



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTONOMA DE MEXICO

FACULTAD DE CIENCIAS



**BIBLIOTECA I
INSTITUTO DE ECOLOGIA
UNAM**

ORDENACION Y CLASIFICACION DE VEGETACION EN LA PROVINCIA FLORISTICA DE TEHUACAN - CUICATLAN

T E S I S

QUE PARA OBTENER EL TITULO DE

B I O L O G O

P R E S E N T A:

VICTOR JOAQUIN JARAMILLO LUQUE

México, D. F.

Junio de 1982



Universidad Nacional
Autónoma de México

Dirección General de Bibliotecas de la UNAM

Biblioteca Central



UNAM – Dirección General de Bibliotecas
Tesis Digitales
Restricciones de uso

DERECHOS RESERVADOS ©
PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL

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

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

A mis padres, Víctor y Chela, porque sin escatimar,
todo me lo han brindado.

A Mariana, mi esposa, mi mejor amiga y compañera.

A Ricardo, mi hermano, mi mejor amigo.

A mis hermanas Yolanda, Olga y Olivia, por el cariño
que siempre me han dado.

AGRADECIMIENTOS

Un especial agradecimiento a la Comisión Técnico Consultiva para la Determinación Regional de los Coeficientes de Agostadero y en particular, a su Presidente, el Dr. Oscar Valdés Ornelas Subsecretario de Ganadería de la SARH, y al Director, el Ing. Víctor Jaramillo Villalobos, por todas las facilidades y apoyo prestados para la realización de esta tesis. Sin su gran ayuda el camino hubiera sido mucho más difícil. Espero que el presente trabajo sea de utilidad en las labores de la Comisión.

Quiero extender mi agradecimiento a las siguientes personas que contribuyeron de manera muy importante, en la realización de esta tesis:

Al M. en C. Francisco González Medrano por haber aceptado dirigir esta tesis y por sus atinadas sugerencias para mejorar el manuscrito final. Le ofrezco mi agradecimiento más profundo por no haber escatimado esfuerzo alguno para transmitirme sus conocimientos, constituyéndose siempre como un "libro abierto" del saber botánico, y más aún, por haber sido él quien con su capacidad y entusiasmo, despertó en mí el interés por el estudio de las plantas. Gracias, finalmente, por haberme brindado su amistad.

Al Dr. Rodolfo Dirzo quien amablemente fungió como asesor del trabajo y con su revisión detallada contribuyó de manera muy importante en la elaboración de la versión final de esta tesis. Le agradezco muy especialmente, la constante inyección de entusiasmo que hizo más fácil el trayecto.

Al M. en C. Exequiel Ezcurra por su valioso asesoramiento para la realización de esta tesis y por haberse ofrecido, amablemente, a correr los datos del trabajo en la computadora de la Escuela de Biología Vegetal de Bangor, Gales del Norte. Le agradezco también, el haber revisado el manuscrito, sus valiosas sugerencias y la paciencia de mostrada en las constantes consultas con él realizadas.

Al M. en C. Patricia Moreno-Casasola por la detallada revisión del trabajo y sus útiles sugerencias para la versión final del manuscrito.

Al M. en C. Alfredo Pérez Jiménez quien amablemente accedió a revisar el manuscrito, dando sus valiosos puntos de vista para el mejoramiento del mismo.

Al Dr. Fernando Chiang quien, sin ser parte del jurado calificador, revisó el trabajo, haciendo útiles su gerencias para la redacción. Su ayuda en la identificación del material botánico fue también muy importante. Quiero darle las gracias por el gran interés mostrado en cuanto a mi formación botánica, sus enseñanzas han sido de inestimable provecho para mí.

Al Dr. Rubén Fernández, ex-Subsecretario de Ganadería, le agradezco el apoyo brindado para hacer posible esta tesis.

La participación de varios compañeros en el trabajo de campo fue crucial. Ellos son: Patricia Dávila, José Luis Villaseñor, Jorge Meave del Castillo, Martha González, Elizabeth Manrique, Laura de León, Silvia Singer, Guadalupe Ayala y Gabriela Dávila. Todos ellos formaron "el equipo de muestreo Tehuacán", y su amistad, entusiasmo y capacidad de trabajo hicieron posible que mis momentos de flaqueza no fueran obstáculo para la terminación de esta tesis. A todos ellos mi más sincero agradecimiento.

