los sitios de la Cuenca del Balsas (C. Tuxpan (11) y C. Zopilote (12)). Se separa un poco más del grupo el sitio Infiernillo (9) que contiene un mayor número de especies no compartidas.

Otro grupo bien definido lo constituyen los sitios Las Flores (16), El Pensil (17) y Ayutla (18), ubicados en el área del Golfo de México; los primeros dos son los más similares (ver índice de similitud) y se asemejan en cierto grado con Ayutla (18), situado en el límite sur de la distribución de las selvas bajas en la porción media de la vertiente del Golfo. El sitio 20 (Sayil), que se localiza en la península de Yucatán, tiene una composición florística muy poco relacionada con los demás sitios. El sitio Caleta (5) destaca como una entidad distinta, ya que es uno de los de mayor diversidad y la proporción de especies compartidas con otros es baja (ver Tabla 4.4).

En el extremo del diagrama un grupo más definido lo forman los sitios La Burrera (1), Alamos (2) y Cosalá (3) localizados en el norte de la vertiente pacífica y que tienen cierta afinidad con la península de Baja California. Los sitios Copalita (6) y Tehuantepec (7) se relacionan florísticamente por su ubicación en la porción sur del Pacífico y que comparten especies con La Trinitaria (19) establecido en la depresión de Chiapas.

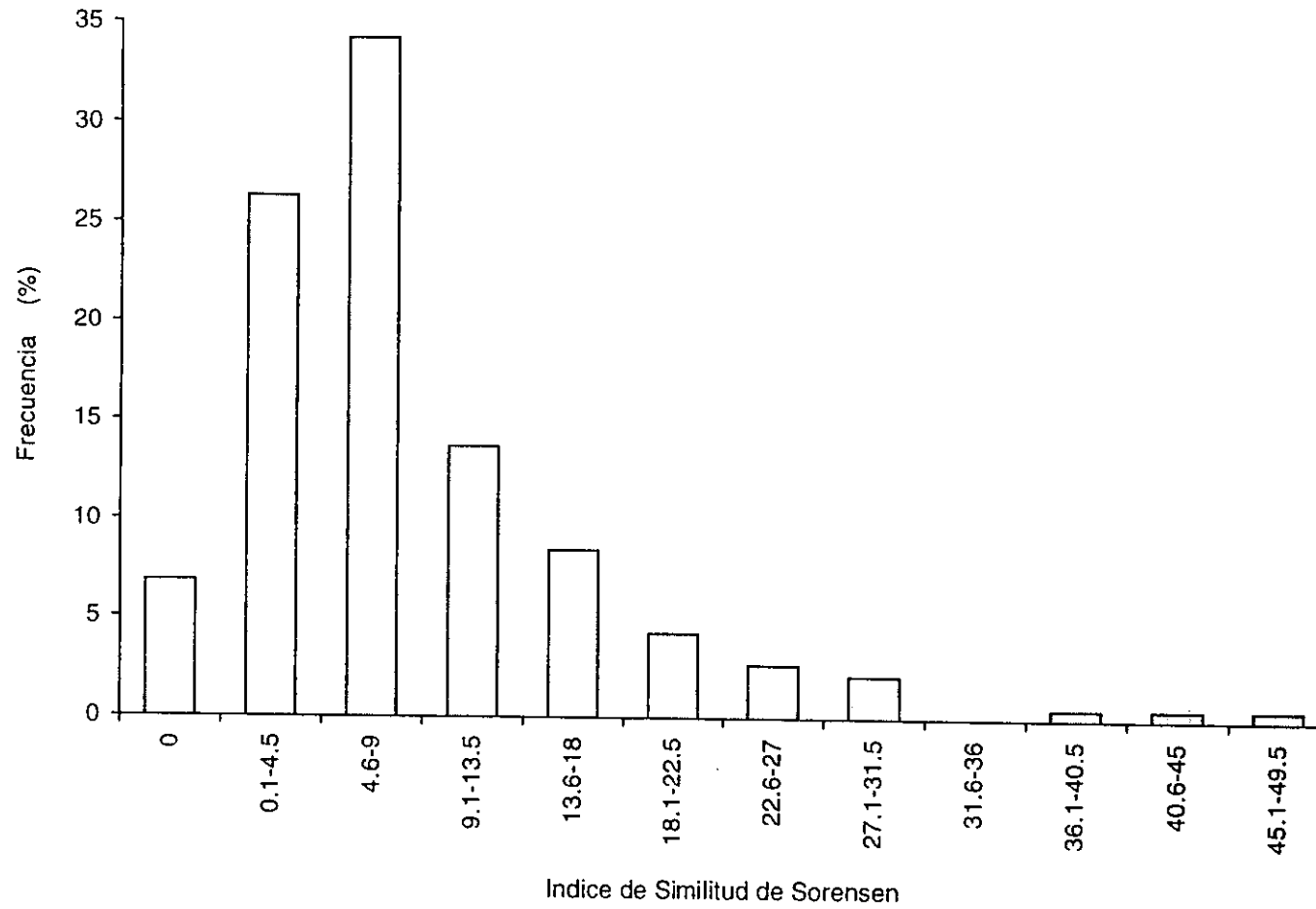


Figura 4.2. Distribución de las frecuencias de los valores de índice de similitud entre los 20 sitios de selva baja caducifolia en México.

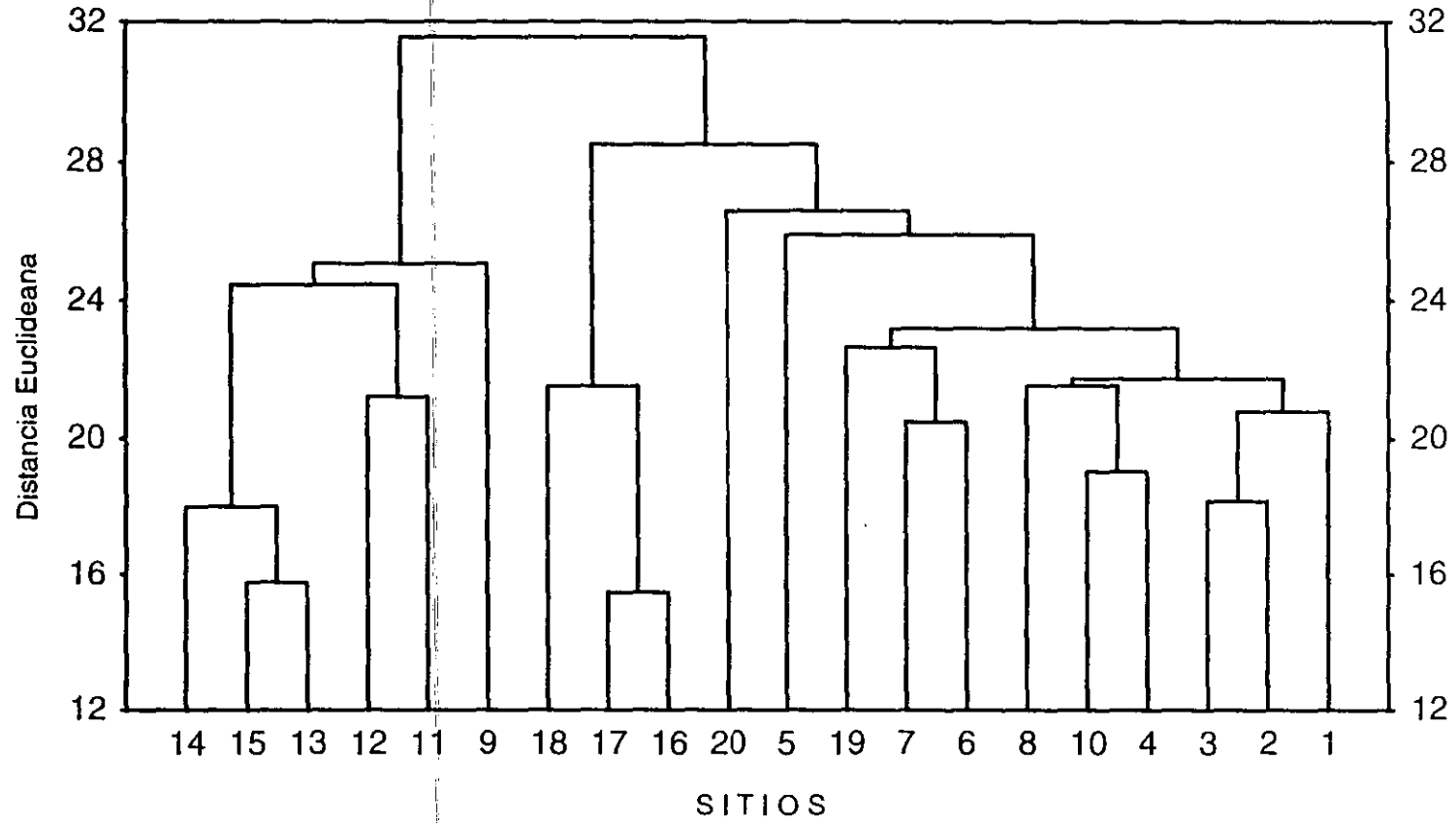


Figura 4.3. Dendrograma de las relaciones florísticas entre los 20 sitios de selva baja caducifolia en México, construido con base a la presencia y abundancia de especies (ver detalles en el texto).

Finalmente el grupo formado por los sitios El Limón (10), Jesús María (4) y C. Zináparo (8) que no son cercanos, comparten ciertas similitudes, aún cuando podría pensarse que El Limón (10) debería pertenecer al grupo de la Cuenca del Balsas.

### Relación lluvia-diversidad

Para determinar la presencia de patrones que muestren si la diversidad está relacionada con algunos parámetros ambientales, se analizó la relación entre la precipitación total anual y el número de especies de plantas por sitio (cf. Gentry, 1982b y 1988b). La riqueza de especies para los sitios de México, no mostró una relación lineal significativa ( $P < 0.05$ ) entre la lluvia y la diversidad en ninguno de los grupos de plantas; es decir, considerando los diferentes clases diamétricas y las formas de vida (todas las especies, los árboles y las lianas). En la Tabla 4.5 se muestra que no hay relación significativa entre el número de especies y la cantidad de lluvia total anual; la relación más alta la presentan las lianas en donde la lluvia explica únicamente el 46% de la variación en la diversidad.

En el primer intento que hizo Gentry (1982b) por relacionar la lluvia con la diversidad encontró que la ecuación que explica la variación es la siguiente:

$$y = 0.05676(x) - 1.2 \quad (r = 0.93 \quad (P < 0.01)) \quad \text{para todas las plantas con DAP} \geq 2.5 \text{ cm.}$$

donde  $y$  = número de especies esperada y,  $x$  = precipitación anual en mm.

Si se usa esta ecuación para predecir cuantas especies se esperarían en los sitios de SBC en México se encuentra que, en los sitios de Chamela (Lott *et al.*, 1987) e Infiernillo (9) el número de especies observadas rebasan a lo esperado por una magnitud de 150%. En otros sitios como Copalita (6), C. Zopilote (12), Cuicatlán (14) y Jocotipac (15) la riqueza florística es el doble de lo esperado por la predicción. En la Figura 4.4 se grafican las especies observadas y esperadas de acuerdo a la ecuación, para los 20 sitios analizados en este estudio y se incluyen los de Chamela (Lott *et al.*, 1987)

En promedio, el "exceso" de especies está cerca del 50% a lo esperado por la predicción. Aún cuando en la mayoría de los casos (17 sitios) la riqueza encontrada es mayor a lo esperado bajo el modelo de Gentry, en algunos casos (6 sitios) incluso la diversidad es menor a lo que predice la regresión, como en Las Flores (16) y El Pensil (17). Estos dos sitios presentan la mayor cantidad de lluvia ( $\approx 1350$  mm), y el "déficit" de especies está en el



Tabla 4.5. Valores del coeficiente de regresión lineal simple ( $r$ ), entre variables ambientales y la diversidad en los 20 sitios de estudio de selva baja caducifolia en México, para diferentes categorías de plantas. Los valores con asterisco (\*) son significativos ( $P < 0.05$ )

	Totales DAP $\geq$ 1 cm	Totales DAP $\geq$ 2.5 cm	Arboles DAP $\geq$ 2.5 cm	Arboles DAP $\geq$ 10 cm	Arboles DAP $\geq$ 30 cm	Lianas DAP $\geq$ 1 cm	Lianas DAP $\geq$ 2.5 cm
Altitud	-0.477*	-0.472*	-0.394	-0.331	-0.532*	-0.584*	-0.506*
Lluvia total	0.145	0.170	0.099	0.129	0.294	0.457*	0.391
Temperatura media	0.580*	0.568*	0.566*	0.456*	0.384	0.371	0.167
Oscilación térmica	-0.637*	-0.623*	-0.673*	-0.574*	-0.185	-0.147	0.072
Lluvia invernal	-0.232	-0.229	-0.327	-0.259	0.055	0.287	0.413
Meses húmedos	0.428	0.442	0.371	0.343	0.369	0.597*	0.467*
Meses secos	-0.288	-0.273	-0.251	-0.135	-0.142	-0.325	-0.180
Evapotranspiración Pot.	0.673*	0.648*	0.638*	0.561*	0.429	0.450*	0.225
% Arena	-0.081	-0.069	-0.157	-0.006	0.204	0.299	0.404
% Limo	-0.270	-0.229	-0.180	-0.324	-0.367	-0.291	-0.299
% Arcilla	0.432	0.367	0.452*	0.378	0.087	-0.156	-0.313
pH	0.116	0.148	0.253	0.021	-0.127	-0.393	-0.466*
Materia orgánica	-0.221	-0.231	-0.306	-0.345	-0.107	0.326	0.304
CICT	0.432	0.258	0.282	0.256	-0.261	0.260	-0.047
Nitrógeno Total	-0.219	-0.228	-0.299	-0.355	-0.125	0.315	0.284
Fósforo Total	-0.274	-0.308	-0.346	-0.345	-0.106	0.138	0.101
Fósforo asimilable	-0.061	-0.105	-0.229	-0.118	0.199	0.517*	0.573*
Calcio	-0.334	-0.305	-0.378	-0.419	-0.054	0.221	0.269
Magnesio	-0.198	-0.210	-0.266	-0.167	0.171	0.187	0.211
Potasio	0.034	-0.005	-0.059	-0.126	0.081	0.383	0.318
Sodio	-0.117	-0.008	-0.067	-0.024	0.186	0.313	0.286
Saturación de bases	-0.489*	-0.370	-0.465	-0.435	0.143	0.118	0.362

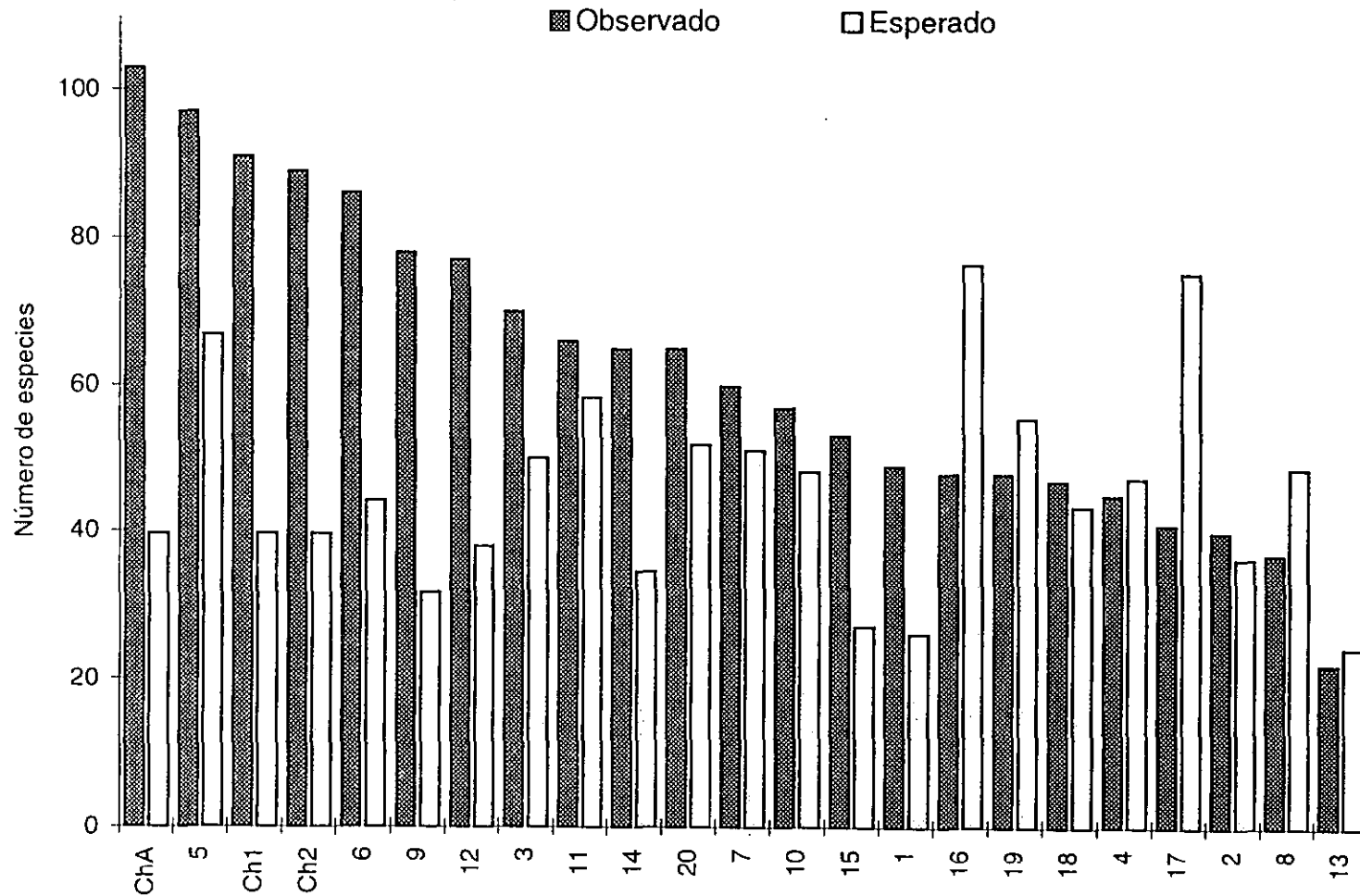


Figura 4.4. Número de especies totales con DAP  $\geq 2.5$  cm, en sitios de selva baja caducifolia. Las barras de la izquierda representan el número de especies observadas y las punteadas las esperadas de acuerdo a la regresión y la predicción de Gentry ( $y = 56.76(x) - 1.2$  ( $P < 0.01$ )). Los sitios están identificados por su clave numérica y los (CH) representan a los sitios de Chamela (Bullock *et al.*, 1987).

ámbito de 40 y 50% menos de lo esperado. También en C. Zináparo (8) y La Trinitaria (19), el número de especies observadas es menor en 25 y 15% de lo esperado de acuerdo a la regresión.

Lo anterior significa que las selvas bajas de México no se ajustan a la correlación encontrada originalmente por Gentry. Con un conjunto de datos más numeroso (al incorporar más sitios analizados con el mismo método, distribuidos en todo el mundo) Gentry (1988) propuso otra ecuación, que es la siguiente:

$$y = 0.0488(x) + 10.2$$

donde  $y$  = número de especies esperadas,  $x$  = precipitación anual en mm.

Esta relación que es significativa ( $r = 0.834$  ( $P < 0.01$ )), tampoco es aplicable para México. Cuando en este estudio, se grafican los sitios de SBC conjuntamente con una serie de datos de sitios del neotrópico recopilados por Gentry (1982b, 1988b, 1995) y por Clinebell *et al.* (1995), en los que se incluyen muestras de 0.1 ha de sitios tropicales húmedos y secos, en un ámbito de precipitación que va desde los 400 a los 4 000 mm y altitudes menores a los 2 000 m s.n.m, se observa que muchos de los sitios de México (13) están por encima de la recta que describe la relación lluvia-diversidad (Fig. 4.5). Fundamentalmente en sitios en donde la precipitación es menor a los 1 000 mm el exceso de especies es notable. En otros sitios neotropicales secos fuera de México, la mayoría de los cuales se encuentran en condiciones de mayor humedad (entre 1 000 y 1 600 mm), la tendencia es a la inversa y la mayor parte de ellos son más pobres que lo propuesto por la predicción (Fig. 4.5).

Al calcular la ecuación que describe la variación del número de especies en el Neotrópico relacionado con la lluvia anual, utilizando todo el cuerpo de datos, incluyendo los sitios de México (96 sitios en total), se obtiene una relación positiva, aún cuando la ecuación que describe esta regresión ( $y = 0.0445(x) + 22.9$ ) explica solo el 59% de la variación ( $P < 0.01$ ). Esto implica que existen otras variables que intervienen en la riqueza de especies en el Neotrópico.