José Luis Villaseñor, identificó el material botánico de la familia Compositae, lo cual fue una gran ayuda. Patricia Dávila contribuyó también en la identificación de parte del material. Quiero agradecerles la amistad, el compañerismo y la desinteresada ayuda mostrada desde los inicios del proyecto, del cual los tres formamos parte.

Lourdes Rico amablemente determinó material de la familia Leguminosae.

Raúl Carvajal escribió los programas para hacer los cálculos de abundancia de las especies y facilitó las instalaciones de computación del Departamento de Bioestadística del Instituto Nacional de Cardiología, por lo cual le estoy muy agradecido.

El Arq. Manuel Cárdenas Alvarez, jefe del Departamento de Dibujo de COTECOCA autorizó el trabajo de los dibujantes Adelfo López Benítez y Joaquín Rojas Alvarez, quienes elaboraron las figuras del presente trabajo. A todos ellos, muchas gracias.

El trabajo de mecanografía lo realizó la Srita. Rosa María Luna, quien con paciencia y dedicación descifró mis jeroglíficos. Rosalba Mejía G. ayudó en la preparación de las tablas de datos. Para ellas también, mi más sincero agradecimiento.

En fin, les doy las gracias a todos aquellos (mencionados o no) que de alguna manera contribuyeron en la realización de esta tesis.

INDICE

Página

1. Introducción y Objetivos	3
2. Antecedentes	8
2.1. La ordenación. Diversos tipos de ordenación. Algunos ejemplos	8
2.2. La clasificación. Algunos métodos de clasifi cación numérica	15
2.3. Estudios de ordenación y clasificación en México	18
2.4. Estudios realizados en la Provincia Florísti ca de Tehuacán-Cuicatlán	19
3. Descripción de la Zona de Estudio	22
3.1. Localización geográfica y fisiografía	22
3.2. Clima	22
3.3. Hidrología	25
3.4. Geología	28
3.5. Suelos	29
4. Metodología	30
4.1. Fase de reconocimiento	30
4.2. Muestreo	30
4.2.1. Ubicación de los Sitios	30
4.2.2. Evaluación de las especies en los sitios	31
4.3. Fase de Análisis	35
4.3.1. Ordenación	35
4.3.2. Clasificación	37

	Página
5. Resultados	39
5.1. Registro florístico	39
5.2. Registro de los Censos	39
5.3. Clasificación y ordenación	40
5.3.1. Clasificación por CENOSIS 2	40
5.3.2. Ordenación por Promediación Recíproca..	51
5.3.2.1. Promediación recíproca cualita	
tiva	51
5.3.2.1. Promediación recíproca cuanti-	
tativa	54
5.3.3. Ordenación por Análisis de Componentes	
Principales	58
6. Discusión.....	67
6.1. Metodología	67
6.2. El Clima y la Vegetación	68
6.3. Resultados	72
7. Conclusiones	80
Bibliografía	81
Apéndices	92

1. Introducción y Objetivos:

Tradicionalmente, hacer un estudio ecológico de la vegetación implicaba reconocer lo que McIntosh (1978) denomina la esencia de la fitosociología clásica. Esto es, que las muestras son clasificables como tipos de vegetación abstractos que reflejan fielmente a la naturaleza. Se podían distinguir unidades discretas, integrales y bien definidas, que combinadas en clases abstractas reflejaban las entidades naturales del mundo real. El principal problema era identificar y delimitar unidades. Clements y Tansley, hacia 1920 fueron los principales autores de esta teoría que se llamó el concepto organísmico de las comunidades. Es decir, consideraban a las asociaciones vegetales casi como un organismo.

En contraste y como una respuesta a esta concepción, Ramensky en Rusia, en 1924 y Gleason en E.U.A. en 1926, produjeron lo que se ha llamado el concepto individualista de las comunidades. Este establece que las especies se distribuyen variada e individualmente y que no forman grupos que caractericen a tipos claramente diferenciables de comunidades (Whittaker, 1975). Dicho concepto propone, asimismo, que debido a que el medio varía constantemente de un lugar a otro y selecciona entre los propágulos de las especies disponibles en un área dada, ninguna muestra puede ser considerada igual a otra y por lo tanto la vegetación no puede ser clasificada en unidades discretas excepto de manera arbitraria (McIntosh, 1978). Es decir, lo que, en resumen, se toma en cuenta, es la naturaleza continua de la variación de la vegetación y la influencia que el ambiente tiene sobre ésta.

No es sino hasta fines de la década de los 40's y principios de los 50's cuando este último concepto rechazado en su tiempo, es retomado y produce, junto con la introducción de métodos de muestreo y clasificación objetivos y cuantitativos, un desarrollo que lleva en la década de los 50's a la aplicación de métodos de análisis multivariado en

los estudios de vegetación. Esto es considerado por Gittins (1965) como uno de los logros más significativos en la ecología. Este gran desarrollo en la aplicación de métodos numéricos al análisis de vegetación se puede constatar con el gran número de trabajos publicados, principalmente en la década de los 60's, en las principales revistas de ecología.

Los métodos numéricos descriptivos pueden englobarse fundamentalmente bajo dos técnicas principales: ordenación y clasificación. Su eficiencia relativa en cuanto a la obtención de posibles generalizaciones a partir de los datos ha sido muy discutida y se ha llegado a hacer más confuso el problema cuando se ha relacionado directamente a cada técnica con una escuela de pensamiento con respecto a las comunidades. Es decir, se ha asociado a la clasificación con el concepto organísmico y la ordenación con el concepto individualista de las comunidades (Greig-Smith et al., 1967). Sin embargo, esto no significa que los resultados aportados por dichas técnicas no puedan proveer evidencia sobre la naturaleza de la comunidad (Anderson, 1965).

Así pues, la técnica que se vaya a utilizar va íntima e indiscutiblemente ligada a los objetivos que se persiguen en el estudio de la vegetación (Kershaw, 1968); y diversos autores (Lambert y Dale, 1964; Anderson, 1965; Webb et al., 1967; McIntosh, 1967; Greig-Smith et al., 1967; Maarel, 1969; Goodall, 1970, 1978; Whittaker, 1970, 1975; Mueller-Dombois y Ellenberg, 1974) postulan que las dos técnicas son complementarias pudiendo producir información valiosa cuando ambas son aplicadas al estudio de la vegetación.

El uso de estas técnicas tiene 3 propósitos básicos (Austin, 1972):

a) La simplificación de datos multivariados, es decir, hacer más accesible al análisis la interrelación de las múltiples variables que se consideran para estudiar de una manera más completa la carpeta vegetal,

b) Ayuda en la generación de hipótesis que permitan investigar con detalle los patrones de variación observados, la distribución de especies, la estructura de las comunidades, etc.,

c) Definición de dominio, esto es, definición del tipo de vegetación en que se pueden llevar a cabo experimentos que nos permitan llegar a niveles más explicativos en cuanto al comportamiento de la vegetación, así como los probables límites de extrapolación de dichos resultados experimentales.

La ordenación fue definida por Goodall (1954) como un arreglo de datos de vegetación en series multidimensionales, y fue quien propuso, asimismo, la utilización del término ordenación para designar a dicha técnica. Además de los propósitos ya señalados, las técnicas de ordenación sirven para -- otros fines, como el reconocer las relaciones entre factores ambientales, poblaciones de las especies y características de las comunidades, preparar información para análisis subsecuentes y para concentrar información (Gauch y Whittaker, 1972). Como sabemos, los métodos de ordenación producen resultados a manera de gráficas en cuyos ejes se ordenan las especies o los censos según sea el caso, y una de las principales cualidades de estos métodos es la posibilidad de interpretar dichos ejes como líneas de variación de la vegetación que corresponden a variaciones ambientales, en particular gradientes ambientales. El modelo geométrico básico es el espacio vegetacional cuyas dimensiones están determinadas por los atributos que caracterizan a la vegetación bajo estudio (Maarel, 1969).

La clasificación de comunidades en unidades abstractas denominadas clases ha sido, sin embargo, el enfoque más utilizado desde los inicios de la fitosociología. Estas clases se definen por agrupamientos de individuos que comparten ciertas características (Whittaker, 1978). Es claro, entonces, que según los intereses del investigador, centrará su criterio en lo que él considere importante para su clasificación. De esta forma las comunidades pueden ser clasificadas en cuanto a dominancia de formas de crecimiento, dominancia de especies, composición florística, etc. y así, la aplicación de diferentes criterios a la clasificación de comunidades producirá, por lo tanto, diferentes clasificaciones; más aún, aunque las comunidades sujetas a la clasificación sean las mismas en cada caso, - se producirán comunidades -tipo diferentes en función de los - criterios aplicados (Whittaker, 1975).