### **Relación diversidad-variables abióticas**

Cuando se calculan las regresiones de cada una de las variables abióticas con la riqueza florística de las selvas bajas en México, el valor más alto se obtiene al relacionar el número

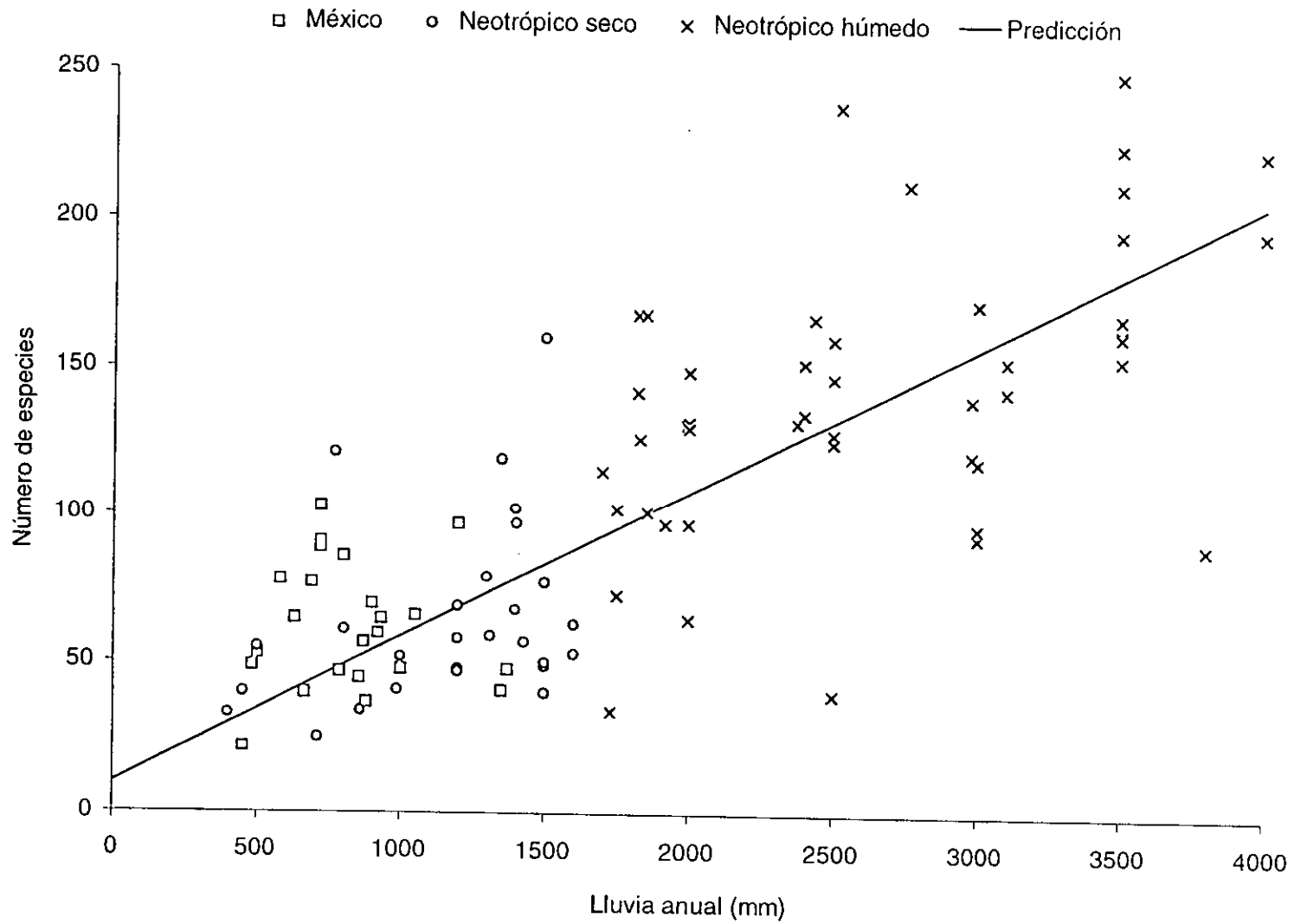


Figura 4.5. Relación lluvia-diversidad en sitios de 0.1 ha del Neotrópico, con la predicción de Gentry ( $y = 0.0488(x) + 10.2$  ( $P < 0.01$ )). Los sitios de México incluyen los de este estudio y los de Chamela, Jal. (Bullock *et al.*, 1987).

de especies con DAP  $\geq 1$ cm con la evapotranspiración potencial, con la que se puede explicar hasta el 67% de la variación. Un porcentaje de variación similar lo explica la oscilación térmica anual, la cual ejerce un efecto negativo en la diversidad, de manera que al incrementar la oscilación la riqueza de especies disminuye (Tabla 4.5).

Otras variables ambientales explican parte de la variación para ciertas categorías diamétricas. Por ejemplo, la temperatura media explica el 58% de la variación en especies con DAP  $\geq 1$ cm; el porcentaje de arcilla en el suelo explica el 45% en la riqueza de árboles con DAP  $\geq 2.5$ cm; la capacidad de intercambio catiónico se relaciona positivamente con la diversidad de especies totales con DAP  $\geq 1$ cm; la cantidad de fósforo asimilable se relaciona con el incremento en el número de lianas ( $r = 0.57$ ); de la misma manera el aumento en el número de meses húmedos se relaciona con el incremento en la presencia de especies de lianas.

En la Tabla 4.5 es posible también observar cómo las variables abióticas ejercen influencias distintas en cada una de las categorías diamétricas, así como en las formas de vida. Así, por ejemplo la cantidad de fósforo asimilable o el pH pueden tener cierta relación con la presencia de especies de lianas en un sitio, en contraste con la pobre correlación que presentan para las otros grupos de plantas, como los árboles y los arbustos.

### **Modelos de predicción de la diversidad en selva baja caducifolia**

Para el caso de los sitios de SBC en México, el análisis de las diferentes variables ambientales así como con sus términos cuadráticos, destaca la importancia de algunos factores del medio que intervienen en la variabilidad de la riqueza de especies en las selvas bajas. La combinación de factores que relacionan el efecto de la temperatura con la lluvia como la evapotranspiración potencial, así como la estacionalidad de la precipitación, en conjunto con parámetros edáficos adquieren un poder predictivo mayor que las correlaciones simples. La Tabla 4.6A resume las variables ambientales que de manera múltiple resultan significativas ( $P < 0.05$ ), y que son incorporadas para construir los modelos predictivos de la diversidad en las SBC de México, para cada una de las categorías de plantas analizadas

Es evidente que es la combinación de variables es la que puede dar una idea de los efectos del ambiente sobre la diversidad y que, además, actúan de distinta forma sobre

diferentes integrantes de las comunidades. Las ecuaciones que describen la relación entre la diversidad y las variables ambientales en las selvas bajas caducifolias en México se presentan en la Tabla 4.6B.

La diversidad en sitios de selva baja, considerando todas las especies con un DAP  $\geq$  1 cm se relaciona con la amplitud de la época con disponibilidad de agua (número de meses húmedos) y características del suelo, por lo que se incrementa con el número de meses húmedos y con el porcentaje de arcilla en el suelo y se ve influida por el tipo de sustrato en el que se establecen; tiene una relación cuadrática con la capacidad de intercambio catiónico y aumenta en sitios que se desarrollan sobre rocas tipo gneis y esquisto; se incrementa ligeramente en sustratos con arenisca y basalto y disminuye en áreas sostenidas en andesita y argilita. La combinación de estas variables explica casi el 90% de la varianza en la diversidad.

Para todas las especies con diámetros  $\geq$  2.5 cm, la oscilación térmica anual, las tasas de evapotranspiración altas y el incremento en altitud, ejercen un efecto negativo en la diversidad; el fósforo total en el suelo también se correlaciona negativamente con la diversidad. Los períodos más largos con disponibilidad de agua (número de meses húmedos) propician mayor riqueza de especies. Con estos factores se explica el 81% de la variación.

Para las especies de árboles con DAP  $\geq$  a 2.5 cm la diversidad disminuye con la altitud y con la oscilación térmica durante el año; se incrementa con el número de meses húmedos (aún cuando no linealmente, ya que interviene un término cuadrático de esta variable) y factores edáficos como el pH favorecen la diversidad y en sitios con mayor proporción de calcio la riqueza disminuye. La varianza explicada por este modelo es de 78%.

En las especies con diámetros mayores (DAP  $\geq$  10 cm) también afecta el tipo de sustrato en el que se desarrollan. En sitios con arenisca, esquisto, andesita y gneis la diversidad tiende a ser mayor. En cambio en los sitios sobre basalto y argilita la diversidad disminuye. Al parecer los ámbitos mayores de variaciones térmicas, la estación de lluvia más definida (es decir, porcentajes de lluvia invernal menores) y más prolongada (mayor número de meses húmedos) y una mayor evapotranspiración, incrementa la presencia de especies con mayor diámetro. Esta combinación de variables explica el 91% de la variación.

Tabla 4.6A. Significancia estadística (\*,  $p < 0.05$ ) de variables ambientales relacionadas en conjunto con la diversidad florística en sitios de selva baja caducifolia en México.

Variable	spT $\geq$ 1cm	spT $\geq$ 2.5cm	spA $\geq$ 2.5cm	spA $\geq$ 10cm	spA $\geq$ 30cm	spL $\geq$ 1cm	spL $\geq$ 2.5cm
Altitud	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	*	*	*
Altitud <sup>2</sup>	n.s.	*	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.
Oscilación térmica	n.s.	*	*	*	n.s.	n.s.	n.s.
No. meses húmedos	*	*	*	*	n.s.	*	*
No. meses húmedos <sup>2</sup>	n.s.	*	*	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.
EP Thornthwaite	n.s.	*	n.s.	*	n.s.	n.s.	n.s.
% lluvia invernal	n.s.	n.s.	n.s.	*	n.s.	n.s.	n.s.
% de arcilla	*	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.
pH	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.
CICT <sup>2</sup>	*	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.
P total	n.s.	*	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.
P asimilable	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	*	*
P asimilable <sup>2</sup>	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	*	*
Calcio	n.s.	n.s.	*	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.
Tipo de roca	*	n.s.	n.s.	*	n.s.	n.s.	n.s.
Total de la devianza explicada por el modelo	<b>128.6</b>	<b>88.6</b>	<b>83.4</b>	<b>60.9</b>	<b>6.4</b>	<b>39.9</b>	<b>35.8</b>

Nota. Las variables señaladas con (\*) son aquellas que en conjunto explican la mayor parte de la variación en la diversidad de especies en cada categoría (columna). spT = especies totales; spA = especies de árboles; spL = especies de lianas, para diferentes tamaños de DAP. El superíndice ( <sup>2</sup> ) indica el término cuadrático de la variable.

Tabla 4.6B. Ecuaciones para predecir la diversidad en selva baja caducifolia en México. spT = especies totales, spA = especies de árboles, spL = especies de lianas, para diferentes tamaños de DAP.

$$\ln \text{spT} \geq 1 = e (2.046 + 0.2484 (\text{No. meses húmedos}) + 0.03752 (\% \text{ de arcilla}) + 0.0036 (\text{CICT}^2) + X(\text{Tipo de roca}) )$$

X	Tipo de roca
0	caliza
0.1211	arenisca
-0.1549	andesita
-0.1588	argilita
0.3316	esquistos
0.1117	basalto
0.790	gneis

Devianza total = 145.05 19 g.l.  
Devianza residual = 16.45 10 g.l.  
R<sup>2</sup> = 88.9

$$\text{spT} \geq 2.5 = e (4.576 - 0.0416 (\text{Oscilación térmica}) - 0.00087 (\text{EP Thornthwaite}) + 0.432 (\text{No. meses húmedos}) + 0.0145 (\% \text{ de arcilla}) - 3.413 (\text{P total}) - 0.00000265 (\text{Altitud}^2) - 0.0424 (\text{No. meses húmedos}^2) )$$

Devianza Total = 109.5 19 g.l.  
Devianza residual = 20.56 12 g.l.  
R<sup>2</sup> = 81.22

$$\text{spA} \geq 2.5 = e (2.295 - 0.0001607 (\text{Altitud}) - 0.03229 (\text{Oscilación térmica}) + 0.3744 (\text{No. meses húmedos}) + 0.1936 (\text{pH}) - 0.008022 (\text{Ca}) - 0.04123 (\text{No. meses húmedos}^2) )$$

Devianza Total = 106.4 19 g.l.  
Devianza residual = 22.95 13 g.l.  
R<sup>2</sup> = 78.43

$$\text{spA} \geq 10 = e (0.3137 + 0.08306 (\text{Oscilación térmica}) + 0.001412 (\text{EP Thornthwaite}) + 0.1928 (\text{No. meses húmedos}) - 0.0002963 (\% \text{ de lluvia Invernal}^2) + X (\text{Tipo de roca}) )$$

X	Tipo de roca
0	caliza
0.7602	arenisca
0.4016	andesita
-0.3945	argilita
0.4540	esquistos
-0.4468	basalto
0.3723	gneis

Devianza total = 66.79 19 g.l.  
Devianza residual = 5.89 9 g.l.  
R<sup>2</sup> = 91.16

$$\text{spA} \geq 30 = e (2.27 - 0.0005958 (\text{Altitud}) )$$

Devianza Total = 29.69 19 g.l.  
Devianza residual = 20.34 9 g.l.  
R<sup>2</sup> = 31.48

$$\text{spL} \geq 1 = e (0.7212 - 0.0004517 (\text{Altitud}) + 0.2082 (\text{No. meses húmedos}) + 0.1169 (\text{P asimilable}) - 0.002861 (\text{P asimilable}^2) )$$

Devianza Total = 55.22 19 g.l.  
Devianza residual = 15.25 15 g.l.  
R<sup>2</sup> = 72.38

$$\text{spL} \geq 2.5 = e (-0.5249 - 0.0005305 (\text{Altitud}) + 0.1441 (\text{No. meses húmedos}) + 0.2368 (\text{P asimilable}) - 0.005885 (\text{P asimilable}^2) )$$

Devianza Total = 48.34 19 g.l.  
Devianza residual = 12.59 15 g.l.  
R<sup>2</sup> = 73.94



La única variable que explica los cambios en diversidad en especies con diámetros  $\geq$  a 30 cm es la altitud; conforme la altitud aumenta la riqueza disminuye. Sin embargo, en este caso apenas se explica el 31% de la varianza.

La riqueza de especies de lianas, ya sea considerando desde los diámetros pequeños ( $DAP \geq 1\text{cm}$ ), o con los diámetros desde 2.5 cm, se ve influenciada negativamente por el incremento en la altitud, pero aumenta en zonas en donde la humedad y la disponibilidad de fósforo asimilable es mayor. Estas variables explican alrededor del 73% de la variación.

Con excepción de las especies de árboles con  $DAP \geq 30\text{ cm}$ , el número de meses húmedos participa en todos los modelos; asimismo, la altitud interviene en cinco de ellos, lo cual indica la importancia de estas variables.

### **Composición florística y su relación con las variables ambientales**

En las Figuras 4.6A, B y C, se muestran los diagramas de ordenación para los sitios, las especies y las variables ambientales, respectivamente, en relación a los dos primeros ejes canónicos del análisis multivariado. Los resultados obtenidos en el análisis indican que los ejes 1 y 2, explican en conjunto sólo el 16.1% de la varianza (con 8.1 y 8% de la variabilidad respectivamente).

Los sitios se distribuyen a lo largo de los ejes de manera que es posible detectar las afinidades o disimilitudes entre ellos. En la Figura 4.6A (ordenación de los sitios) resalta la separación de los sitios 1 y 20, correspondientes a La Burrera, ubicado en la península de Baja California, y a Sayil en la península de Yucatán, respectivamente. Otro sitio que se separa del resto es el 8 (C. Zináparo), del área del Bajío.

El diagrama permite observar ciertas agrupaciones, como es el caso de los sitios 13 (Calipam), 15 (Jocotipac), 12 (C. Zopilote), 14 (Cuicatlán), 11 (C. Tuxpan) y 9 (Infiernillo). Todos ellos se ubican en la Cuenca del Balsas y en el Valle de Tehuacán-Cuicatlán. El sitio 10 (El Limón) también podría incluirse dentro del grupo de la región del Balsas. Otro grupo lo forman los sitios 16 (Las Flores), 17 (El Pensil) y 18 (Ayutla), establecidos en la vertiente del Golfo de México. Los sitios 2 (Alamos) y 3 (Cosalá) ubicados en la porción norte de la vertiente pacífica, podrían constituir un conjunto que se acercaría al otro grupo conformado por los sitios 5 (Caleta), 6 (Copalita) y 7 (Tehuantepec), que se desarrollan en la parte sur

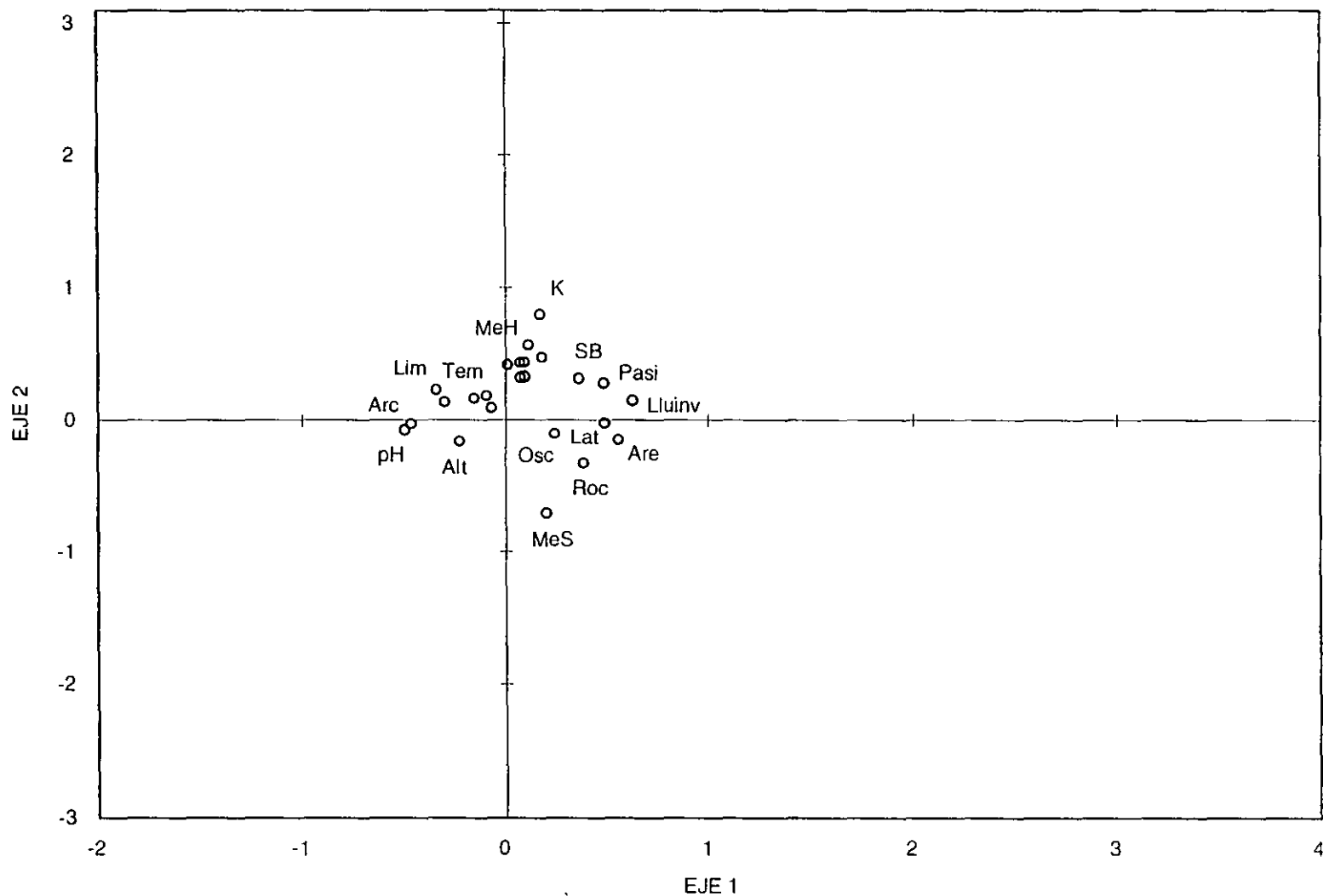


Figura 4.6C. Diagrama de ordenación de las variables ambientales consideradas en el análisis para los 20 sitios estudiados de selva baja caducifolia en México. (MeH = num. de meses húmedos, K = Potasio en el suelo, SB = saturación de bases, Pasi = fósforo asimilable, Lluinv = % de lluvia invernal, Osc = oscilación térmica, Lat = latitud, Are = % de arena, Roc = tipo de roca, MeS = num. meses secos, Alt = altitud, pH = pH del suelo, Arc = % de arcilla, Lim = % de arcilla, Tem = temperatura media anual.

de la vertiente del Pacífico. Los sitios 4 (Jesús María) y 19 (Trinitaria), el primero situado en el noroeste del país y el segundo en la depresión de Chiapas, tienden a ser intermedios entre el grupo del Balsas y los del Pacífico.

En la Figura 4.6B se observa la distribución de las especies en los ejes canónicos. Existe una gran concentración de especies en la parte central de los ejes, lo cual indica que esta gran amplitud en la composición florística contribuye a la gran variación en las selvas bajas. Algunos grupos de especies que se separan del conjunto general (como en la parte superior de la gráfica) incluyen especies como *Acacia gaumeri*, *Bahuinia herrerae*, *Caliphrantes palmeri*, *Diospyros cuneata*, *Guettarda gaumeri*, *Gymnopodium floribundum*, *Hybanthus yucatanensis*, *Lonchocarpus xuul*, *Luhea speciosa*, *Neomillpaughia emarginata*, *Parmentiera millspaughiana* y *Randia obcordata* entre otras, que solamente se encuentran en el sitio Sayil (20), en la península de Yucatán.