Tradicionalmente, los métodos de clasificación se basaban en enfoques más o menos subjetivos, pero a partir de - las últimas dos o tres décadas se han utilizado cada vez más - los métodos numéricos en función de una mayor objetividad en el análisis. Por objetividad debemos entender que dadas las mismas muestras y los mismos datos, se puede definir un procedimiento que aplicado por cualquiera que lo entienda, se tiene la seguridad de obtener los mismos resultados (Goodall, 1978).

El objetivo principal de la clasificación de vegetación es el identificar grupos de muestras para las cuales muchas proposiciones sean ciertas, disminuyendo así, la redundancia y el esfuerzo al describir la variedad de las muestras clasificadas. El modelo geométrico al que corresponde es el espacio multidimensional en el cual, cada conjunto de muestras está dado por un conjunto de puntos cuyos ejes representan las diferentes variables que caracterizan a cada muestra y en donde cualquier subdivisión del espacio generará una clasificación (Goodall, op. cit.).

La importancia de los estudios fitosociológicos, ha sido señalada por diversos autores (Curtis y McIntosh, 1951; Bray y Curtis, 1957; Lambert y Dale, 1964) quienes coinciden en afirmar que dichos estudios proveen un marco de referencia con el cual correlacionar cambios en morfología, vitalidad, dispersión y fenología de las plantas, que son determinados por cambios en la composición de la comunidad; además que constituyen la base sobre la cual erigir hipótesis cuya comprobación requiere de la obtención de mayor información. Citando en traducción libre a Curtis y McIntosh (1951, pág.) 476: "Las investigaciones sociológicas de las especies y sus relaciones numéricas deben preceder a los estudios autoecológicos si éstos han de tener su máximo significado".

El presente trabajo forma parte de un proyecto más general sobre la Vegetación y Flora del Valle de Tehuacán-Cuicatlán que dirigen el M. en C. Francisco González Medrano y el Dr. Fernando Chiang, ambos del Instituto de Biología de la U.N.A.M. Comprende únicamente la parte oriental y norte de dicho valle desde el noroeste del Estado de Oaxaca (30 km al sur de Cuicatlán) hasta Tecamachalco en el sureste del Estado de Puebla siguiendo las laderas a sotavento de la Sierra Madre Oriental conocida localmente como Sierra de Juárez, Sierra de Zongolica y Sierra de Tecamachalco. La zona de estudio forma parte de la región que Miranda (1955) denominó como zona árida poblana.

El objetivo principal de este trabajo es estudiar los patrones de variación de la vegetación y su posible correlación con factores ambientales mediante la aplicación de técnicas de análisis multivariado: dos técnicas de ordenación, análisis de componentes principales -ACP- (Ezcurra, 1978) y promediación recíproca -PR- (Hill, 1973) y una de clasificación CENOSIS "2" (Ezcurra y Equihua, manuscrito no publicado). De esta forma, este trabajo intenta hacer una contribución al entendimiento de la ecología de las plantas de zonas áridas y semiáridas del país con el fin de que el manejo de estos ecosistemas pueda tener bases más objetivas y sólidas.

2. Antecedentes.

2.1. La ordenación. Diversos tipos de ordenación. Algunos ejemplos.

Con el propósito de tener una idea clara de lo que es una ordenación es necesario señalar que una ordenación implica resumir el contenido de información de una matriz de datos cuyos elementos, distancias o ángulos definen las relaciones espaciales entre entidades ecológicas. En este contexto podemos entender por entidades ecológicas a las especies, muestras, factores ambientales o hábitat. Dichas entidades se visualizan como puntos en un espacio cuyas coordenadas son sus atributos y el modelo geométrico obtenido se interpreta en términos de gradientes ecológicos. (Orloci, 1966).

Haciendo una breve relación de las técnicas de ordenación, Whittaker y Gauch (1973) señalan la existencia de los principales focos de desarrollo de estas técnicas en orden cronológico:

- 1) La Escuela Rusa de Ramensky (1930),
- 2) Usos de medidas de similitud en la Escuela Polaca (Kulciński),
- 3) Tres desarrollos independientes de análisis directo de gradientes (Elleberg, Whittaker y Escuela de Wisconsin),
- 4) Técnicas comparativas indirectas desarrolladas por fitosociólogos norteamericanos (Culberson, 1955; Bray, 1956) y ordenación comparativa de Wisconsin (Bray y Curtis, 1957).
- 5) Análisis factorial de Dagnelie (1960) y análisis de componentes principales (Goodall, 1954; Orloci, 1966).
- 6) Proliferación reciente de técnicas relacionadas al análisis de componentes principales y ordenación comparativa de Wisconsin.