Conforme se dirigen las especies hacia el centro de los ejes se encuentran especies que además de en Sayil (20) se encontraron en otros sitios como *Callicarpa acuminata* y *Piscidia piscipula* que comparte con Las Flores (16); *Erithroxylum rotundifolium*, que se encontró también en Caleta (5); *Bahuinia divaricata* que fué censada en Infiernillo (9); *Arrabidaea floribunda* en Copalita (6); *Neea psychotroides* en Copalita (6) y Tehuantepec (7); *Pithecoctenium crucigerum* en Copalita (6) y El Limón (10).

Más hacia el centro se encuentran especies como *Acacia pennatula* que fue censada en Sayil (20), Las Flores (16), El Pensil (17), C. Zináparo (8) y El Limón (10); *Pisonia aculeata* encontrada en Sayil (20), Las Flores (16), El Pensil (17), Alamos (2) y Cosalá (3); *Bursera simaruba* censada en Sayil (20), Las Flores (16), El Pensil (17), La Trinitaria (19) y Tehuantepec (7) y *Chloroleucon mangense* compartida por Sayil (20), Alamos (2), Cosalá (3) y Tehuantepec (7).

Un poco más separado hacia valores más altos en el eje 1, se encuentra un conjunto que caracteriza al sitio C. Zináparo (8) establecido en el Bajío en donde se encontraron especies como *Heliocarpus terebinthaceus*, *Aralia humilis*, *Bursera palmeri*, *Cedrela dugessi*, *Colubrina triflora*, *Viguiera sphaerocephala*, *V. tomentosa* y *Zanthoxylon affine*. Entre este grupo y el de Yucatán se observa a *Chiococca alba* que se encontró en Sayil (20), El Pensil (17), C. Zináparo (8) y La Burrera (1).

En el extremo inferior derecho de la gráfica se agrupan especies como; *Bernardia lagunensis*, *Bursera microphylla*, *Celtis reticulata*, *Croton boregensis*, *Diospyros californica* var *californica*, *Erythrina flavelliformis*, *Euphorbia xantii*, *Jatropha cinerea*, *Mimosa xantii* y *Senna emarginata*, que en este caso solamente fueron censadas en el sitio 1 (La Burrera), ubicado en la península de Baja California. Los puntos cercanos representan especies como *Albizzia occidentalis* y *Stenocereus thurberi* que se encontraron también en Cosalá (3) y *Plumeria acutifolia* censada además en Alamos (2). En dirección hacia el centro se van localizando especies que además de ser censadas en La Burrera (1), se encontraron en otros sitios; tal es el caso de *Jatropha vernicosa* en Alamos (2); *Tecoma stans* en C. Zináparo (8) y Ayutla (18); *Manihot chlorosticta* en Caleta (5); *Pachycereus pecten-aboriginum* en Alamos (2), Caleta (5) y Copalita (6); *Hybanthus mexicanus* en Caleta (5), Copalita (6), Las Flores (16) y El Pensil (17).

Se observa otro pequeño grupo, cerca del centro, formado por *Bursera collina*, *Gouania mexicana*, *Brogniartia alamosana* y *Bombax palmeri*, especies que caracterizan a sitios como Alamos (2) y Cosalá (3).

En el otro extremo (en la sección de valores negativos de los ejes), se encuentran especies que sólo se encuentran en uno de los sitios del Valle de Tehuacán-Cuicatlán y en la Cuenca del Balsas, o que en otros casos fueron censadas en dos o tres sitios de estas zonas. Algunas de esas especies son: *Bursera arida* en Calipam (13); *Pachycereus hollianus*, *Caesalpinia melanadenia* y *Manihot chlorosticta* en Calipam (13) y Jocotipac (15); *Acacia subangulata* en Calipam (13) y C. Zopilote (12); *Cnidocolus tehuacanensis* en Jocotipac (15); *Bursera aloexylon* en Infiernillo (9), Cuicatlán (14) y Jocotipac (15); *Bursera multifolia* y *B. vejar-vazquezi* en C. Zopilote (12); *Bursera submoniliformis* y *B. morelensis* en C. Zopilote (12), Calipam (13), Cuicatlán (14) y Jocotipac (15).

La ubicación de las variables abióticas a lo largo de los ejes canónicos hace suponer que las diferencias en las condiciones ambientales de los sitios contribuyen a la variación en la composición de los sitios, pero no hay algún factor que sea el determinante en las diferencias en los sitios por los valores que presentan las variables en los ejes (Fig. 4.6C). Algunas variables como el porcentaje de lluvia invernal, que es el que alcanza el valor más alto en el eje 1, parecería ejercer cierta influencia en la diferencia de algunos sitios como los ubicados en la vertiente del Golfo; o el número de meses secos en sitios del norte de la vertiente pacífica.

## DISCUSIÓN

La información obtenida muestra que las selvas bajas caducifolias pueden ser tan diversas como algunas selvas tropicales húmedas. Esto destaca la importancia de este tipo de comunidades tropicales y que en diferentes estudios han sido opacadas por las exuberantes selvas húmedas. Actualmente tanto las selvas tropicales húmedas como las secas tienen igual riesgo de desaparecer (Janzen, 1988).

El análisis de la diversidad en sitios de 0.1 ha propuesto por Gentry (1982b, 1988b) constituye un buen estimador de la diversidad  $\alpha$  de las comunidades y muestreos adyacentes estiman el intercambio de especies entre comunidades (diversidad  $\beta$ ) (Clinebell *et al.*, 1995). Pero es fundamentalmente la posibilidad de comparar entre sitios lo que hace valioso que se haga referencia a un área determinada y a un tipo de muestreo. La única selva baja caducifolia que había sido evaluado en México con este método es el área de la Estación de Biología de Chamela, Jal. (Lott *et al.*, 1987) (ver Fig. 2.2), en donde se encontraron 83 y 92 especies en zonas de lomeríos y 105 en los arroyos ( $DAP \geq 2.5$  cm), lo cual excede la predicción propuesta por Gentry.

Los sitios de selva baja caducifolia estudiados en México muestran una gran diversidad florística y fundamentalmente una gran amplitud en la composición florística, ya que las especies que se desarrollan en un sitio son compartidas en proporciones muy bajas con otros sitios del mismo tipo de vegetación, tal y como lo muestra el índice de similitud. Estas afinidades se incrementan en la medida en que se trata de sitios contiguos o establecidos en áreas geográficas cercanas de forma que las especies puedan ser compartidas. Una característica de las especies que componen a estas selvas es el ámbito restringido de su distribución. También es evidente la presencia de especies en densidades muy bajas que podrían considerarse como especies "raras", lo cual es común en sitios tropicales (Hubbell y Foster, 1986) (Rabinowitz *et al.*, 1986)

La riqueza de especies de las selvas bajas caducifolias de México está en general, dentro de los ámbitos encontrados para el neotrópico seco. Bosques secos del neotrópico, con lluvias anuales menores a los 1 600 mm contienen también una gran variación en términos de riqueza, según lo reportan Gentry (1995) y Clinebell *et al.*, (1995), y cuya información puede ser comparada con los resultados de este estudio. Por ejemplo, en número total de especies ( $DAP \geq$

2.5 cm) se pueden encontrar sitios con riqueza de 25 hasta 121 especies; en diversidad de árboles con DAP  $\geq$  2.5 cm se reportan de 22 a 81; el número de especies de lianas con DAP  $\geq$  2.5 cm se pueden encontrar de 0 a 37 y la riqueza especies con DAP  $\geq$  10 cm puede ser de 17 a 39.

Esto significa que en promedio las selvas bajas de México estarían dentro del ámbito general conocido de los bosques secos neotropicales. aún cuando en casos como en la categoría de los árboles de más de 10 cm de DAP en algunos sitios, el número de especies puede ser mayor (Caleta (5) con 51 especies; Copalita (6) con 47). En contraste, la diversidad de lianas tiende a ser menor en los sitios mexicanos, ya que el máximo de especies de lianas con DAP 2.5 cm es de 12 en Cosalá (3) y Sayil (20). Sin embargo, Gentry (1991) menciona una tendencia a un decremento en el número de lianas con el aumento en la latitud, lo que en cierta manera explicaría la menor presencia de esta forma de vida en los sitios mexicanos.

Sitios con gran diversidad se encuentran en Colombia (Loma de los Colorados), en donde con cantidades de lluvia anual de  $\approx$  800 mm se han censado 121 especies (Gentry, 1995). Otros sitios como en Perseverancia, Bolivia, con precipitación de 1 350 reportan la presencia de 119 especies con DAP  $\geq$  2.5cm (Clinebell *et al.*, 1995). En contraste, sitios como en Riachuela, Argentina con lluvia anual de 1 200 mm tiene una riqueza de apenas 47 especies; otro caso es El Pargo, Perú, con 1 075 mm de precipitación y 37 especies. La mayor riqueza en las selvas bajas caducifolias de México se encuentra en Chamela, en donde con una precipitación anual de  $\approx$  700 mm se encuentran hasta 105 especies. En otros sitios como Caleta (5), con lluvia anual de 1 200 mm fueron censadas 97 especies; en Copalita (6) con precipitación total de 800 mm, se encontraron 86 especies, y en Infiernillo con 640 mm de lluvia, la riqueza de especies con DAP  $\geq$  2.5 cm fué de 76.

Estas variaciones en la diversidad se podrían explicar con la cantidad de lluvia anual, ésta fue la primera propuesta de Gentry (1982b). Él mismo en 1988 plantea que la relación lluvia-diversidad es más compleja que lo originalmente propuesto, y con la incorporación de más sitios (distribuidos en los trópicos) para el análisis, esto se confirma.

Los resultados obtenidos muestran que para el caso de las selvas bajas caducifolias de México no es posible plantear un modelo lineal que pueda ser empleado para predecir el número de especies que se establecen en un sitio, basado únicamente en el dato de la cantidad de lluvia total anual. Sería necesario por lo tanto, explorar el papel predictivo de otras variables. Es importante mencionar que, como patrón general de diversidad no se puede descartar la

importancia de la precipitación en este sentido, pero al parecer es más significativa para 46 sitios tropicales húmedos (lluvia anual entre 1 600 y 4 000 mm), en donde la correlación entre lluvia-diversidad explica el 54% de la variación, en contraste para 50 sitios secos la correlación solamente explica el 23% de la variación.

La precipitación total anual, no explica por sí sola la variación en la diversidad florística y esto es más notable en las selvas secas, debido a la estacionalidad de la lluvia. La lluvia como total anual pierde poder predictivo en cuanto a la riqueza de especies en estas selvas, no así en las húmedas, de menor estacionalidad, donde la precipitación anual es capaz de explicar parte de la variación. Sin embargo, la disponibilidad de humedad es muy importante, ya que el número de meses húmedos está incluido como una de las variables que significativamente explican la variación en la riqueza de especies en los modelos propuestos. Esto implica que la duración de la estación húmeda influye fuertemente en la diversidad y que sería necesario encontrar otros métodos o variables que den información más precisa sobre la disponibilidad del agua para las plantas.

Las diferencias en la diversidad encontrada en las SBC en México, con respecto a otros sitios similares neotropicales hace pensar que algunas condiciones particulares los hace distintos. Estas selvas se desarrollan en una compleja matriz ambiental, que contribuye a su heterogeneidad, lo que obviamente incluye en el incremento de la diversidad. La relación que existe entre la diversidad biológica de una región y su heterogeneidad geográfica es obvia. Por ejemplo, la gran diversidad de especies en algunos países como Colombia y México se puede relacionar con su amplia variación ecológica (Ricklefs, 1979). La gama de hábitats existentes se relaciona fuertemente con la heterogeneidad topográfica, ya que estas selvas se desarrollan en áreas de lomeríos y partes bajas de sierras, en pendientes y orientaciones contrastantes. Además la amplitud en la distribución geográfica incrementa las posibilidades de aislamientos y barreras, factores que pueden disparar la especiación. Otro factor que contribuye con la especiación es la tendencia a la aridez (Stebbins, 1952) y el ámbito de las SBC abarca áreas con este tipo de condiciones. Un ambiente con heterogeneidad en el relieve contiene diferentes hábitats que pueden ser ocupados por especies con distintos requerimientos.

En las SBC es común observar las condiciones microclimáticas que proveen los cambios en el relieve; en las cañadas se pueden encontrar especies casi perennifolias con requerimientos de humedad distintos (como p. ej. *Ficus*). Aún cuando no siempre estas cañadas (que tienen un microclima distinto), llegan a conformar verdaderas selvas con

elementos perennifolios intercalados entre la vegetación caducifolia, sí pueden llegar a constituirse como refugios o corredores de especies vegetales y animales y que contribuyen de esta manera a incrementar la diversidad de estas áreas estacionales (Meave *et al.*, 1991; Menalled y Adamoli, 1995; Ceballos, 1995).

Independientemente de los factores bióticos que intervienen en los procesos de la diversidad, el clima y el suelo son dos de los varios componentes del ambiente físico que afectan o determinan a la diversidad. Son éstos, algunos de los elementos que intervienen en procesos de generación y mantenimiento de la riqueza de especies en las comunidades y actúan desde la escala global, hasta la puntual (Ricklefs, 1987). Esto se ve reflejado en las selvas bajas analizadas, en las cuales existe una gran variación estructural y florística en un gran ámbito de condiciones ambientales.

Diversos autores han explorado las relaciones de las variables ambientales con la diversidad. Gentry (1988b) encuentra que existe una tendencia decreciente en la riqueza de especies al incrementar la altitud en sitios tropicales andinos; Currie y Paquin (1987) relacionan la diversidad en Norteamérica con la evapotranspiración; Gartland *et al.* (1986) encuentran una alta correlación entre el fósforo disponible en el suelo y la diversidad para una serie de muestras en Camerún; Huston (1980) integra una serie de variables edáficas para explicar la diversidad en bosques secos de Costa Rica; Clinebell *et al.* (1995) introducen variables climáticas y edáficas que contribuyan a explicar la diversidad en sitios neotropicales.

La variedad climática y edáfica contribuyen en gran medida a la creación de un sinnúmero de condiciones para el desarrollo de las comunidades. Estas condiciones se constituyen en factores limitantes para las especies (Roughgarden y Diamond, 1986), en particular para las plantas, lo cual trae consigo modificaciones en la diversidad florística, que a su vez influencia la diversidad de otros grupos de organismos. Independientemente de las interacciones bióticas, los organismos responden a las condiciones que les impone el ambiente. Incluso se ha sugerido que diferencias específicas en la tolerancia a bajos niveles de recursos esenciales y la heterogeneidad del recurso en el tiempo y espacio juegan papeles determinantes en la estructuración de las comunidades (Tilman, 1986).

Aspectos como la cantidad total de lluvia en un sitio intervienen en el tipo de comunidad que se establece en un sitio, pero otras características, como su distribución a lo largo del año, o la humedad que se recibe por la cercanía al mar, el rocío, etc. (y esto



relacionado con las condiciones térmicas), conforman una serie de interacciones que deben ser cuantificadas para poder llevar a cabo interpretaciones de su efecto en la diversidad. Particularmente en las selvas bajas la disponibilidad del agua en una determinada época del año, se constituye como una limitante para la vegetación.

Otro aspecto importante del clima es la predecibilidad, que se refiere a los cambios cíclicos en las condiciones (Thiery, 1982). Algunos elementos del clima son variables en el tiempo, pero predecibles, puesto que se repiten con algún intervalo definido, conformando así una heterogeneidad temporal. Otro tipo de efecto lo causa, además de la variación en la presencia de ciertos eventos, su intensidad. Este es el caso de los ciclones, cuya frecuencia e intensidad no son predecibles, pero son eventos que intervienen directamente en procesos de cambio en la composición y estructura de las comunidades (Dittus, 1985; Kelly *et al.*, 1988). Adicionalmente, existe una relación entre los elementos climáticos y la influencia que sobre ellos ejercen factores como la latitud, la altitud, el relieve, los patrones generales de circulación de la atmósfera o la distancia hacia el mar (García, 1989; Doryan, 1986).

El efecto que estas variables ejercen en las SBC se ve reflejada en la participación de algunas de ellas en los modelos obtenidos para explicar la diversidad. Por ejemplo, con excepción de las especies de árboles con DAP  $\geq 30$  cm, el número de meses húmedos participa en todos los modelos, lo que indica que la cantidad de humedad disponible en una determinada época influye en la diversidad de especies presente en las selvas bajas. Asimismo, la altitud interviene en cinco de ellos y es conocido como los cambios en ésta intervienen en la modificación de las condiciones térmicas. La estabilidad de la temperatura a lo largo del año, representada por la oscilación, es otra de las variables que interviene como un elemento a considerar en las predicciones.

De alguna manera el dato climático que se use en la búsqueda de las relaciones con la diversidad, es el resultado de una combinación de factores que contribuyen a la configuración de ese parámetro. Esto mismo sucede con las condiciones edáficas, que son el producto de una serie de interacciones como el tipo de relieve, el material parental, condiciones climáticas e incluso actividades de los organismos. Por tanto el aislamiento de un elemento difícilmente podría explicar las variaciones en la diversidad.

Si bien las características edáficas incluso pueden ser limitantes, aun no está muy claro específicamente cuál es su efecto en el aumento o reducción de la diversidad. Más que aclarar si algún elemento es el fundamental, parece ser que no todas las comunidades responden de la

misma forma a deficiencias o excesos en la composición del suelo. Las especies pueden tener requerimientos distintos y capacidades de respuesta diferentes, por lo que ante un mismo tipo de suelo, el efecto que ejerza sobre la especie puede variar. Tilman (1982) relaciona el papel que la heterogeneidad espacial de los nutrientes puede jugar en causar parches espaciales en la vegetación y como la competencia por recursos limitantes, puede ser un importante proceso en la determinación de que especies son dominantes en un hábitat. Por ejemplo Grubb (1977) afirma que el nitrógeno es la limitante para las gramíneas y el fósforo y potasio para las leguminosas. Esto, sin duda, puede determinar la composición y diversidad de la comunidad, por lo menos a algunos niveles taxonómicos. Esto se ha observado en la presencia de leguminosas en selvas tropicales, que crecen con ciertas ventajas en suelos con deficiencias de N (Huston, 1980; Gentry, 1986c)

Para Huston (1980), la correlación con la disponibilidad de nutrientes es negativa, de manera que alta diversidad ocurre bajo condiciones pobres. El incremento en la disponibilidad de nutrientes baja la diversidad. Experimentalmente Huston ha observado este resultado y cuando se incrementa la disponibilidad de nutrientes, la dominancia se concentra en pocas especies. De acuerdo a sus observaciones, el patrón es consistente: las selvas ricas en especies se encuentran en sitios con valores bajos de nutrientes y cuando esta disponibilidad aumenta, las selvas son pobres en especies.

Dado que son muchos los factores que afectan el crecimiento de las plantas, no es de sorprender que los patrones sean difíciles de detectar; pero aparentemente el patrón baja fertilidad-alta diversidad, parece ser consistente. Sin embargo, Gentry (1988b), reporta que un sitio con muy alta diversidad en Yanamono, Perú (225 spp.), se encuentra en suelos relativamente ricos, lo cual contradice el patrón encontrado por Huston (1980). Gentry (1988b), mostró que el K, es el nutriente mejor correlacionado con la riqueza de especies en el Neotrópico y contrariamente a lo que propone Huston, opina que la diversidad de las comunidades vegetales se incrementa con la fertilidad del suelo y afirma, que para la Amazonia el efecto de los nutrientes del suelo sobre la diversidad  $\alpha$  es relativamente menor que en la diversidad  $\beta$ , ya que juegan un papel importante en el incremento de la diversidad total del área.

Para las SBC de México las diferencias en el contenido de N y K en el suelo no se relacionan con las diferencias en la diversidad de los sitios, al menos de manera aislada y lineal. Otras variables edáficas como la saturación de bases, explica parte de la variación en la riqueza de especies con DAP  $\geq 1$  cm. Cuando se consideran en conjunto a las variables climáticas y

edáficas, algunas de éstas intervienen en los modelos predictivos y por tanto explican en parte las variaciones en la diversidad, tal es el caso del porcentaje de arcilla, el pH, la capacidad de intercambio catiónico, el fósforo total, el fósforo asimilable y el calcio. Las variables ambientales además, no ejercen la misma influencia en todos los grupos de plantas; lo que para algunos casos puede ser benéfico, para otra categoría puede resultar negativo. Por ejemplo, la cantidad de fósforo asimilable se relaciona con el número de especies de lianas que se encuentran en un sitio, pero en cambio no parece afectar la presencia de los otros grupos.

Clinebell *et al.* (1995) encuentran que la combinación de variables adquiere mayor peso para explicar la variación en la diversidad en los sitios neotropicales. La lluvia anual y la estacionalidad explicaron juntas, en su análisis, mayor varianza en la riqueza de especies que cualquier otra variable independiente. Hay una relación, pero no lineal, entre el incremento de la riqueza de especies con el incremento de la lluvia anual y un decremento al aumentar la duración de la estación seca.