La contribución de Ramensky en la Escuela Rusa ha sido tratada de manera muy clara por Sobolev y Utekhin (1973). Entre otras cosas, plantean que en los trabajos realizados por él, se encuentra presente siempre el concepto de continuidad de la carpeta vegetal. El consideró que la mejor manera de sistematizar los datos fitosociológicos del continuo vegetal era arreglándolos en series formando gradientes. Esto es, ordenaba las muestras sobre un eje que representaba un factor ambiental y haciendo lo mismo para diferentes factores ambientales llegaba a considerar todas las interrelaciones posibles entre la vegetación y el ambiente. Este método fue desarrollado posterior e independientemente por Whittaker en Norteamérica y se le llamó análisis de gradientes, el cual es tratado más adelante. - - Ramensky, asimismo, fue uno de los primeros en considerar el carácter estadístico de la abundancia de las especies concibiendo el concepto de área mínima, y utilizó la cobertura de las especies como medida de abundancia debido a su importancia desde el punto de vista biológico.

Con respecto a la escuela polaca es poco lo que se puede decir ya que la información disponible no escrita en polaco, es muy escasa. Lo que se puede mencionar es que también utilizaron el concepto de una carpeta vegetal continua y uno de sus principales exponentes fue Kulciński.

Del resto de los enfoques mencionados se tiene mayor cantidad de información y por lo tanto será explorada con cierto detalle. En este sentido es preciso mencionar que los trabajos producidos por tales focos de desarrollo en la década de los 50's se dedicaron fundamentalmente, mediante el uso de la ordenación, a demostrar la existencia de una continuidad de la vegetación. De esta forma se estableció el "concepto del continuo" que se le relacionó de manera directa al concepto individualista de las comunidades postulado por Ramensky y Gleason.

Entre estos trabajos figura, de manera importante, el realizado por Curtis y McIntosh (1951) en Wisconsin en el cual hacen aportaciones muy valiosas al desarrollo de la fitosociología. No solamente es uno de los primeros trabajos en que se utiliza un método de muestreo sin área, en este caso el de pares al azar (ver Cox, 1980), sino que aplican el concepto de valor de importancia relativo (VIR) desarrollado por Curtis en 1947, el cual, combinado con criterios de composición florística, da como resultado la integración de un "índice de continuo" que les permite demostrar que los bosques de Wisconsin representan un continuo de vegetación sin subdivisiones claras y discernibles. Este resultado constituye la base sobre la cual se conceptualiza el Continuo de Vegetación. (Una discusión amplia y detallada de este concepto es dada por McIntosh, 1967).

El estudio realizado por Brown y Curtis (1952), también en Wisconsin, concuerda con los resultados obtenidos por Whittaker en cuanto a la posibilidad de correlacionar la variación de la vegetación con gradientes observables de factores ambientales. Estos resultados asimismo, constituyen la base de lo que se conoce después como análisis de gradientes. Además, hacen énfasis en la importancia de los métodos cuantitativos para la eliminación, al máximo, de la subjetividad inherente a los métodos cualitativos clásicos.

Curtis (1955) aplica estos métodos al estudio de las praderas de Wisconsin y obtiene resultados que refuerzan la hipótesis del continuo, correlacionando la variación florística con la variación topográfica.

Como se puede observar, estos trabajos utilizan lo que se conoce como el enfoque del continuo y cuya esencia es utilizar un eje, proporcional en longitud a la abundancia de la especie dominante, sobre el cual se colocan subsecuentemente el resto de las muestras. Esto es lo que se conoce como una ordenación unidimensional y tiene sentido ecológico cuando un parámetro ambiental tiene una importancia desproporcionada con respecto a los demás parámetros en cuanto al control

de la vegetación. Cuando esto no sucede, es necesario un marco de referencia que contenga más de un eje para ordenar las muestras (Kershaw, 1975).