La evaluación de las correlaciones que existen entre las variables abióticas con la riqueza florística, muestra que no hay alguna variable ambiental, que por sí sola explique en gran medida las variaciones en la diversidad y que por tanto pudieran tener capacidad predictiva en relación a la diversidad de especies en estos sitios de selva baja en México. Para las SBC, se encuentra que es la combinación de una serie de variables ambientales, tanto climáticas como edáficas lo que hace posible encontrar ciertos patrones en la variación de la riqueza florística de estas selvas. Es importante hacer notar el incremento en el poder predictivo cuando se conjuntan una serie de variables.

Las selvas bajas caducifolias de México destacan por su alta diversidad, en contraste con otras selvas neotropicales en condiciones ambientales similares. Esto aparentemente no sería lo esperado de acuerdo a los patrones generales de diversidad que suponen que la diversidad decrece de los trópicos hacia las zonas polares (Pianka, 1966). Sin embargo, la alta diversidad en las selvas bajas en México, así como indicios encontrados en Bolivia, en un sitio seco con una diversidad similar a la de Chamela, hizo suponer a Gentry (1995) que más que una peculiaridad de las selvas bajas de México, la gran diversidad en estas latitudes es un fenómeno subtropical general. Los factores responsables de este posible patrón aún no se han elucidado y el hacerlo es un aspecto que merece estudio subsecuente.

Para corroborar este patrón sería necesario, de inicio, contar con más información que confirmara que sitios, en latitudes subtropicales del sur del continente, son consistentes con esta tendencia. Las zonas que podrían dar evidencias en este sentido se ubican en Brasil; sin embargo, es necesario reunir mas evidencias al respecto. Lo que sí parece evidente es que las diferencias en la diversidad en las selvas bajas de México está más relacionada con la biogeografía que con los factores ambientales y es consistente con lo planteado en general para la vegetación de México por Rzedowski (1991). Los resultados de la ordenación daría evidencias para suponer que la explicación de las diferencias florísticas entre los sitios, mas que poder relacionarse con algún factor físico del ambiente, surgen de eventos de especiación y diversificación en las distintas zonas de distribución geográfica de las selvas bajas, así como en los ámbitos de distribución más o menos restringido de varias de estas especies.

Es reconocido que los centros de diversidad y endemismos de la flora están cerca de los trópicos en el oeste de México y sureste de Bolivia (Mooney *et al.*, 1995). Pero la disposición geográfica de los endemismos no siguen los mismos patrones que la diversidad. Rzedowski (1991a) menciona que alrededor del 60% de las especies de las SBC son endémicas de México, superando en este aspecto a las selvas húmedas (Dirzo, 1994).

Las causas de la diversidad de las selvas bajas de México pueden estar relacionadas con otros factores como los centros de diversificación, la complicada historia geológica y fitogeográfica del país (Kohlmann y Sánchez-Colón, 1984; Toledo, 1988); la diversificación a través de la especialización fenológica (Lott *et al*, 1987); y su alto nivel de endemismo. Por ejemplo, Rzedowski (1962, 1991a) menciona que el elemento endémico aumenta conforme disminuye la humedad. La selva baja es el intermedio entre las selvas húmedas y los matorrales xerófilos, y es en estos últimos en donde se concentra el mayor número de endemismos. Esto podría ser un elemento importante a considerar, así como también es de gran relevancia integrar la historia de estas comunidades.

Las áreas de distribución de las selvas bajas pueden ser consideradas como islas ecológicas en donde los procesos de diversificación se han llevado a cabo y han contribuido al elevado índice de endemismo que caracteriza a estas selvas; algunas áreas incluso deben haber jugado el papel de refugios durante los cambios climáticos en el Pleistoceno (Rzedowski, 1991b). Esto además corresponde con los patrones de

endemismo de los animales que viven en estas comunidades vegetales, los que incrementan su diversidad al utilizar los corredores de vegetación semiperenne que se intercala en las áreas de distribución de las selvas bajas (Ceballos, 1995).

Áreas destacadas que constituyen estas islas ecológicas, son por ejemplo las SBC que se establecen en la península de Baja California. Estas selvas se encuentran rodeadas de vegetación xerófila (Arriaga y León, 1989) y la conexión que existió entre las selvas bajas de la península y los continentales desapareció cuando la península se separó durante el Mioceno Medio (Padilla *et al.*, 1988). La cuenca del Balsas es uno de los centros de diversificación del género *Bursera* ((Miranda, 1947; Rzedowski, 1991b; Toledo, 1982), elementos que forman parte importante de la composición de las selvas bajas. También destacan la zona del valle de Tehuacán-Cuicatlán por su nivel de endemismo y las áreas cálidas de la vertiente del Pacífico, por su alta diversidad.

Las grandes diferencias florísticas que existen a nivel específico, como ya se mencionó anteriormente, se relacionan con los altos índices de endemismo que caracteriza a estas comunidades secas, lo que promueve composiciones florísticas muy distintas de un sitio a otro. No existe información suficiente para calcular los endemismos a nivel de especie con exactitud, no obstante las estimaciones obtenidas enfatizan la importancia de zonas como la cuenca del Balsas y el valle de Tehuacán por el elevado número de especies con distribución restringida. En sitios como C. Zopilote (12) alrededor del 45% de sus especies se restringen a esta zona; Infiernillo (9), Cuicatlán (14) y Jocotipac (15) tienen 30, 35 y 39% de especies endémicas. Otra zona con especies de distribución restringida es la Península de Baja California en donde el sitio La Burrera (1) analizado en este estudio, presenta cerca del 40% de endemismo (para más detalles ver capítulo 2).

Las selvas bajas que se encuentran en la zona del Bajío (sitio C. Zináparo(8)) aún siendo de baja diversidad se distinguen por sus condiciones más frías y por establecerse en altitudes mayores a las demás SBC. Esta zona al parecer estuvo en contacto en el pasado con la cuenca del Balsas durante el Terciario Medio (Rzedowski y Calderón, 1987; Labat, 1988). Todo esto hace suponer que los factores históricos pudieron haber jugado un papel determinante en la diversidad y endemismo de las SBC de México, si bien los factores abióticos pueden influir en la riqueza de especies de los sitios. Como se pudo observar, los modelos aplicados en este estudio pueden, de alguna manera predecir el número de un sitio, pero el juego de especies que se encuentra de un sitio a otro variará notablemente por

los procesos históricos que han predominado en cada zona. Por lo tanto, aún cuando se pueda determinar aproximadamente la riqueza de especies de un lugar al conocer una serie de variables ambientales que influyen en este aspecto en cada área, la composición de especies será distinta. En la medida en que se incorporen elementos históricos y patrones biogeográficos en el estudio de las comunidades será posible ampliar el entendimiento del origen y el mantenimiento de la diversidad (Hubbell y Foster, 1986; Cracraft, 1985; Ricklefs, 1987; Gentry, 1988b, Ricklefs y Schulter 1993).

El aspecto más notable de este estudio es la alta riqueza de especies, encontrada en la mayoría de sitios analizados de selva baja caducifolia en México. Esto, aunado a su bien reconocido alto nivel de endemismos, perfila a este tipo de selvas como ecosistemas críticos ( "hot spots" en la terminología contemporánea) que dado el grado de amenaza que afrontan, merecen atención especial para su estudio y conservación.

## CAPITULO 5

# LA DEFORESTACIÓN DE LA SELVA BAJA CADUCIFOLIA: EL ESTADO DE MORELOS, MÉXICO, COMO CASO DE ESTUDIO

## INTRODUCCIÓN

Las selvas bajas caducifolias tienen una amplia distribución y cobertura; cerca del 42 % de las selvas tropicales en el mundo son comunidades secas (Murphy y Lugo, 1986b). Sin embargo los grandes esfuerzos científicos y la atención pública al respecto de la vegetación en el mundo, se ha centrado en la pérdida de las selvas húmedas y muy poco se ha enfocado en las selvas expuestas a prolongadas estaciones secas (Mooney *et al.*, 1995). Esto es así, aún cuando la degradación y la conversión de estas selvas estacionales es, en algunas regiones, similar o mayor al de las selvas tropicales húmedas y sólo pequeñas fracciones permanecen intactas (Janzen, 1988; Murphy y Lugo 1995; Gentry, 1995), por lo que se debe considerar a estos ecosistemas como severamente amenazados. En Mesoamérica, por ejemplo, actualmente sólo una pequeña proporción de su distribución original se encuentra en relativamente buen estado de conservación (Janzen, 1988).

Muchas de las áreas de distribución original de las selvas secas han sido ocupadas a través del tiempo por el hombre para su establecimiento y el desarrollo de una serie actividades; esto dificulta en gran medida, el reconocer la distribución original de estos ecosistemas, ya que algunas sabanas y matorrales tropicales son derivados de selvas secas perturbados (Murphy y Lugo, 1986b). Este tipo de comunidades estacionales son muy sensibles y, bajo disturbio intenso, tienden rápidamente a perder su identidad para convertirse en asociaciones secundarias fisonómica y ecológicamente estables, que limitan la regeneración de la selva baja original (Rzedowski y Calderón, 1987).

A nivel mundial se les reconoce actualmente como bosques tropicales secos estacionales (Bullock *et al.*, 1995); en México la denominación más común es la de selva baja caducifolia (SBC), (Miranda y Hernández-X, 1963). Específicamente para el país, constituyen el porcentaje más alto de la vegetación tropical, más del 60% está constituido por este tipo comunidades estacionales. Es probable que este tipo de vegetación pudo haber ocupado cerca del 14% del territorio ( $\approx 270\,000\text{ km}^2$ ; Rzedowski, 1978). Hacia 1980, alrededor del 8% de la superficie del país, es decir cerca de  $160\,000\text{ km}^2$ , estaban ocupados por la selva baja caducifolia, de acuerdo a la cartografía de SPP (1981). Estas selvas se encontraban en diferentes estados de conservación, con cerca del 30% perturbado, según una evaluación del principio de la década (Flores y Gerez, 1994). Sin embargo, no es muy clara la información acerca de cuál es realmente la superficie que ocupan estas selvas, debido a las confusiones



que existen en su clasificación y en las discrepancias en las denominaciones utilizadas, lo cual se refleja en la cartografía disponible (Trejo, 1996).

Latitudinalmente la SBC se distribuye desde aproximadamente los 28° N, hasta la frontera con Guatemala; por la vertiente del Pacífico forma una franja casi continua, con entrantes importantes en las cuencas de los ríos Santiago y Balsas. Por la vertiente del Golfo de México, se encuentra en áreas más aisladas y discontinuas. Se les encuentra principalmente en climas cálidos subhúmedos, con estacionalidad muy marcada (Miranda y Hernández-X., 1963; Rzedowski, 1978; Trejo, 1996). La distribución espacial de la selva baja está representada por una matriz heterogénea, sobre todo si se considera que el relieve en el que se asienta es muy irregular, ya que preferentemente se presenta sobre lomeríos (Rzedowski, 1978, 1979).

Fisonómicamente destaca el carácter estacional de este tipo de vegetación. Estas selvas están formados por árboles de baja estatura, entre 8 y 12 m con ramificaciones a corta altura y con representación de otras formas de vida como arbustos y lianas. Resalta su alta diversidad florística (Lott *et al.*, 1987; Gentry, 1988b, 1995; Trejo y Dirzo, 1993) y el considerable número de endemismos, ya que en México, cerca del 60% de las especies que los conforman sólo se encuentran en el país (Rzedowski, 1991a). La SBC contribuye con cerca del 20% de especies del total de la flora de México (Rzedowski, 1991) y es el límite boreal de la vegetación tropical, al menos en el continente. Las especies que la constituyen son predominantemente de afinidad neotropical y pertenecen a familias como: Leguminosae, Euphorbiaceae, Burseraceae, Cactaceae, Malphigiaceae y Anacardiaceae entre otras.

A nivel zoológico se sabe que el 19.6% de los vertebrados endémicos a Mesoamérica habitan este tipo de bosque seco (Flores y Geréz, 1994), lo que le confiere una especial importancia como reservorio para la diversidad de vertebrados. Particularmente las selvas bajas del oeste de México albergan el más alto número de vertebrados terrestres endémicos a nivel de género y especie, lo cual sugiere escenarios de aislamiento geológico y ecológico como aspectos determinantes (Ceballos, 1995).

A pesar de su gran importancia, muy poco se sabe cuantitativamente acerca del estado de conservación y las tendencias de los cambios en la cobertura en este tipo de comunidades. Para las selvas estacionales se menciona, como dato global, que se pierden alrededor de 302 000 ha/año (Masera *et al.*, 1992). Sin embargo, el nivel de incertidumbre

es alto ya que la información disponible está basada, en parte, en inventarios oficiales que presentan inconsistencia en la terminología y en la metodología (Maser, 1996) y se han generado a partir de fuentes con resoluciones y escalas que no son comparables entre sí.

Existen algunas referencias aisladas que dan información a escala local. Por ejemplo Rzedowski y Calderón (1987) en una descripción impactante, se refieren a la casi desaparición del bosque tropical seco en un área de México conocida como el Bajío (en el centro del país). En esta región, de los 11 000 km<sup>2</sup> que debieron estar ocupados por SBC, en la actualidad sólo se infiere su existencia por algunos relictos que se encuentran en el área.

Debido a su alta diversidad florística y alto grado de endemismo; a la amplitud de su distribución en México, y a su gran heterogeneidad, resulta de gran importancia generar este tipo de información, por lo menos para algunas regiones representativas, si bien no es posible generalizar a través de estudios particulares, ya que los procesos de deforestación no presentan los mismos ritmos en todas las áreas.

Con el fin de tener una apreciación de lo que sucede con la pérdida de la cobertura vegetal en este tipo de selva estacional en México, se abordó el presente estudio de la deforestación de las SBC a dos niveles:

- i) a un nivel nacional, de mayor extensión, pero de resolución restringida, y
- ii) a un nivel local, restringido, pero de mayor resolución, como estudio de caso.

Para el segundo enfoque, se eligió un área que fuera clara de delimitar, que contuviera una gran extensión de selva baja y en la que hubiera información disponible y comparable espacial y temporalmente entre sí. Se escogió al estado de Morelos, cuya superficie, se puede inferir con un buen grado de confianza (inferencia climática, vegetación residual, colecciones botánicas y comunicaciones personales), debió haber estado cubierta en el pasado en su mayor parte por selvas bajas localizadas dentro de la Cuenca del Balsas (considerada como uno de los centros de endemismos de mayor importancia en México). Específicamente, los objetivos de este estudio son, además de obtener una visión global de la pérdida de las SBC en el país, comparar los cambios en la cobertura de las selvas bajas caducifolias en el estado de Morelos en el período de 1973 a 1989, para calcular las tasas de deforestación y su variación espacial, en una región característica de este tipo de vegetación en el país.

## MÉTODOS

### La visión general

Para obtener una apreciación general del estado de las selvas bajas caducifolias en México, se tomó como marco de partida la distribución potencial de este tipo de vegetación propuesto por Rzedowski (1990). Como fuente de confrontación de lo potencial con lo existente, se utilizó un mapa de uso del suelo compilado y modificado por Oropeza *et al.*, (1995), en el cual se cartografían las agrupaciones vegetales presentes en México tales como bosques templados, selvas tropicales perennifolias, selvas tropicales caducifolias, matorral xerófilo y otros, así como áreas agrícolas, turísticas, entre otras. Se presentan, además, otras dos categorías que son: vegetación fragmentada y vegetación deteriorada. Como la primera, se define a aquellas áreas parcialmente desmontadas, en donde persisten manchones de vegetación arbórea entremezclados, o cubiertas por comunidades vegetales secundarias que están en vías de recuperación (SARH, 1994). En el caso de la vegetación deteriorada, se considera a aquellas áreas en las que sólo es posible encontrar relictos de la vegetación original.

Con el fin de identificar el origen del cual provienen las áreas fragmentadas y deterioradas, se llevó a cabo una sobreposición de cartas de: vegetación potencial (Rzedowski, 1990) y uso actual (Oropeza *et al.*, 1995), ambas elaboradas a una escala de 1: 4 000 000, y así obtener una representación, en este caso, del estado de las selvas bajas caducifolias en el país. En el mapa resultado se definieron cuatro categorías:

- a) Selva baja caducifolia: las áreas con cobertura arbórea, considerada en buen estado de conservación,
- b) SBC alterada: las áreas que están asentadas en el área de distribución potencial de las selvas bajas, y que fueron cartografiados como vegetación fragmentada,
- c) SBC degradada: aquellas áreas en donde originalmente debió existir selva baja y en donde actualmente sólo existen relictos o pequeños fragmentos deteriorados y,
- d) SBC desaparecida: las áreas que actualmente están destinadas a otras actividades, principalmente la agricultura y la ganadería.

## Deforestación en el estado de Morelos

El estado de Morelos situado al sur del Distrito Federal (Fig. 5.2), aproximadamente entre los 18°20' y 19°07' de latitud N y los 98°37' y 99°30' de longitud W. Tiene una superficie de 4 960 km<sup>2</sup>. Su variación altitudinal que va desde los 700 a los 5 000 m. Con climas de cálidos subhúmedos a semifríos (García, 1988), y una serie de serranías y valles que se intercalan para formar el relieve morelense. En las zonas altas, al norte del estado, se establecen los bosques templados. Las áreas cálidas y semicálidas por debajo de los 1 800 m s.n.m., con lomeríos de suelos someros y pendientes de fuertes a moderadas, constituyen las condiciones favorables para el desarrollo de las selvas bajas caducifolias.

Estas condiciones de establecimiento de las SBC en el estado, fueron tomadas como base para tratar de reconstruir las áreas que potencialmente debieron estar cubiertas por estas selvas, sin considerar la intervención humana. Para la elaboración del mapa de distribución original de la vegetación, se utilizó un Sistema de Información Geográfica (SIG) (Aronoff, 1989; Paradella, *et al.*, 1994), con el que se generó un Modelo Digital de Elevación (MDE), que sirvió como base para crear la carta altimétrica y la carta de pendientes. Esta última se clasificó con una escala de susceptibilidad a la erosión (Palacio-Prieto, 1983). A partir de la combinación de estas dos variables, es decir la selección de los pisos altitudinales y las pendientes preferenciales para el establecimiento de las selvas bajas, se elaboró un mapa de distribución potencial de la vegetación (*cf.* Trejo y Hernández, 1996).

Para conocer los cambios espaciales recientes de la vegetación, se utilizaron subescenas de imágenes Landsat MSS de febrero y noviembre de 1973 y de marzo de 1989, con una resolución de 60 m por pixel. Las escenas fueron corregidas geométricamente y se realizó una Clasificación No Supervisada (Lillesand y Kiefer, 1987; Kamaruzaman y Abdul-Manaf, 1995; Lark, 1995; Foody y Hill, 1996) con el algoritmo de cúmulos ("clusters") con máxima verosimilitud (Richards, 1986). A partir de ello se obtuvieron 35 clases. Cada una de las clases fue identificada, corroborada con información de campo y se comparó el resultado con otra clasificación obtenida anteriormente de una imagen Landsat TM, con una mejor resolución (25 m por pixel) (Trejo y Hernández, 1996). En el caso de algunos errores obtenidos en la clasificación, estos fueron corregidos mediante el uso del mapa de distribución original de la vegetación y la información de campo. De esta manera se reasignaron los pixeles erróneos a su clase correspondiente. Se

agruparon las clases identificadas y se calcularon las áreas para cada una de ellas y así conocer las tendencias en el cambio de la cobertura vegetal de Morelos en los diferentes años.

Se sobrepusieron los mapas de distribución original y la clasificación de 1989, con el objeto de conocer cual ha sido el destino de las áreas ocupadas anteriormente por SBC y así poder cuantificar los cambios en el uso del suelo.

Con las superficies obtenidas (original, 1973 y 1989) se calculó la tasa de deforestación (  $r$  ) para el período 1973-1989 usando la fórmula propuesta por Dirzo y García (1992):

$$r = 1 - \left( 1 - \frac{A_1 - A_2}{A_1} \right)^{1/t}$$

En donde  $A_1$  = área de selva al iniciar el período (1973),  $A_2$  = área de selva al fin del período (1989) y  $t$  = número de años para el período analizado.

Otros parámetros como el área remanente, los porcentajes de áreas deforestadas y el área perdida por año se calcularon usando los métodos propuestos por Nascimento (1991).

Se elaboró también un mapa de las áreas sujetas a protección en el estado; éste se sobrepuso al mapa de vegetación de 1989 para evaluar los tipos de comunidades vegetales y la proporción de las mismas que se encuentran en esas áreas protegidas.

Los programas utilizados para la realización de estos procesos fueron: ILWIS (IIASES, 1993); GRASS (USACERL, 1993) y PCI (1995).

## RESULTADOS

De acuerdo con Rzedowski (1990), originalmente, alrededor del 14% del país debió haber estado ocupado por selva baja caducifolia (cf. Fig. 1.2), esto significa ca. de 270 000 km<sup>2</sup>. Según el presente análisis, para principios de la década de los 90's, solamente el 27% de la superficie original persiste, con selvas en aparente buen estado de conservación. Otro 28%

está alterado, pero aún podría contener suficientes elementos arbóreos, o al menos algunos fragmentos. Otra fracción del área original, correspondiente al 23%, se considera deteriorada, de manera que en estas zonas los relictos que de selva están rodeados por zonas deforestadas, o cultivadas, por lo que las especies que se encuentran ahí están en grave peligro de desaparecer al nivel local. Finalmente, cerca del 23% restante ha sido remplazado por actividades principalmente agrícolas (Tabla 5.1).

Tabla 5.1. Grado de conservación de la selva baja caducifolia (SBC) en México en la década de los 90's en toda el área de distribución original según Rzedowski (1990).

Grado de conservación	Superficie (km <sup>2</sup> )	Superficie (%) (relativa a la superficie potencial)
Selva baja caducifolia	72 850	27
SBC alterada	74 825	27
SBC degradada	61 500	23
SBC desaparecida	60 375	23
Total Area Potencial de SBC	269 555	

En el mapa (Fig. 5.1), es posible observar toda el área de distribución original de la SBC en México y cual es su estado de conservación actualmente. Las áreas más oscuras resaltan las selvas que de acuerdo a la fuente consultada (Oropeza, *et al.*, 1995) constituyen masas de vegetación más o menos continuas o en fragmentos que aún contienen elementos reconocibles de las comunidades vegetales originales. En este caso se destacan las partes bajas de la sierra Madre Occidental en los estados de Sonora y Sinaloa, el área de Cuixmala, Manantlán, la zona de Tehuacán-Cuicatlán, entre otras. En contraste en el tono más claro se observan las áreas en las cuales las selvas ya han desaparecido como es el caso de la zona del Bajío, las partes bajas en el estado de Sinaloa, en los alrededores del Cutzamala, en Yucatán y en el estado de Morelos.

En el caso particular de Morelos (Fig. 5.2), la carta de distribución original de la vegetación (Fig. 5.3A) muestra que casi el 60% del estado debió haber estado ocupado por

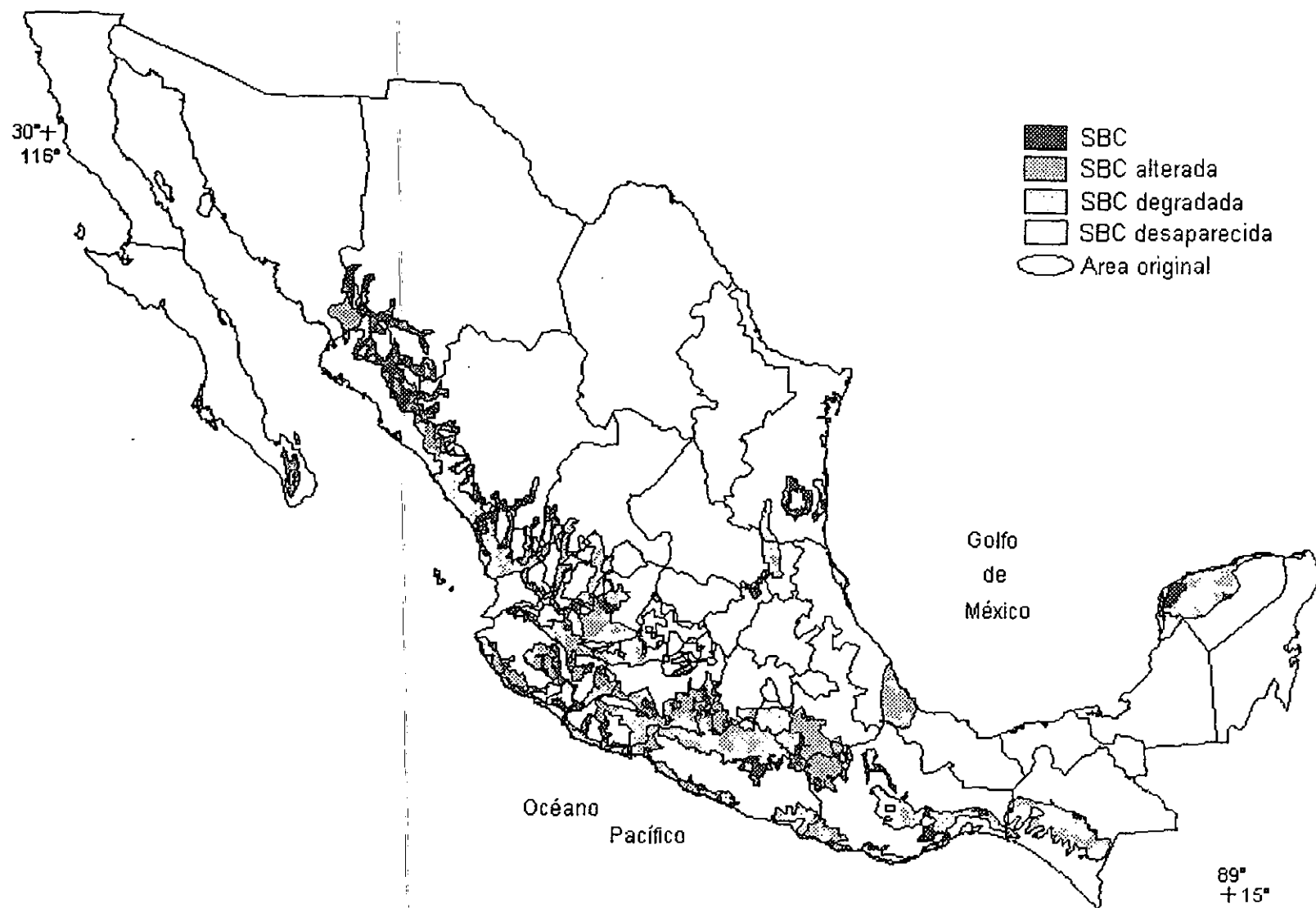


Figura 5.1. Estado de conservación (*sensu* Oropeza *et al.*, 1995) de la selva baja caducifolia, en su área de distribución original (*sensu* Rzedowski, 1990). Para detalles ver texto.

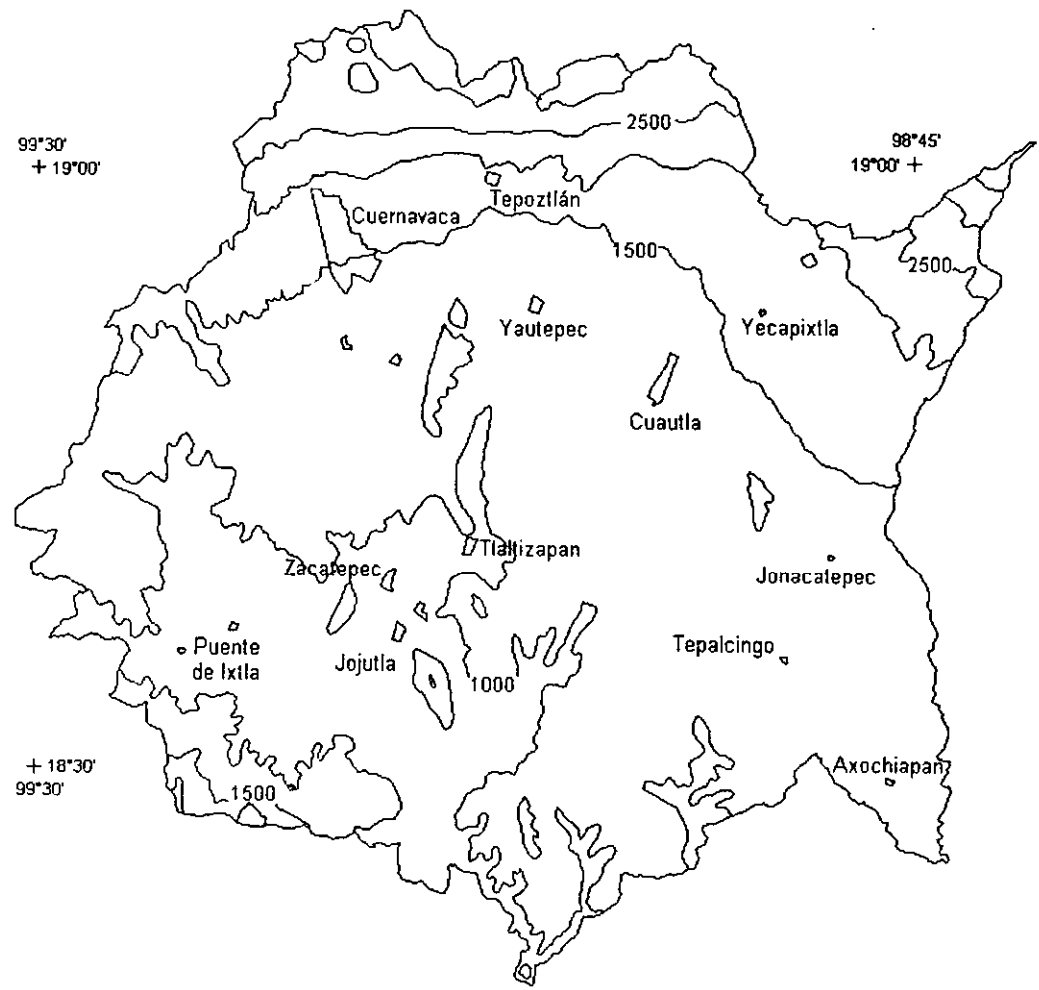


Figura 5.2. Localización, características topográficas (curvas de nivel) y principales poblados del estado de Morelos, México.



selva baja ( $\approx 2\,843\text{ km}^2$ ). Las partes altas estaban cubiertas por bosques templados y en las planicies o áreas con pendientes muy débiles se establecían comunidades de matorrales. Debido a la intensa actividad humana que se ha llevado a cabo en esta entidad, se han propiciado grandes cambios en la cobertura vegetal (Tabla 5.2); para 1973 se había perdido más del 51% de las selvas bajas y para 1989 sólo quedaba en pie alrededor del 38% de estas selvas que originalmente cubrían al estado.

Los cambios espaciales en la cobertura de la vegetación en el estado, se observan en las Figuras 5.3B y 5.3C, en las cuales se muestran las áreas cubiertas por selva baja caducifolia, en 1973 y en 1989, así como otras categorías de coberturas, que son las siguientes:

**Bosques templados**, en donde están agrupados los bosques de coníferas, latifoliadas o mixtos de *Abies sp.*, *Pinus spp.* y *Quercus spp.*, principalmente.

**Selva baja caducifolia**, que se distinguen por ser dominados por árboles como *Conzattia multiflora*, *Bursera spp.*, *Lysiloma spp.* y *Ceiba spp.* entre otros y que puede contener algunos elementos subcaducifolios como *Ficus spp.* o cactáceas como *Neobuxbaumia mezcalensis* y *Stenocereus spp.*

**Selva baja caducifolia secundaria**, que incluye a algunas comunidades que por características propias del terreno son menos densas que las anteriores (p. ej. pendientes muy fuertes), así como una serie de asociaciones que son dominadas por arbustos o árboles más bajos, como p. ej. *Ipomoea spp.*, que son derivados de la perturbación de las SBC.

**Matorrales, áreas deforestadas y sin vegetación**, que contienen matorrales o pastizales con cultivos intercalados, que pueden ser asociaciones arbustivas secundarias generadas por el disturbio en las comunidades vegetales; áreas desmontadas o terrenos abandonados; terrenos dedicados a la ganadería y también se incluyen zonas con suelo desprovisto de capa vegetal.

**Áreas agrícolas**, que incluyen campos destinados a la agricultura de riego, con cultivos principalmente de caña de azúcar y arroz, y agricultura de temporal con predominancia de maíz.

Las imágenes son contundentes y muestran como paulatinamente han desaparecido las comunidades de selva tropical en la región. En la Tabla 5.2 es evidente la reducción de

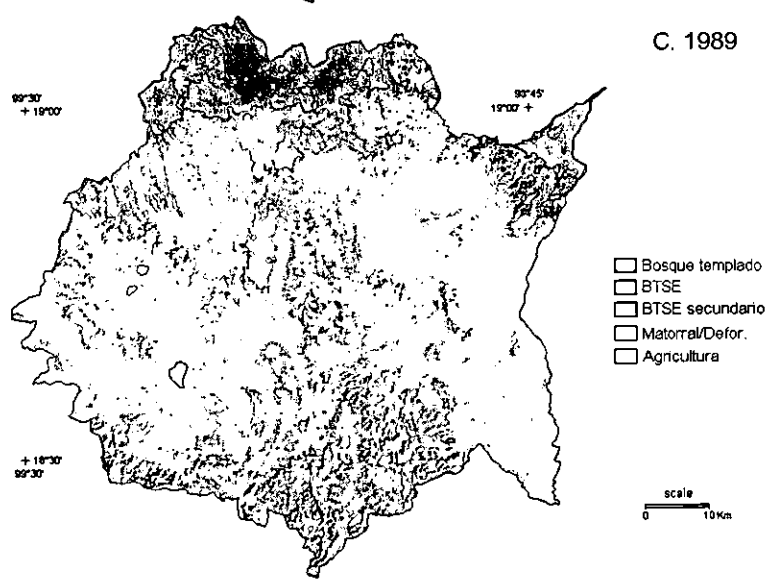
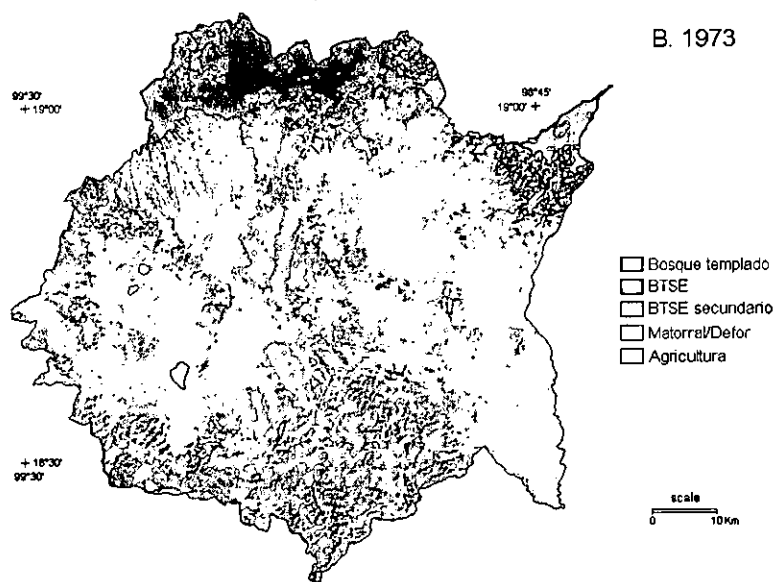
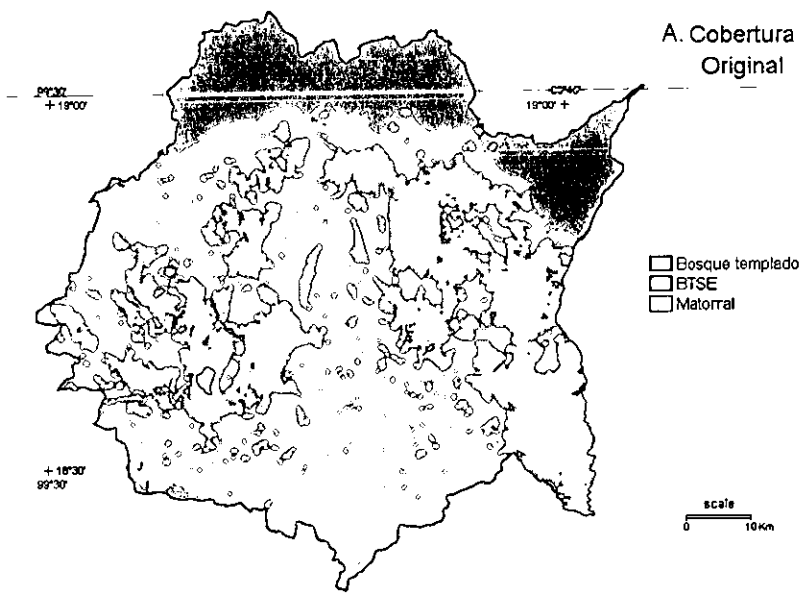


Figura 5.3. Cambios en la cobertura vegetal del estado de Morelos. A. Cobertura original; B. Cobertura en 1973; C. Cobertura en 1989.

estas comunidades tropicales que en 1973 ocupaban un total de 1 383 km<sup>2</sup> en el estado de Morelos, para disminuir su superficie a 1 095 km<sup>2</sup> en 1989, y como las áreas que originalmente ocupaban estas selvas han sido destinadas a otros usos.

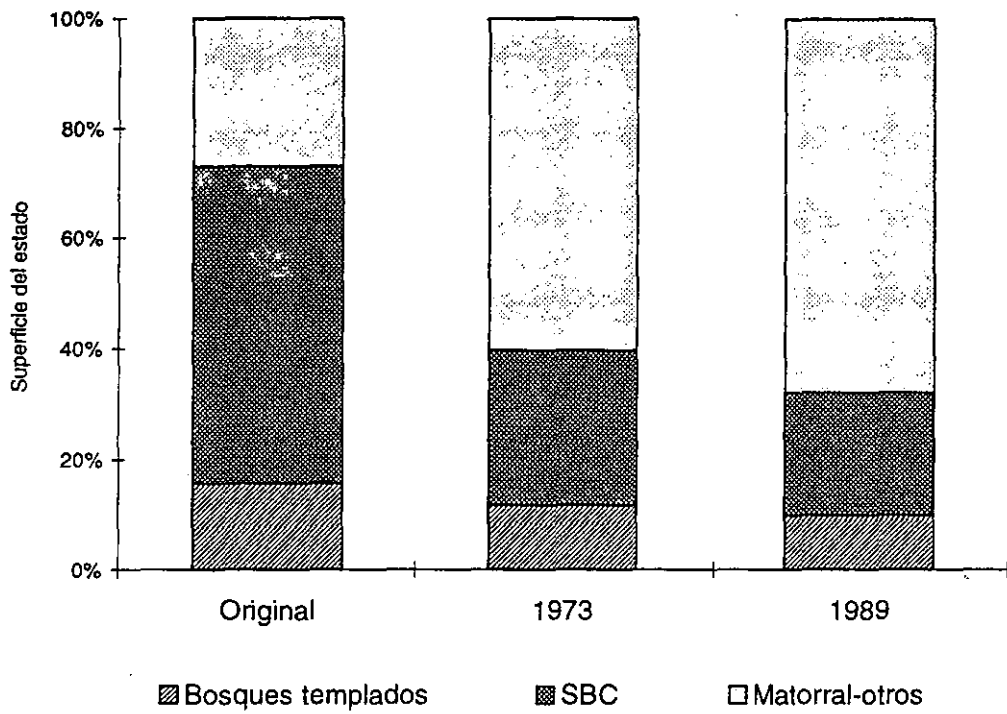
Tabla 5.2. Cambios en la cobertura vegetal del estado de Morelos, en el período 1973-1989. Las superficies se presentan en Km<sup>2</sup>.

Tipo de cobertura	Original	1973	1989
Selva baja caducifolia	2843	768	527
Selva baja caducifolia secundaria	0	615	568
Matorral, deforestado y sin vegetación	1340	1443	1505
Agricultura	0	1530	1853

Las tendencias en la pérdida de la cobertura vegetal del estado de Morelos se destacan claramente en la Figura 5.4A. Como puede observarse, las áreas cubiertas por vegetación tropical han disminuido del 57.3% de la superficie, correspondiente a la distribución original, a 27.9% en 1973, y hasta 22.1% en 1989.

Es importante reconocer cuál ha sido el destino de las áreas que originalmente debieron estar cubiertas por selva baja y que para 1989 habían desaparecido. De acuerdo a lo observado, éstas áreas se han destinado principalmente a actividades agrícolas y ganaderas. Como puede verse en la Figura 5.4B, de la cobertura original de las selvas bajas (alrededor de 2 850 km<sup>2</sup>), sólo el 19% ( $\approx$  527 km<sup>2</sup>) se mantiene en relativo buen estado de conservación, el 17% muestra signos notables de disturbio por lo que son considerados como selvas bajas secundarias, pero que aún contienen elementos de las selvas originales y por lo tanto pueden ser identificados como selva baja; 31% ha sido degradado y ahora constituye matorrales (10%), pastizales y áreas dedicadas a la ganadería (11%), o simplemente sin cobertura vegetal (10%); el 33% restante está dedicado a actividades agrícolas.