En este sentido, el trabajo de Bray y Curtis (1957) provee una innovación en cuanto a la construcción de un mayor número de ejes de variación utilizando coeficientes de similitud. Dichos autores concluyen que "la determinación de gradientes composicionales diferentes permite visualizar posibles extremos de reacciones causales y localizar las coyunturas cruciales de cambio en la estructura de la comunidad y viceversa". Este trabajo estimuló un interés creciente en los métodos de ordenación y, específicamente, el uso de métodos más exactos y efectivos para la construcción de ejes. Marca, junto con el trabajo de Goodall (1954), el inicio de los métodos de ordenación multidimensionales.

El trabajo de Goodall (op. cit.), no sólo es importante porque en él define el término ordenación, sino porque constituye el primer intento de aplicar el análisis factorial para la ordenación de la vegetación.

Su estudio muestra claramente mucho de las relaciones que influyen en la distribución de diferentes especies. Subraya la dificultad que ya se vislumbraba con la aplicación de técnicas de ordenación unidimensionales, esto es, la relación no lineal de la distribución de las especies con los factores ambientales señalando que la alta correlación entre diferentes factores ambientales sugiere frecuentemente una relación simple y engañosa entre la distribución de las plantas y el medio ambiente. Esta última aseveración, desde mi punto de vista, en marca un enfoque muy importante en los estudios de vegetación que se realizan a partir de esa fecha.

De acuerdo con Kershaw (1975) el trabajo de Goodall no tuvo el impacto esperado, debido a la carga computacional que implicaba. Dagnélie (1960) extendió su aplicación aún más y con la creciente asequibilidad de las computadoras, se desa

rolló un sinnúmero de técnicas en función del análisis factorial.

Una de las técnicas derivadas de este último fue el análisis de componentes principales, que identifica secuencialmente los ejes principales de variación en una matriz de relaciones de coeficientes de comunidad (McIntosh, 1967). Groenewoud (1965), Austin y Orloci (1966) y Orloci (1966) hacen pruebas de comparación de diferentes técnicas con el propósito de evaluar los resultados que aportan unas y otras.

Más recientemente Gauch y Whittaker (1972), Cottam et al. (1973) y Whittaker y Gauch (1973) hacen evaluaciones de diferentes técnicas de ordenación donde incluyen una variedad de éstas que van desde las más simples, desde el punto de vista matemático, hasta las más complejas, comparándolas, particularmente Whittaker y Gauch (op. cit.), en función de su eficiencia, gasto computacional y producción de distorsión entre otras características.

Es necesario mencionar que con la introducción de estas técnicas el análisis multivariado hace su aparición en los estudios de vegetación, aunque de acuerdo con Austin (1968), el método ya mencionado de Bray y Curtis constituye una aproximación a ciertos tipos de análisis multivariado.

En resumen, como lo señala Kershaw (1975), estas técnicas de análisis multivariado que conllevan una fuerte carga computacional pueden ser consideradas dentro de dos grandes categorías:

- a) El análisis factorial, que trata de encontrar grupos de factores ambientales correlacionados con diferentes asociaciones vegetales y
- b) Análisis de componentes, que busca mostrar de la manera más económica posible, la variación continua de la estructura poblacional.

La potencialidad y aplicabilidad de estas técnicas al estudio de la vegetación queda de manifiesto si examinamos la variedad de comunidades en que han sido aplicadas (Cuadro 1).

Cuadro 1

Comunidades	Técnica de análisis	Autores
Bosques templados	Ordenación uní y multidimensional	Curtis y McIntosh (1951), Brown y Curtis (1952), Bray y Curtis (1957)
Pastizales sobre calizas	Ordenación multidimensional de Bray y Curtis (1957)	Gittins (1965)
Matorral espinoso Bosque templado	Análisis de gradientes	Whittaker y Niering (1965)
Vegetación de dumas	Diferentes técnicas de ordenación	Austin y Orleci (1966)
Bosque tropical lluvioso (Selva Alta Perennifolia)	Clasificación y ordenación, ordenación de Gower	Greig-Smith, Austin y Whitmore (1967), Webb <u>et al.</u> (1967)
Vegetación de briofitas saxícolas	Ordenación por análisis de componentes principales	Yarranton (1967)
Sabana	Clasificación y ordenación	Kershaw (1968)
Pastizales gipsófilos	Ordenación por análisis de componentes principales	Austin (1968)
Vegetación semi-árida	Variantes de análisis de componentes principales	Noy Meir (1970)
Fitoplancton	Ordenación por análisis de componentes principales	Raybutt y Makarewicz (1981)