A



B

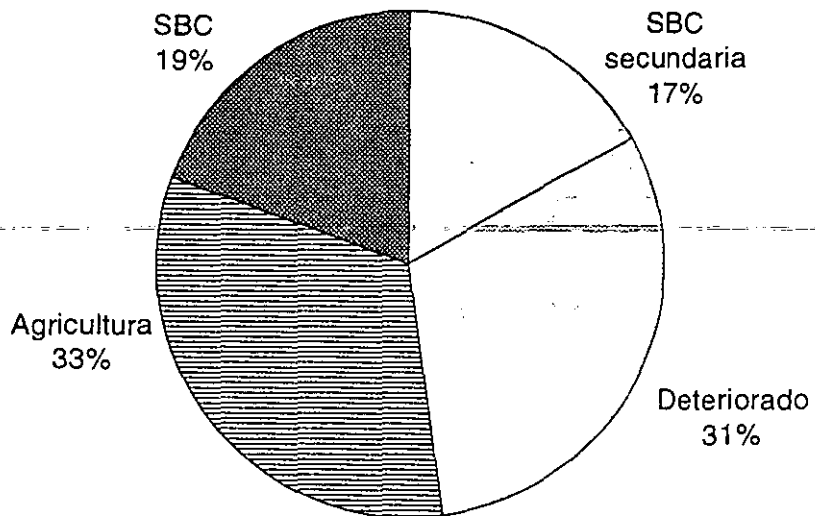


Figura 5.4. Tipos de cobertura vegetal original en el estado de Morelos y los cambios en superficie en 1973 y 1989 (A). Destino del área original cubierta por selva baja caducifolia en 1989 (B).

Los resultados de las mediciones de las áreas identificadas en las imágenes de satélite, los cálculos de áreas deforestadas y la tasa de deforestación para la selva baja se muestran en la Tabla 5.3. Como puede verse, de la cobertura original de selva baja caducifolia calculada para Morelos (2 843 km<sup>2</sup>), hasta el año 1973 permanecía en pie el 49% del total (1 384 km<sup>2</sup>), y entre 1973 y 1989 desapareció cerca del 21% de la cobertura de estas selvas. Lo anterior significa que hasta ésta última fecha analizada el área remanente de selva baja en el estado es el 38% de la cobertura original (1 096 km<sup>2</sup>). Aunado a la pérdida en cobertura, se suma el estado de conservación de este tipo de vegetación y se estima que solo cerca de la mitad del porcentaje remanente es el que puede considerarse como en relativo buen estado de conservación (Tabla 5.2).

Tabla 5.3. Áreas calculadas de selva baja caducifolia original, áreas perdidas y tasa de deforestación para el período 1973-1989, en el estado de Morelos, México.

Año	Área de selva estimada (km <sup>2</sup> )	Área perdida estimada (km <sup>2</sup> )	Porcentaje perdido	Área perdida por año (km <sup>2</sup> )	Tasa anual de deforestación (% por año)
SBC original	2842.9				
1973	1383.6	1459.3	51.3		
		287.9	20.8		
1989	1095.7			17.9	1.4

Cabe hacer la aclaración que para el análisis de la deforestación se incluyeron tanto a las selvas bajas consideradas en relativo buen estado de conservación, como a las comunidades secundarias que todavía pueden ser identificadas como selvas bajas por los elementos que los constituyen, aún cuando ya muestran síntomas de disturbio. La tasa de deforestación calculada para el período analizado es de 1.4% por año, equivalente a una pérdida de 17.9 km<sup>2</sup> de selva baja anual, entre 1973 y 1989.

Cuando se analiza con detalle cuáles son las áreas de distribución original de las selvas bajas que persisten, y se busca una relación con las condiciones topográficas en las

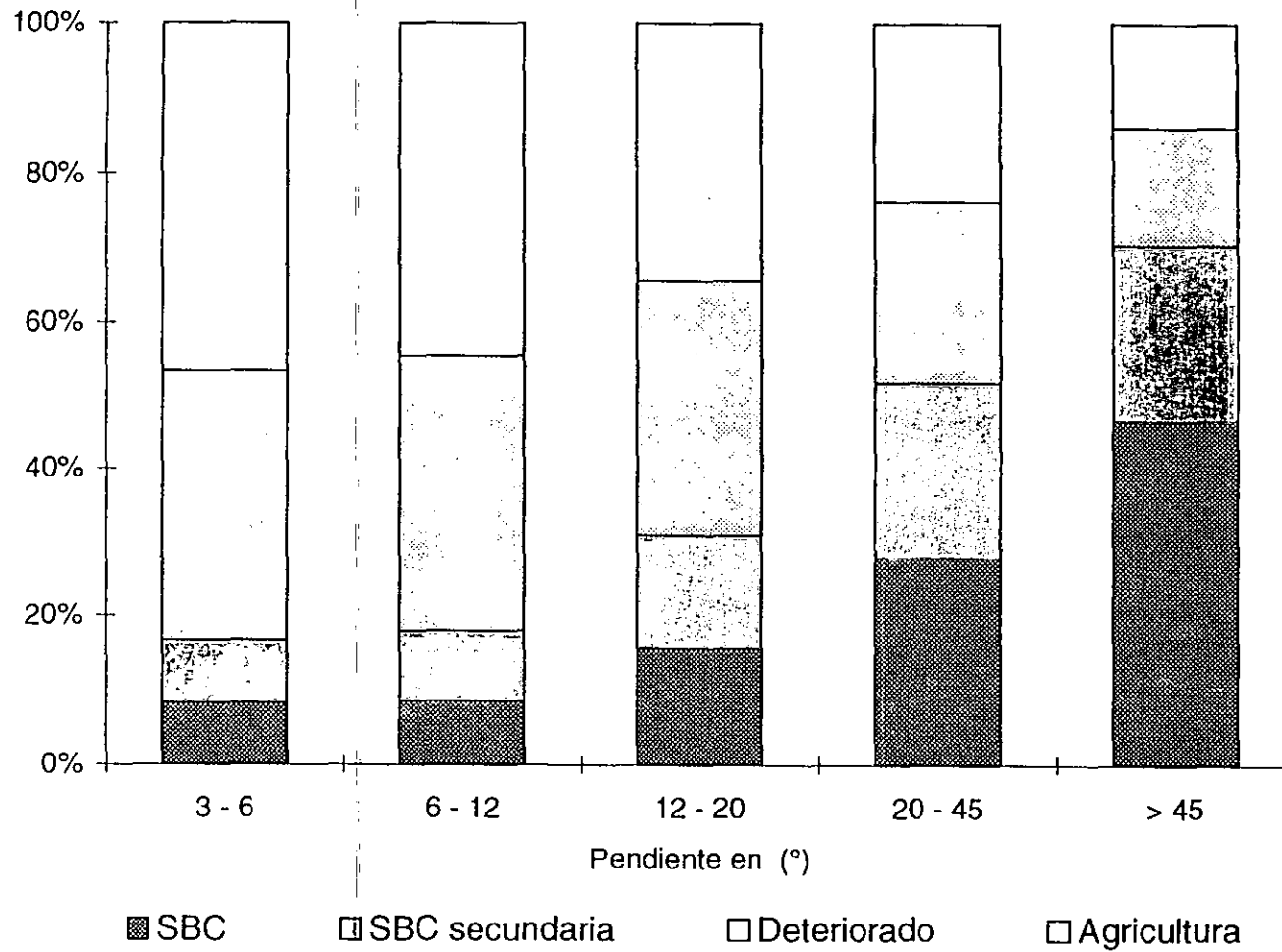


Figura 5.5. Superficie que ocupan las selvas bajas caducifolias (SBC); selvas bajas caducifolias secundarias (SBC secundarias); áreas deterioradas y zonas dedicadas a la agricultura, en los diferentes rangos de pendientes en el estado de Morelos en 1989.

que se establecen, resulta que las zonas más afectadas son las partes bajas de los lomeríos, con pendientes menores a los 12°, y que han sido desmontados para actividades agropecuarias. Es en estas áreas en donde se observa una actividad agrícola más intensa y con relativo buen éxito, menos del 20% de esas áreas podrían estar cubiertas por selva baja (Fig. 5.5). Sin embargo, al incrementar la pendiente la agricultura se torna cada vez más difícil; aún cuando es posible encontrar cultivos en sitios con pendientes fuertes, la proporción de áreas agrícolas disminuye al aumentar la pendiente.

La tendencia inversa se observa al enfocar a las selvas bajas, de tal manera que las SBC remanentes permanecen en sitios cada vez más inaccesibles, de mayor pendiente, que han actuado como áreas de refugio. En las áreas con pendiente más pronunciada la proporción de bosque seco se incrementa (Fig. 5.5), por lo que en las zonas con pendientes mayores a 20°, en donde la actividad agrícola es inapropiada, es posible encontrar entre un 50 y un 70% de esas áreas aún cubiertas por selva baja. Además la posibilidad de que el estado de conservación de estas selvas sea mejor también se incrementa con la pendiente, ya que en las áreas con pendientes muy pronunciadas la proporción entre selvas conservadas y selvas secundarios favorece a las primeras.

## DISCUSIÓN

La información proporcionada por los análisis del presente estudio indica cuantitativamente el cambio que ha sufrido la cobertura de la selva baja en México en general y particularmente en el estado de Morelos. Usar fuentes similares, en este caso imágenes Landsat MSS de dos fechas distintas, tiene como principal efecto que la comparación se hace bajo los mismos criterios de interpretación y usando la misma metodología, lo cual homogeneiza la escala y la terminología empleada.

El uso de la clasificación no supervisada, en la cual automáticamente las clases se identifican por su respuesta espectral (Lillesand y Kiefer, 1987), implica la ventaja de que la variación presente en la escena de la imagen puede ser encontrada y de ese modo se evitan grandes zonas sin clasificar y los cambios en el bosque pueden ser medidos directamente con un pequeño error (Kamaruzaman y Abdul-Manaf, 1995). Para corregir

algunas confusiones en las clases, es factible aplicar ciertas técnicas que contribuyan al mejoramiento de la clasificación (Lark, 1995), en este caso, se usó como criterio básico, la distribución potencial de la vegetación para la corrección de la clasificación final.

Las fuentes disponibles que contienen datos sobre las superficies cubiertas por selva baja caducifolia en el país, provienen de diferentes escalas, han sido analizadas con distintos criterios para la interpretación, y esto ha generado diferencias e imprecisiones en la información que existe. Así, el ámbito de las estimaciones de la cobertura de este tipo de vegetación en México van desde el 14 al 6% de la superficie del país (Masera, 1996 y Trejo, 1996), aún cuando los valores más altos (Flores *et al.*, 1971; Rzedowski, 1990), probablemente reflejan el área de cobertura potencial y el mejor estado de conservación de estas selvas en la década de los 70's. De acuerdo a lo obtenido en el análisis se estima que de la cobertura original de selva baja en México, cerca del 27% permanece en relativo buen estado de conservación, lo cual significa alrededor del 3.7% de la superficie del país; otro 27% contiene selvas alteradas y el resto, o ha desaparecido o está altamente deteriorado. Según esta estimación, entre las selvas bajas mas o menos conservados y las áreas fragmentadas, alrededor del 7.5% del país aún presenta selvas de este tipo. Sin embargo, esta es una apreciación general, ya que las fuentes consultadas están elaboradas a una escala muy gruesa, por lo que la generalización que se obtiene en este caso debe tomarse con cautela. A pesar de estos inconvenientes, los datos muestran que las selvas bajas han sido gravemente afectados por las actividades antropogénicas.

Específicamente cuando se habla de tasas de deforestación, para el caso de las SBC el nivel de incertidumbre es muy alto, ya que generalmente se incluyen a todos las selvas tropicales, sin hacer distinciones entre los estacionales, subhúmedas o húmedas. El dato más reconocido para la SBC es el propuesto por Masera *et al.* (1992), con una tasa de deforestación de 2.02% al año, valor relativamente menor al de las selvas tropicales húmedas (2.44%). Sin embargo, es necesario hacer análisis particulares que involucren diferentes regiones, ya que no para todas las áreas, ni para todos los períodos las tasas de deforestación son iguales, por lo que una tasa a nivel general involucra rangos de error muy grandes.

Para el caso de Morelos y para el período 1973-1989, la tasa de deforestación resulta de 1.4% anual. Este valor es más bajo que el estimado para el país por un factor de 0.69. No hay datos cuantitativos disponibles para otras áreas de SBC en México; sin



embargo esta tasa es más baja que la encontrada en estudios recientes en otras áreas neotropicales, pero con selvas húmedas, tales como los Tuxtlas (4.3%; Dirzo y García, 1992) o la selva Lacandona (1.9%; Mendoza, 1997).

Las áreas cubiertas originalmente por selva baja en Morelos, han sido ocupadas principalmente para realizar actividades agropecuarias y por asentamientos humanos. El censo de población indica que entre 1970 y 1990 (SIC, 1972; INEGI, 1992) casi se duplicó la población del estado; los censos agrícolas y ganaderos (DGE, 1975; INEGI, 1994) muestran un incremento en este tipo de actividades con un aumento mayor al 30% de la superficie agrícola entre 1970 y 1990, y aumentos en la población de ganado de entre 25% para los bovinos y 67% en los ovinos. Estas actividades y el incremento de la población constituyen una gran presión sobre las comunidades vegetales y repercuten no sólo en la desaparición de la cobertura vegetal, sino también en su deterioro y por tanto en su estado de conservación. La transformación de algunas zonas a pastizales y su manejo intensivo, representa la pérdida completa y en ocasiones irreversible de la potencialidad regenerativa del ecosistema (de Ita-Martínez, 1983).

Los datos calculados de la deforestación de las SBC en Morelos, y algunas fuentes de la literatura dan pie a considerar tres posibles escenarios de la deforestación: el primero, que supone que la tasa de deforestación de 1.4% por año calculada para el período analizado continúe sin cambios; el segundo, un escenario pesimista, en el que la deforestación se incremente con una tasa alta, de 2.02% que es el dato global estimado para las SBC de México; y el tercero, un escenario optimista, en el que bajo normas de conservación y manejo adecuados la tasa de deforestación disminuye al 0.8% anual, que es el cálculo moderado para las selvas tropicales en México. Con estos supuestos y usando un modelo simple de decaimiento exponencial (Dirzo y García, 1992) se puede calcular el área remanente de selva (AFR) a un tiempo dado (t):

$$AFR_{(t)} = A_1(1 - r)^t$$

Así, la extrapolación para un período de 25 años, a partir del último dato (1989) sugiere que para el año 2015 la superficie remanente de selva baja caducifolia en Morelos sería de 644 km<sup>2</sup>, 751 km<sup>2</sup> y 889 km<sup>2</sup> para cada uno de los escenarios (pesimista, actual y optimista), lo que corresponde al 22.6%, 26.4% y 31.3% respectivamente, de la superficie original cubierta por este tipo de vegetación.

De acuerdo a lo planteado por la teoría de la biogeografía de islas (McArthur y Wilson, 1967), la reducción al 10% de la superficie de la vegetación original significa una pérdida del 50% de las especies que la constituyen. Para el caso del estado de Morelos, si la tasa encontrada (1.4%) se mantuviese constante, se estimaría que para el año 2080, las SBC en el estado solamente ocuparían el 10% del área original. Sin embargo, es necesario considerar otros elementos, como el estado de conservación de la vegetación y de las selvas bajas que persisten en el estado actualmente (total de 1 096 km<sup>2</sup>). De éstos alrededor del 50% están en relativo buen estado y el resto muestra signos notables de deterioro. De este modo si sólo se considera la superficie con selva más o menos conservada, el tiempo en el que la superficie quedaría reducida al 10% de la original, se alcanzaría en el año 2030. Estas simulaciones apuntan a la emergencia de atenuar las tasas de deforestación para asegurar la persistencia del mayor contingente posible de las especies de estos importantes ecosistemas.

No obstante, todavía hay otro factor a considerar, y es la intensa fragmentación que se observa en estas selvas, por lo que aún el área remanente del 10% estaría constituida probablemente por pequeñas islas de vegetación aisladas unas de otras, lo que tiene repercusiones significativas a nivel genético, ecológico y de funcionalidad del ecosistema (Stork y Samways, 1995).

Esto desde luego es preocupante ya que aún cuando Morelos es una de las entidades más pequeñas del país, ocupa el lugar número 13 en cuanto a diversidad (Flores y Geréz, 1994); además el nivel de endemismo en su flora es alta, ya que se localiza dentro de la Cuenca del Balsas, que está considerada como uno de los centros de diversidad y endemismos de México (Rzedowski, 1991b); por otra parte, las selvas bajas de esta entidad, albergan alrededor de 68 especies de vertebrados (Flores y Geréz, 1994).

La desaparición de las SBC implica grandes pérdidas, ya que si bien a muchas de sus especies no se le asigna un valor comercial a nivel forestal (Boyas, 1992), se han reportado una serie de usos locales importantes. Por ejemplo de un muestreo de 324 plantas inventariadas en Morelos (en donde se incluyen arboles, arbustos, hierbas y enredaderas), 192 especies (cerca del 60%) se utilizan en medicina, vivienda, instrumentos de labranza, enseres domésticos, ornamentales y forrajeros, y existe una clara preferencia de las comunidades locales por el uso de estos recursos (Monroy y Maldonado, 1989). El reconocimiento del valor que implican estos recursos, así como el descubrimiento de

nuevos usos es de gran relevancia para reconocer la importancia de la conservación de la biodiversidad (Phillips, 1993a). Algunos análisis recientes enfatizan el elevado valor económico que significan las comunidades forestales cuando se consideran sus aportaciones ambientales (servicios ecológicos) (Noble y Dirzo, 1997).

Es necesario evaluar con más cuidado el deterioro de la SBC. En áreas que se habían reconocido como sitios de gran interés florístico en Morelos. Tal es el caso del Cañón de Lobos (Soria-Rocha, 1986) que han desaparecido ante la presión ejercida por las actividades humanas. Dentro de una de las zonas decretadas para su protección en Morelos, como es la Sierra de Huautla, se hacen esfuerzos para completar el listado de la flora (Pérez, *et al.*, 1992) en la que se han reportado 629 especies, en 219 géneros, agrupadas en 83 familias.

Las áreas decretadas para protección, en Morelos, abarcan alrededor del 18% de la superficie del estado ( $\approx 860 \text{ km}^2$ ), por lo que más del 80% se encuentra sin protección y sólo el 2.6% corresponde a zonas núcleo, lo que supondría normas más estrictas de protección (Fig. 5.6A). Sin embargo, a pesar de la importancia de las SBC sólo cerca de la mitad de la superficie de las zonas sujetas a protección ( $\approx 440 \text{ km}^2$ ) incluyen áreas cubiertas por selvas bajas. La otra mitad de las áreas naturales protegidas en el estado, está cubierta por bosques templados. Aunado a esto, los decretos de las áreas protegidas, han incluido zonas deforestadas y deterioradas (como puede verse en la Figura 5.6B) y de los  $440 \text{ km}^2$  que deberían contener selva baja protegida, cerca del 40% ( $176 \text{ km}^2$ ) ya han sido deforestados. Esto significa que un sector de solamente alrededor de  $260 \text{ km}^2$  (que corresponde aproximadamente al 5% del estado y al 24% de las selvas de la entidad, que para esas fechas estaban en pie), que tendría mayores posibilidades de ser conservado. El deterioro sufrido hasta la fecha en las selvas bajas caducifolias en Morelos, requiere de medidas urgentes para su conservación y restauración, así como darle seguimiento a los programas de conservación y ejecución real de los planes para las áreas protegidas.

Es necesario además analizar con mayor detalle el estado de conservación de estas comunidades, tarea que es muy difícil de cumplir con el uso de sensores remotos con la resolución disponible típicamente (Foody y Hill, 1996; Trejo y Hernández, 1996). Se requiere adicionalmente de información amplia y detallada acerca de la composición y estructura de las comunidades que se quiere analizar. La información que se genere en este sentido es relevante para emitir las recomendaciones de las áreas prioritarias para su

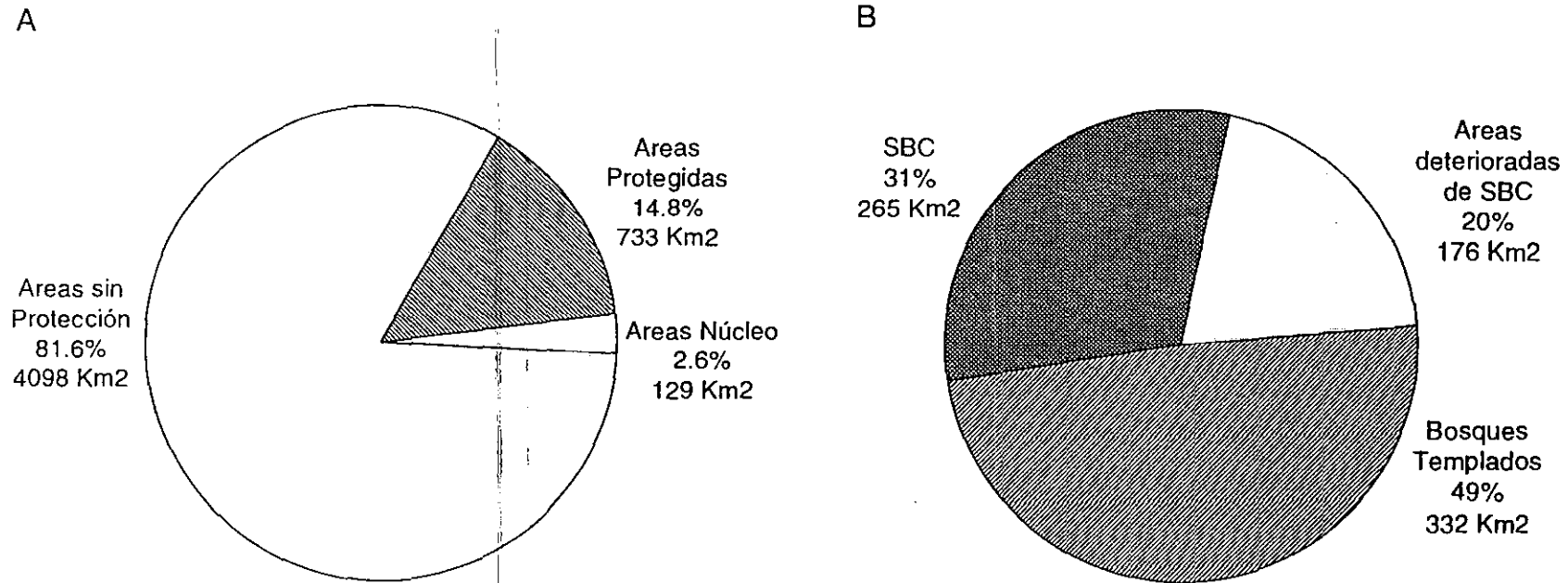


Figura 5.6. Superficies y proporción del estado de Morelos que están sujetas a protección (A); y proporción de estas áreas protegidas que están cubiertas por bosques templados y selvas bajas caducifolias en distintos estados de conservación (B).

conservación (Keel *et al.*, 1993) o en su caso de restauración o regeneración (Sabogal, 1992). Es necesario, también, evaluar el estado de la vegetación adyacente a las áreas a conservar, para así reconocer las presiones externas a las que están sujetas y la viabilidad de los esfuerzos de conservación.

Este tipo de consideraciones analíticas, como es evidente tendrían que extenderse hacia otras áreas de distribución de la selva baja en el país. A nivel nacional las áreas sujetas a protección que contienen este tipo de comunidades estacionales son muy reducidas (23 áreas decretadas y 7 propuestas, Flores y Geréz, 1994), y además en superficie no alcanzan a acumular las 150 000 ha (Ordóñez y Flores, 1995), lo cual corresponde a menos del 10% de la superficie de este tipo de vegetación en el país. Bajo el supuesto del 10% del área que alberga el 50% de las especies, derivado de la relación  $S=cA^2$ , de la teoría de biogeografía de islas, es evidente que aún esta meta mínima de conservación de la diversidad de las SBC está lejos de cumplirse.

La pérdida de la cobertura vegetal, la fragmentación y el deterioro del hábitat a nivel general incide en el decremento de la biodiversidad (Wilson, 1988), perturba los ciclos hidrológicos, transforma al paisaje en una serie de parches o islas de vegetación que representan barreras para la migración natural (Peters y Darling, 1985) y afecta la dinámica del CO<sub>2</sub> en la atmósfera (Dixon *et al.*, 1994; Pimm y Sugden, 1994). Por ejemplo, se ha calculado que las SBC capturan entre 57 y 87 t C/ ha (Masera, 1995). A nivel regional y local el impacto del cambio en el uso del suelo también incide sobre la degradación y erosión edáfica (Maass, 1995) la disminución de la cobertura vegetal y por tanto en la pérdida de recursos que pueden ser importantes (Fearnside, 1989). Cada vez se argumenta más que la conservación de los ecosistemas y el mantenimiento de la biodiversidad es vital para la mitigación de los impactos del cambio global (Markham, 1996; Stark y Samways, 1995; Mooney *et al.*, 1995)

Además de los aspectos aplicados que se han mencionado en esta discusión, la información presentada al respecto de la importancia biológica de las selvas bajas caducifolias, en los capítulos previos de esta tesis, argumentan enfáticamente que la conservación de estas selvas en México es una tarea prioritaria no sólo a nivel nacional, sino global.

# BIBLIOGRAFIA

- Argüelles, E., R. Fernández y S. Zamudio. 1991. Listado florístico preliminar del estado de Querétaro. Flora del Bajío y regiones adyacentes. Fascículo Complementario II. Instituto de Ecología. Centro Regional del Bajío y CONCyTEQ. Pátzcuaro, Mich. México.
- Aronoff, S. 1989. Geographic Information Systems: A management perspective. WDL Publications. Ottawa.
- Arriaga, L. and J.L. León. 1989. The mexican tropical deciduos forest of Baja California Sur: a floristic and structural approach. *Vegetatio* 84: 45-52.
- Basnet, K. 1993. Recovery of tropical rain forest after hurricane damage. *Vegetatio* 109: 1-4
- Beard, J.S. 1955. The classification of tropical American vegetation types. *Ecology* 36: 89-100
- Boyás, J.C.D. 1992. Determinación de la productividad, composición y estructura de las comunidades arbóreas del estado de Morelos en base a unidades ecológicas. Tesis Doctor en Ciencias (Biología). Facultad de Ciencias. UNAM. México, D.F.
- Bravo-Holis, H. 1978. Las Cactáceas de México. UNAM. México.
- Breedlove, D.E. 1986. Listados florísticos de México. IV. Flora de Chiapas. Instituto de Biología. UNAM. México.
- Breceda-Solís, C. A.M. 1994. La selva baja caducifolia y la vegetación de fondo de cañada en la Sierra de la Laguna, B.C.S. México. Tesis de Maestría en Ciencias. División de Estudios de Posgrado. Facultad de Ciencias. UNAM. México, D.F.
- Bullock, S.H. 1986. Climate of Chamela, Jalisco, and trends in the south coastal region of Mexico. *Archives for Meteorology, Geophysics, and Bioclimatology* 36: 297-316
- Bullock, S.H., H.A. Mooney and E. Medina (eds.) 1995. Seasonally dry tropical forests. Cambridge Univ. Press. Cambridge.
- Bullock, S.H. and J.A. Solís-Magallanes. 1990. Phenology of canopy trees of a tropical deciduos forest in Mexico. *Biotropica* 22: 22-35
- Bullock, S.H. 1995. Plant reproduction in neotropical dry forest. Pages 277-303 in S.H. Bullock, H.A. Mooney and E. Medina (eds.) Seasonally dry tropical forests. Cambridge Univ. Press. Cambridge.
- Cain, S.A. 1950. Life forms and phytoclimates. *Botanical Review*. 16: 1-32
- Castillo, P.E., P. Lehtonen, V. Sosa y R. Escobar. 1989. Proyecciones de los principales indicadores forestales de México a largo plazo (1988-2012). Reporte Interno, Subsecretaria Forestal. Coopertation Proyect México-Finland. SARH. México City.
- Ceballos, G. 1995. Vertebrate diversity, ecology and conservation in neotropical dry forests. Pages 195-220 in S.H. Bullock, H.A. Mooney and E. Medina (eds.) Seasonally dry tropical forests. Cambridge Univ. Press. Cambridge.

- Clinebell, R.R., O.L. Phillips, A.H. Gentry, N. Stark, H. Zuuring. 1995. Prediction of neotropical tree and liana species richness from soil and climatic data. *Biodiversity and Conservation* 4: 56-90
- Connell, J.H. and E. Orias. 1964. The ecological regulation of species diversity. *American Naturalist* 98: 399-491
- Correl, D.S. y M.C. Johnston. 1970. *Manual of vascular plants of Texas*. Texas Research Foundation. Renner, Texas.
- Cortés, L.A. y C.D. Malagón. 1984. *Los levantamientos agrícolas y sus aplicaciones múltiples*. Universidad de Bogotá "Jorge Tadeo Lozano". Colombia.
- Cracraft, J. 1985. Biological diversification and causes. *Annals of the Missouri Botanical Garden* 72: 794-822
- Crawley, M.J. 1993. *GLIM for ecologist*. Blackwell Scientific Publications. Oxford.
- Currie, D.J. and V.I. Pagnin. 1987. Large scale biogeographical patterns of species richness of tree. *Nature* 329: 326-327
- Dávila, P.A., J. L. Villaseñor, R. Medina, A. Ramírez, A. Salinas, J. Sánchez-Ken y P. Tenorio. 1993. *Listados florísticos de México. X. Flora del valle de Tehuacán-Cuicatlán*. Instituto de Biología. UNAM. México.
- De Ita-Marínez, C. 1983. *Patrones de producción agrícola en un ecosistema tropical estacional en la costa de Jalisco*. Tesis para obtener el título de Biólogo. Facultad de Ciencias. UNAM. México, D.F.
- DGE (Dirección General de Estadística). 1975. *V Censos Agrícola-Ganadero y Ejidal 1970*. Morelos. D.G.E. México.
- Diamond, J. 1988. Factors controlling species diversity: overview and synthesis. *Annals of the Missouri Botanical Garden* 75: 117-129
- Dirzo, R. 1992. Diversidad Florística y Estado de Conservación de las Selvas Tropicales de México. Páginas 283-290 *en* Sarukhán and Dirzo (comp.). *México Ante los retos de la Biodiversidad*. CONABIO. México.
- Dirzo, R. 1993. La ecología vegetal en México: resúmen histórico, logros y perspectivas. Páginas 125-134 *en* Guevara, Moreno-Casasola y Rzedowski (comp.) *Logros y Perspectivas del Conocimiento de los Recursos vegetales de México en vísperas del Siglo XXI*. Instituto de Ecología. Sociedad Botánica de México. México.
- Dirzo, R. 1994. *Diversidad de la Flora de México*. CEMEX y Agrupación Sierra Madre. México.
- Dirzo, R. and C. Domínguez. 1995. Plant herbivore-interactions in Mesoamerican tropical dry forest. Pages 304-325 *in* S.H. Bullock, H.A. Mooney and E. Medina (eds.) *Seasonally dry tropical forests*. Cambridge Univ. Press. Cambridge.
- Dirzo, R. y G. Gómez. 1996. Ritmos temporales de la investigación taxonómica de plantas vasculares en México y una estimación del número de especies conocidas. *Annals of the Missouri Botanical Garden*. 83: 396-403
- Dirzo, R. y M. García. 1992. Rates of deforestation in los Tuxtlas, a neotropical area in southeast México. *Conservation Biology* 6: 84-90
- Dirzo, R. y P.H. Raven. 1994. *Un inventario biológico para México*. Boletín de la Sociedad

- Dittus, W.P.J. 1985. The influence of cyclones on the dry evergreen forest of Sri Lanka. *Biotropica* 17: 1-14
- Dixon, R.K., S. Brown., R.A. Houghton, A.M. Solomon, M.C. Trexler and J. Wisniewski. 1994. Carbon pools and flux of global forest ecosystems. *Science* 263: 185-190
- Doryan, M. 1986. Climatic instability, time lags and community disequilibrium. Pages 269-284 in J. Diamond and T.J. Case (eds.) *Community Ecology*. Harper and Row Pub. New York
- Dunson, W.A. and J. Travis. 1991. The role of abiotic factors in community organization. *American Naturalist* 138: 1067-1091
- Fearnside, P.M. 1989. A prescription for slowing deforestation in Amazonia. *Environment* 31: 17-40
- Fernández-Nava, R. 1992. Nombres comunes y distribución geográfica del género *Karwinskia* (Rhamnaceae) en México. *Anales del Instituto de Biología. UNAM.* 1: 1-23
- Fisher, A.G. 1960. Latitudinal variation in organic diversity. *Evolution* 14: 64-81
- Flores, M.G., X. Jiménez, F. Madrigal, F. Moncayo y F. Takaki. 1971. Memorias del mapa de tipos de vegetación de la República Mexicana. Secretaría de Recursos Hidráulicos. México, D.F.
- Flores, V.O. y P. Gerez. 1994. Biodiversidad y conservación en México: vertebrados, vegetación y uso del suelo. 2a. ed. CONABIO. UNAM. México.
- Foody, G.M. and R.A. Hill. 1996. Classification of tropical forest classes from Landsat TM data. *International Journal of Remote Sensing.* 17: 2353-2367
- Forero, E. and A.H. Gentry. 1988. Neotropical plant distribution patterns with emphasis on northwestern south america: a preliminary overview. Pages 21-37 in W.R. Heyer and P.E. Vanzolini (eds.) *Proceedings of a workshop on neotropical distribution patterns.* Acad. Brasil. Cienc.
- Foster, R.B. 1980. Heterogeneity and disturbance in tropical vegetation. Pages 75-92 in M.Soulé and B.A. Wilcox (eds.) *Conservation Biology. An evolutionary ecological perspective.* Sinauer Associates Pub. Massachusetts.
- García, E. 1988. Modificaciones al sistema de clasificación climática de Köeppen. (Para adaptarlo a las condiciones de la República Mexicana). Offset Larios, 4a. Ed. México.
- García, E. 1989. *Apuntes de Climatología.* 6a. ed. Offset Larios. México.
- García, E. y E. Hernández. 1983. Las gráficas ombrotérmicas y los regimenes pluviométricos en la República Mexicana. *Memorias IX Congreso Nacional de Geografía.* Guadalajara. Tomo: 140-148
- García, E. y R.I. Trejo. 1990. Climatología de Satélites aplicada al estudio de la precipitación en México. Páginas 224-233 en *Memorias del XII Congreso Nacional de Geografía.* Sociedad Mexicana de Geografía y Estadística, INEGI. Tepic.
- García, E. y R.I. Trejo. 1994. La presencia del monzón en el noroeste de México. *Investigaciones Geográficas. Boletín del Instituto de Geografía.* UNAM. 28: 33-64
- García, E., C. Soto. y F. Miranda. 1960. Larrea y Clima. *Anales del Instituto de Biología* 31:



- García-Oliva, F., E. Ezcurra and I. Galicia. 1991. Pattern of rainfall distribution in the central pacific coast of Mexico. *Geografiska Annaler* 73: 179-186
- Gartlan, J.S., D.M. Newbery, D.W. Thomas and P.G. Waterman. 1986. The influence of topography and soil phosphorus on the vegetation of Korup Forest Reserv, Cameroun. *Vegetatio* 65: 131-148
- Gentry, A.H. 1982b. Patterns of Neotropical plant species diversity. *Evolutionary Biology* 15: 1-54
- Gentry, A.H. 1986c. Sumario de patrones fitogeográficos en la Amazonia. *Revista Academia Colombiana de Ciencias Exactas* 16: 101-116
- Gentry, A.H. 1988a. Tree species richness of upper Amazonian forests. *Proc. Natural Academy of Sciences USA*. 85: 156-159
- Gentry, A.H. 1988b. Changes in plant community diversity and floristic composition on environmental and geographical gradients. *Annals of the Missouri Botanical Garden* 75: 1-34
- Gentry, A.H. 1991. The distribution and evolution of climbing plants. Pages 3-42 *in* Putz, C.E. and H.A. Mooney (eds.) *The Biology of Vines*. Cambridge University Press. Cambridge.
- Gentry, A.H. 1995. Diversity and floristic composition of neotropical dry forests. Pages 146-194 *in* S.H. Bullock, H.A. Mooney and E. Medina (eds.) *Seasonally dry tropical forests*. Cambridge Univ. Press. Cambridge.
- Gentry, A.H. and L.H. Emmons. 1987. Geographical variation in fertility and composition of the understory of neotropical forest. *Biotropica* 19: 216-227
- Gentry, H.S. 1946. Sierra Tacuichamona. A Sinaloa plant locale. *Bulletin of Torrey Club*. 73: 356-362
- Gleason, H.A. 1926. The individualistic concept of the plant association. *Bulletin of the Torrey Club* 53: 7-26
- Goldberg, D.E. 1982. The distribution of evergreen and deciduous trees relative to soil type: an example from the Sierra Madre, and a general model. *Ecology* 63: 942-951
- Grubb, P.J. 1977. The maintenance of species richness in plant communities: the importance of the regeneration niche. *Biological Review* 52: 107-145
- Holbrook, N.M., J.L. Whitbeck and H.A. Mooney. 1995. Drought responses of neotropical dry forest trees. Pages 243-276 *in* S.H. Bullock, H.A. Mooney and E. Medina (eds.) *Seasonally dry tropical forests*. Cambridge Univ. Press. Cambridge.
- Holdridge, L. 1967. *Life zone ecology*. Tropical Science Center. San José, Costa Rica.
- Hubbell, S.P. 1979. Tree dispersion, abundance and diversity in tropical dry forest. *Science* 203: 1299-1309
- Hubbell, S.P. and R.B. Foster. 1986. Biology, chance and history and the structure of tropical rain forest tree communities. Pages 314-329 *in* J. Diamond and T.J. Case (eds.) *Community Ecology*. Harper and Row Pub. New York.
- Hubbell, S.P. and R.B. Foster. 1986. Commonness and rarity in a neotropical forest: implications for tropical tree conservation. Pages 205-231 *in* M.E. Soulé (ed.)

Conservation Biology. The science of scarcity and diversity. Sinauer Assoc. Inc. Pub. Massachusetts.

- Huston, M.A. 1979. A general hypothesis of species diversity. *American Naturalist*. 113: 81-101
- Huston, M.A. 1980. Soil nutrients and tree species richness in Costa Rican forest. *Journal of Biogeography* 7: 147-157
- Huston, M.A. 1994. Biological diversity. The coexistence of species on changing landscapes. Cambridge University Press. Cambridge.
- Ibarra-Manríquez, G., M. Martínez-Ramos, R. Dirzo y J. Núñez-Farfan. 1997. La Vegetación. Páginas 61-85 en E. González-Soriano, R. Dirzo y R.C. Vogt (eds.) Historia natural de los Tuxtlas. UNAM. México.
- INEGI (Instituto Nacional de Estadística Geografía e Informática). 1992. XI Censo general de población y vivienda, 1990. Resumen General. INEGI. México.
- INEGI (Instituto Nacional de Estadística Geografía e Informática). 1994. Resultados definitivos. VII Censo Agrícola-Ganadero. Morelos. INEGI. México.
- International Institute for Aerospace Survey and Earth Science. 1993. The Integrated Land and Water Management Information System (ILWIS) Users Manual, Version 1.4, IITASES, Enschede, The Netherlands.
- Janzen, D. 1988. Tropical dry forest. The most endangered major tropical ecosystems. Pages 130-137 in E.O. Wilson (ed.) Biodiversity. National Academy Press.
- Jaramillo L.V. y F. González-Medrano. 1983. Análisis de la vegetación arbórea de la Provincia Florística de Tehuacán-Cuicatlán. *Boletín de la Sociedad Botánica de México* 45: 49-64
- Jaramillo, V.J. and R.L. Sanford. 1995. Nutrient cycling in tropical deciduous forests. Pages 346-362 in S.H. Bullock, H.A. Mooney and E. Medina (eds.) Seasonally dry tropical forests. Cambridge Univ. Press. Cambridge.
- Jaramillo-Villalobos, V. 1994. Revegetación y reforestación de las áreas ganaderas en las zonas tropicales de México. SARH, Subsecretaría de Ganadería. COTECOCA. México.
- Jongman, R.H.G., C.J.F. Ter Braak and O.F.R. van Tongeren (eds.). 1995. Data Analysis in Community and Landscape Ecology. Cambridge University Press. Cambridge.
- Kamaruzaman, J. and M.R. Abdul Manaf. 1995. Satellite remote sensing deforestation in the Sungai Buloh Forest Reserve, Peninsular Malaysia. *International Journal of Remote Sensing* 16: 1981-1998
- Keel, S., A.H. Gentry and L. Spinzi. 1993. Using vegetation analysis to facilitate the selection of conservation sites in eastern Paraguay. *Conservation Biology*. 7: 66-74
- Kelly, D.L., E.V.J. Tanner, V. Kapos, T.A. Dickinson, G.A. Goodfriend and P. Fairbairn. 1988. Jamaican limestone forests: floristics, structure and environment of three examples along a rainfall gradient. *Journal of Tropical Ecology*. 4: 121-156
- Kent, M. and P. Coker. 1992. Vegetation description and analysis. A practical approach. Belhaven Press. London.
- Kershaw, K.A. 1964. Quantitative and Dynamic Ecology. Edward Arnold Publishing Co., London.

- Kohlman, B. y S. Sánchez-Colón. 1984. Estudio aerográfico del género *Bursera* en México. *en* Ezcurra, E., M. Equihua, B. Kohlman y S. Sánchez. Métodos cuantitativos en la Biogeografía. Instituto de Ecología. México.
- Labat, J.N. 1988. Vegetation du nord-ouest du Michoacan (Mexique): ecologie, composition floristique et structure des groupements végétaux. Thèse de doctorat de l'Université de Paris. Paris.
- Lark, R.M. 1995. A reappraisal of unsupervised classification: correspondence between spectral and conceptual classes. *International Journal of Remote Sensing*. 16: 1425-1443
- León de la Luz, J.L. and R. Domínguez-Cadena. 1989. Flora of the sierra de la Laguna, Baja California Sur, México. *Madroño* 36: 61-83
- Leopold, A.S. 1950. Vegetation zones of México. *Ecology* 31: 507-518
- Lillesand, T.M. and R.W. Kiefer. 1987. Remote sensing and image interpretation. John Wiley and Sons. New York.
- Lott, E., S.H. Bullock and A. Solís-Magallanes. 1987. Floristic diversity structure of upland and Arroyo forest of Coastal Jalisco. *Biotropica* 19: 228-235.
- Lott, E.J. 1993. Annotated checklist of the vascular flora of the Chamela Bay Region, Jalisco, México. *Ocasional papers of the California Academy of Sciences* 148
- Lugo, A.E., M. Applefield, D.J. Pool and R.B. McDonald. 1983. The impact of hurricane David on the forest of Dominica. *Canadian Journal of Forest Research* 13: 201-211
- Lundell, C.L. and A.A. Lundell. 1983. The flora of northern Yucatán and Cobá area of Quintana Roo, México. *Collections and observations in 1938. Wrightia* 7: 97-228
- Maass, J.M. 1995. *Conversion of a tropical dry forest to pasture and agriculture*. Pages 346-362 *in* S.H. Bullock, H.A. Mooney and E. Medina (eds.) *Seasonally dry tropical forests*. Cambridge Univ. Press. Cambridge.
- MacArthur, R. 1965. Patterns of species diversity. *Biological Review* 210: 510-533
- MacArthur, R. and E.O. Wilson. 1967. *The theory of island biogeography*. Princeton University Press. Princeton.
- Magurran, A.E. 1988. *Ecological diversity and its measurement*. Princeton University Press. Princeton, New Jersey.
- Markham, A. 1996. Potential impacts of climate change on ecosystems: a review of implications for policymakers and conservation biologist. *Climate Research* 6: 179-191 CR Special.
- Martineja-Adinet, N.E. 1993. Establecimiento y sobrevivencia de plántulas arbóreas en un bosque tropical decíduo de baja diversidad, dominado por una sola especie. Tesis para obtener el grado de Doctor en Ecología. Unidad Académica de los Ciclos Profesionales y de Grado del C.C.H. y Centro de Ecología. UNAM. México, D.F.
- Martínez-Yrizar, A. 1995. Biomass distribution and primary productivity of tropical dry forest. Pages 326-345 *in* S.H. Bullock, H.A. Mooney and E. Medina (eds.) *Seasonally dry tropical forests*. Cambridge Univ. Press. Cambridge.
- Martínez-Yrizar, A. and J. Sarukhán. 1990. Litterfall patterns in a tropical deciduous forest in Mexico over a five-year period. *Journal of Tropical Ecology* 6: 433-444

- Martínez-Yrizar, A., A. Burquez and M. Maass. (En prensa). Structure and functioning of tropical deciduous forests in western Mexico. In R.H. Robichaux (ed.) The tropical deciduous forest of southern Sonora Mexico: Ecology and conservation of a threatened ecosystem.
- Masera, O., M. J. Ordóñez and R. Dirzo. 1992. Carbon Emissions from Deforestation in México: Current Situation and Long-term Scenarios in W. Makundi and J. Sathaye (eds.). Carbon Emissions and Sequestration in Forests: Case Studies from Seven Developing Countries. Vol.IV: México. Report No.LBL-32759, Energy and Environment Division, Lawrence Berkeley Laboratory-US. Environmental Protection Agency, Berkeley, California.
- Masera, O.R. 1995. Carbon mitigation scenarios for Mexican Forests: methodological considerations and results. *Interciencia* 20: 388-395
- Masera, O.R. 1996. Deforestación y Degradación Forestal en México. Documentos de Trabajo. 19. GIRA. A.C. Pátzcuaro. México.
- Matson, P.A. and P.M. Vitousek. 1995. Nitrogen trace gas emissions in a tropical dry forest ecosystem. Pages 346-362 in S.H. Bullock, H.A. Mooney and E. Medina (eds.) Seasonally dry tropical forests. Cambridge Univ. Press. Cambridge.
- McVaugh, R. 1987. Leguminosae. W.R. Anderson (eds.) Flora NovoGaliciana. Vol. 5. University of Michigan Press. Michigan.
- McVaugh, R. 1984. Flora Novo-Galiciana. Vol. 12. Compositae. Univ. of Michigan Press. *Annales. Arbor*, Michigan.
- Meanut, J.C., M. Lepage and L. Abbadie. 1995. Savannas, woodlands and dry forests in Africa. Pages 64-92 in S.H. Bullock, H.A. Mooney and E. Medina (eds.) Seasonally dry tropical forests. Cambridge Univ. Press. Cambridge.
- Meave, J., M. Kellman, A. MacDougall and J. Rosales. 1991. Riparian habitats as tropical forest refugia. *Global Ecology and Biogeography Letters* 1: 69-76
- Medina, E. 1995. Diversity of life forms of higher plants in neotropical dry forests. Pages 221-242 in S.H. Bullock, H.A. Mooney and E. Medina (eds.) Seasonally dry tropical forests. Cambridge Univ. Press. Cambridge.
- Menalled, F.D. and J.M. Adamoli. 1995. A quantitative phytogeographic analysis of species richness in forest communities of Paraná River Delta, Argentina. *Vegetatio* 120: 81-90
- Mendoza, E. 1997. Análisis de la deforestación de la selva lacandona: patrones, magnitud y consecuencias. Tesis para obtener el grado de Biólogo. Facultad de Ciencias. UNAM. México. D.F.
- Menge, B.A. and J.P. Sutherland. 1976. Species diversity gradients: synthesis of the roles of predation, competition and temporal heterogeneity. *American Naturalist* 110: 351-369
- Miranda, A. y E. García. 1992. MICROMAP. Manual del Usuario. Estadigrafía S.A. México.
- Miranda, F. y E. Hernández-Xolocotzi. 1963. Los Tipos de Vegetación de México y su Clasificación. *Boletín de la Sociedad Botánica de México* 23. C.P. SARH. México.
- Miranda, F. 1941. Estudios sobre la vegetación de México. I. La vegetación de los cerros al S de la Meseta del Anahuac-el cuajotal. *Anales del Instituto de Biología. UNAM* 12:

- Miranda, F. 1942. Estudios sobre la vegetación de México. III. Notas sobre la vegetación del suroeste del estado de Puebla. *Anales del Instituto de Biología*. UNAM Tomo XIII, 2: 417-459
- Miranda, F. 1943b. Estudios sobre la vegetación de México. IV. Algunas características de la vegetación y de la flora de la zona de Acatlán. *Anales del Instituto de Biología*. UNAM 14: 407-421
- Miranda, F. 1947. Estudios sobre la vegetación de México. V. Rasgos de la vegetación del Río Balsas. *Revista de la Sociedad Mexicana de Historia Natural* 8: 95-114
- Mittermeier, R. A. y C. G. Mittermeier. 1992. La Importancia de la Diversidad Biológica de México. Páginas 63-74 *en* Sarukhán y Dirzo (compiladores). México Ante los Retos de la Biodiversidad. CONABIO. México.
- Monroy, R. y B. Maldonado. 1989. La selva baja caducifolia en el estado de Morelos. *Ciencia y Desarrollo*.15: 41-49
- Mooney, H.A., S.H. Bullock and E. Medina. 1995. Introducción. Pages 1-8 *in* S.H. Bullock, H.A. Mooney and E. Medina (eds.) *Seasonally dry tropical forest*. Cambridge Univ. Press. Cambridge.
- Mooney H.A., J. Lubchenco, R.Dirzo and O.E. Sala. (Coordinators). 1995. Section 6. Biodiversity and Ecosystem Function. Basic Principles. Global Biodiversity Assessment. Draft. United Nation Environment Programe.
- Mueller-Dombois, D. and H. Ellenberg. 1974. *Aims and methods of vegetation ecology*. John Wiley and Sons. New York.
- Murphy, P.G. and A.E. Lugo. 1986. Structure and biomass af a subtropical dry forest in Puerto Rico. *Biotropica* 18: 89-96
- Murphy, P.G. and A.E. Lugo. 1995. Dry forest of Central America and the Caribbean. Pages 9-34 *in* S.H. Bullock, H.A. Mooney and E. Medina (eds.) *Seasonally dry tropical forest*. Cambridge Univ. Press. Cambridge.
- Murphy, P.G. and Lugo, A.E. 1986b. Ecology of tropical dry forest. *Annual Review Ecology and Systematic* 17: 67-88
- Nascimento, J.R. 1991. Discutiendo numeros do dosmatamiento. *Interciencia*. 16: 232-239
- Noble I.R. and R. Dirzo. 1997. Forest as human -dominated ecosystems. *Science* 277: 522-525
- Óliver, J.E. 1973. *Climate and Man's Environment. An introduction to applied climatology*. John Wiley and Sons, Inc. New York.
- Ordóñez-Díaz, M.J. y O. Flores-Villela. 1995. Areas Naturales Protegidas. Serie Cuadernos de Conservación. 4. Pronatura. A.C. México.
- Oropeza, O., M.E. Hernández, R. Zárate, G. Alfaro; F. Orozco, L.M. Mitre, G. Valdez y L.A. Torres. 1995. Mapa de Geosistemas. II Informe de Actividades correspondiente a enero-junio de 1995. Subárea: Vulnerabilidad a la desertificación y a la sequía meteorológica. Estudio de país: México. INE-CCA.
- Padilla, G.A., S. Pedrín y E. Díaz. 1988. Historia geológica y paleoecológica. Páginas 27-36 *en* Arriaga, L. y A. Ortega (eds.) *La Sierra de la Laguna de Baja California Sur*. Centro de Investigaciones Biológicas de Baja California Sur. A.C.

- Palacio-Prieto, J.L. 1983. Metodología para el desarrollo de trabajos geomorfológicos a escala 1: 50 000. Páginas 52-72 en Primer congreso interno del Instituto de Geografía de la UNAM. México.
- Paradella, W.R., M.F.F. Da Silva, N. de A. Rosa and C.A. Kushigbor. 1994. A geobotanical approach to the tropical rainforest environment of the Carajas Mineral Province (Amazon Region, Brazil) based on digital TM-Landsat and DEM data. *International Journal of Remote Sensing* 15: 1633-1648
- PCI. 1995. Remote Sensing Corporation. Version 6.01. Ontario, Canada.
- Peet, R.K. 1974. The measurement of species diversity. *Annual Review of Ecology and Systematic* 5: 285-307
- Pennigton, T. D. y J. Sarukhán. 1968. Manual para la identificación de campo de los principales arboles tropicales de México. INIF. ONU. México.
- Pérez, J. L.A., A. Flores-Castorena y G. Soria. 1992. Clave para familias de plantas con flores de la Sierra de Huautla, Morelos, México. *Universidad: Ciencia y Tecnología* 2: 25-50
- Phillips, O. 1993a. The potential for harvesting fruit in tropical rainforest: new data from Amazonian Peru. *Biodiversity and Conservation* 2: 18-38
- Pianka, E.R. 1966. Latitudinal gradients in species diversity: a review of concepts. *American Naturalist* 100: 33-46
- Pianka, E.R. 1982. *Evolutionary Ecology*. Harper and Row. New York.
- Pielou, E.C. 1975. *Ecological Diversity*. Wiley and Sons. New York.
- Pimm, S.L. and A.M. Sugden. 1994. Tropical diversity and global change. *Science* 263: 933-934
- Puig, H. 1976. *Vegetation de la Huasteca, Mexique*. Mission Archeologique et Ethnologique Francaise au Mexique. México.
- Rabinowitz, D., S. Cairns and T. Dillon. 1986. Seven forms of rarity and the frequency in the flora of the British Isles. Pages 182-204 in M.E. Soulé (ed.) *Conservation biology: the science of scarcity and diversity*. Sinauer, Sunderland.
- Ramamoorthy, T.P. and D.H. Lorence. (Inédito). Generic endemism in Mexican Flora.
- Reich, P.B. and R. Borchert. 1984. Water and tree phenology in a tropical dry forest in the lowlands of Costa Rica. *Journal of Ecology* 72: 61-74
- Richards, J.A. 1986. *Remote sensing digital image analysis. An introduction*. Springer-Verlag, Berlin.
- Ricklefs, R.E. 1979. *Ecology*. Chiron Press. New York.
- Ricklefs, R.E. 1987. Community Diversity: relative roles of local and regional processes. *Science* 235: 167-171
- Ricklefs, E. and D. Schluter. 1993. Species diversity: regional and historical influences. Pages 350-363 in R.E. Ricklefs and D. Schluter (eds.) *Species diversity in ecological communities. Historical and geographical perspectives*. The University of Chicago Press. Chicago.
- Rougharden, J. and J. Diamond. 1986. Overview: The Role of Species Interactions. Pages 333-343 in J. Diamond and T.J. Case (eds.) *Community Ecology*. Harper and Row

Pub. New York.

- Rundel, P.W. and K. Boonpragob. 1995. Dry forest ecosystems of Thailand. Pages 93-123 in S.H. Bullock, H.A. Mooney and E. Medina (eds.) Seasonally dry tropical forests. Cambridge Univ. Press. Cambridge.
- Rzedowski, J. 1962. Contribuciones a la fitogeografía florística e histórica de México. I. Algunas consideraciones acerca del elemento endémico en la flora mexicana. Boletín de la Sociedad Botánica de México 27: 52-65
- Rzedowski, J. 1965. Relaciones geográficas y posibles orígenes de la Flora de México. Boletín de la Sociedad Botánica de México 29: 121-177
- Rzedowski, J. 1978. Vegetación de México. Ed. Limusa. México.
- Rzedowski, J. 1979. Los bosques secos y semihúmedos de México con afinidades neotropicales. Páginas 37-46 en Rabinoch and G. Halffter (eds.) Tópicos de ecología contemporánea. Fondo de Cultura Económica, México.
- Rzedowski, J. 1990. Vegetación Potencial. Atlas Nacional de México, Sección Naturaleza. Hoja IV.8.2. Vol II. Mapa escala:1:4,000 000. Instituto de Geografía. UNAM. México.
- Rzedowski, J. 1991a. Diversidad y orígenes de la flora fanerogámica de México. Acta Botánica Mexicana 14: 3-21
- Rzedowski, J. 1991b. El endemismo en la flora fanerogámica mexicana: una apreciación analítica preliminar. Acta Botánica Mexicana 15: 47-64
- Rzedowski, J. 1992. Diversidad del Universo Vegetal de México: Perspectivas de un Conocimiento Sólido. Páginas 251-258 en Sarukhán y Dirzo (compiladores). México Ante los retos de la Biodiversidad. CONABIO. México.
- Rzedowski, J. y F. Guevara-Féfer. 1992. Familia Burseraceae. Flora del Bajío y regiones adyacentes. Instituto de Ecología. CONACyT. SEP. Xalapa, Ver. México.
- Rzedowski, J. y G. Calderón. 1987. El Bosque tropical caducifolio de la región mexicana del Bajío. Trase 12
- Rzedowski, J. y T. Reyna. 1990. Divisiones florísticas. Tópicos Fitogeográficos (Provincias, matorral xerófilo y cactáceas). Sección Naturaleza. Hoja IV. 8. 3. Vol. II. Mapa escala 1: 8 000 000. Atlas Nacional de México. Instituto de Geografía. UNAM.
- Sabogal, C. 1992. Regeneration of tropical dry forest in Central América, with examples from Nicaragua. Journal of Vegetation Science 3: 407-416
- Sampaio, E.V.S.B. 1995. Overview of the Brazilian caatinga. Pages 35-63 in S.H. Bullock, H.A. Mooney and E. Medina (eds.) Seasonally dry tropical forests. Cambridge Univ. Press. Cambridge.
- Schmida, A. and M. Wilson. 1985. Biological determinants of species diversity. Journal of Biogeography 12: 1-20
- Schoener, T.W. 1986. Overview: kinds of ecological communities-ecology becomes pluralistic. Pages 467-479 in J. Diamond and T.J. Case (eds.) Community Ecology. Harper and Row. New York.
- SARH (Secretaría de Agricultura y Recursos Hidráulicos). 1986. Información Forestal de la

República Mexicana. Subsecretaría de Desarrollo y Fomento Agropecuario. Subdirección del Inventario Nacional Forestal. SARH. México, D.F.

SARH (Secretaría de Agricultura y Recursos Hidráulicos). 1994. Inventario Nacional Periódico. Memoria Nacional. Subsecretaría Forestal y de Fauna Silvestre. SARH. México.

SARH-INIF. (Secretaría de Agricultura y Recursos Hidráulicos- Instituto Nacional de Investigaciones Forestales). 1975-1979. Cartografía Estatal de Uso del Suelo de la República Mexicana. Escala. 1: 500 000. SARH. México

SIC (Secretaría de Industria y Comercio). 1972. IX Censo general de población. 1970. Resumen General. SIC. DGE. México.

Shreve, F. 1937. Lowland vegetation of Sinaloa. Bulletin Torrey Club. 64: 605-613

Shreve, F. 1937. The vegetation of the Cape region of Baja California. Madroño 4: 105-113

Sobrado, M.A. 1991. Cost-benefit relationships in deciduous and evergreen leaves of tropical dry forest species. Functional Ecology 5: 608-616

Soria-Rocha, G. 1986. Flora de Morelos. Descripción de especies vegetales de la selva baja caducifolia del Cañón de Lobos, Mpio. de Yautepec. Series Ciencias Naturales y de la Salud. Programa florístico-ecológico. Coordinación de Investigación. Universidad Autónoma del Estado de Morelos. México.

SPP (Secretaría de Programación y Presupuesto). 1981. Atlas Nacional del Medio Físico. SPP. México.

SPP (Secretaría de Programación y Presupuesto). 1981. Guías para la interpretación de cartografía. Edafología. SPP. México.

Standley, P.C. 1920-1926. Trees and shrubs of Mexico. Contr. U.S. National Herbarium. 23: 1-1721

Standley, P.C., L.O. Williams et al. 1946-1976. Flora de Guatemala. Fieldiana Botany 24 (12 partes e índice), 26 (2 partes).

Stebbins, G.L. 1952. Aridity as a stimulus to plant evolution. American Naturalist 86: 33-44

Stork, N.E. and M.J. Samways. (Coordinators). 1995. Section 5. Inventory and Monitoring of Biodiversity. Global Biodiversity Assessment. Draft. United Nation Environment Programme.

STATISTICA. 1993. STATISTICA for windows. Versión 4.3. StatSoft, Inc.

Ter Braak, C.J.F. 1986a. Canonical correspondence analysis: a new eigenvector technique for multivariate direct gradient analysis. Ecology 67: 1167-1179

Ter Braak, C.J.F. 1991. CANOCO performs (partial)(detrended)(canonical) correspondence analysis, principal components analysis and redundancy analysis (Version 3.12). Agricultural Mathematics Group DLO. Netherlands.

Thiery, R.G. 1982. Environmental instability and community diversity. Biological Review 57: 671-710

Thornthwaite. 1948. An approach toward a rational classification of climate. Geographical Review. 38: 55-96

Tilman, D. 1982. Resource competition and community structure. Princeton University



Press. Princeton.

- Tilman, D. 1986. Evolution and differentiation in terrestrial plant communities: the importance of the soil resource: light gradient. Pages 359-379 in J. Diamond and T.J. Case (eds.) Community Ecology. Harper and Row. New York.
- Tilman, D. and S. Pacala. 1993. The maintenance of species richness in plant communities. Pages 13-25 in R.E. Ricklefs and D. Schluter (eds.) Species diversity in ecological communities. Historical and geographical perspectives. The University of Chicago Press. Chicago.
- Toledo, C. 1982. El género *Bursera* (Burseraceae) en el estado de Guerrero (México). Tesis para obtener el grado de Biólogo. Facultad de Ciencias. UNAM. México. D.F.
- Toledo, V.M. 1988. La diversidad biológica de México. *Ciencia y Desarrollo* 81: 17-30
- Trejo, I. 1996. Características del medio físico de la selva baja caducifolia en México. *Investigaciones Geográficas. Boletín Instituto de Geografía. Numero Especial 4*: 95-110
- Trejo, I. y J. Hernández. 1996. Identificación de la selva baja caducifolia en el estado de Morelos, mediante imágenes de satélite. *Investigaciones Geográficas. Boletín del Instituto de Geografía. Número Especial 5*: 11-18
- Trejo, I. y R. Dirzo. 1993. Diversidad florística de las selvas secas de México. *Memorias XII Congreso Mexicano de Botánica. Mérida, Yucatán. México.*
- USACERL (United States Army Construction Engineering Research Laboratories). 1993. Geographic Resources Analysis Support System (GRASS). Version 4.1. USACERL. U.S.A.
- Valencia, R., H. Balslev y G. Paz y Miño. 1994. High tree alpha-diversity in Amazonian Ecuador. *Biodiversity and Conservation* 3: 21-28
- Vega-Aviña, R., G.A. Bojorquez y F. Hernández-Alvarez. 1989. Flora de Sinaloa. Universidad Autónoma de Sinaloa. Secretaría de Educación Pública. México.
- Villaseñor, J.L. 1991. Las *Heliantheae* endémicas a México: una guía hacia la conservación. *Acta Botánica Mexicana* 15: 29-46
- Wallen, C.C. 1955. Some Characteristics of precipitation in México. *Geografiska Annaler. XXXVII*. Estocolmo. Suecia.
- Whittaker, R.H. 1972. Evolution and measurement of species diversity. *Taxon* 21: 213-251
- Wiggins, I.L. 1980. Flora of Baja California. Stanford University Press. Stanford, California.
- Wilson M.V. and A. Schmida. 1984. Measuring Beta diversity with presence-absence data. *Journal of Ecology*. 72: 1055-1064
- Wilson, E.O. 1988. Biodiversity. National Academy Press. Washington, D.C.
- Zamudio, S.R., J. Rzedowski, E. Carranza y G. Calderón de Rzedowski. 1992. La vegetación en el estado de Querétaro. Instituto Nacional de Ecología. Centro Regional del Bajío. Querétaro. México.