Con estos ejemplos se puede uno percatar que las técnicas mencionadas se han aplicado prácticamente en todo tipo de comunidades vegetales. Recientemente se han utilizado también para explorar relaciones importantes en las comunidades vegetales. Así tenemos que Pedamasa y Mueller-Dombois (1979) encuentran afinidades ecológicas entre pastizales y hongos microscópicos del suelo. Turkington y Harper (1979) utilizan un estudio de ordenación para establecer correlaciones entre la variación de la vegetación y el suelo para llegar a determinar diferenciaciones bióticas muy finas. Es decir, las técnicas de ordenación han tenido, cada vez más, aplicaciones diversas que están produciendo resultados muy interesantes.

Es necesario mencionar que, paralelamente al desarrollo de las técnicas descritas, se desarrolló otra que ha sido llamada análisis de gradientes (McIntosh, 1967), análisis de gradientes directo (Whittaker, 1970) y ordenación ambiental (Austin, 1968). El desarrollo más fuerte lo produjo Whittaker y presupone tomar un gradiente bien definido de antemano y ordenar las especies con respecto a él. Hill (1973) menciona la utilidad de este método debido a que no presenta problemas de interpretación y sugiere su uso siempre que sea pertinente. Sin embargo, Austin (1968) opina que la desventaja de este método reside en la subjetividad que introduce el investigador en cuanto a la decisión de cuales son los factores ambientales relevantes y que, por lo tanto, no existe garantía que la variabilidad encontrada se deba realmente a dichos factores. Aún así, Beals (1973) señala que como punto de comparación con una ordenación indirecta o florística puede ser muy útil. De hecho, Hill (op. cit.) combina el análisis de gradientes con una técnica de aproximaciones sucesivas para producir una técnica de ordenación llamada "Promediación recíproca" y que forma parte de un numeroso grupo de técnicas que se desarrollaron en la década pasada con el fin de obtener resultados más confiables e interpretables en los estudios de ecología de comunidades.

2.2. La Clasificación. Algunos métodos de clasificación numérica.

Se había señalado anteriormente que la clasificación de comunidades es, fundamentalmente, una manera de agrupar una variedad de información con el objeto de poder hacer más eficiente y económica su descripción. La forma de hacer esta clasificación es variable, y por ello se reconocen históricamente una serie de tradiciones en cuanto a la clasificación de comunidades. Whittaker (1978) hace un resumen de estas tradiciones las cuales se mencionan a continuación.

a) Tradición Fisonómica.

Dentro de esta tradición se reconocen los trabajos pioneros de fitogeógrafos notables como Humboldt y Grisebach. El primero se distinguió por caracterizar a las comunidades por las formas de crecimiento en ellas presentes y el segundo por desarrollar el concepto de formación como una comunidad vegetal distintiva caracterizada por las formas de crecimiento que determinan su estructura visible o fisonomía. El estudio de la fisonomía de las comunidades y su relación con el clima forma parte de esta tradición, la cual se esparció por todos los continentes y a una variedad de disciplinas como la ecología vegetal, fitosociología, geografía y climatología. La tradición fisonómica se considera la progenitora de las 5 tradiciones regionales, así como un enfoque para el estudio de la vegetación por derecho propio.

b) Tradición del Norte

Esta tradición, fuertemente influenciada por la anterior, abarca un número de escuelas. Entre las más importantes tenemos 3 que utilizaron diferentes enfoques para la clasificación de comunidades:

i) La escuela de Uppsala que utiliza a las especies dominantes de cada estrato y la sociación como unidad para la clasificación de la vegetación.

ii) El enfoque desarrollado por Gams, Lippmaa y otros en que se utiliza a los estratos en sí como unidades (uniones).

iii) La escuela finlandesa de Cajander que utilizaba el estrato arbustivo y herbáceo de los bosques como indicadores de la calidad de los sitios y para la clasificación.

c) Tradición del Sur

Esta tradición incluye un número de escuelas de entre las cuales la más importante es la de Braun-Blanquet conocida también como la escuela de Zurich-Montpellier. Se interesa por la composición florística total de la vegetación y por la creación de una taxonomía de comunidades con una jerarquía formal de la cual la asociación es la unidad básica.

d) Tradición Rusa

Aunque el primer enfoque utilizado en Rusia fue el fisonómico, otros enfoques fueron aplicados posteriormente. Importaron de la escuela de Uppsala el concepto de sociación y muchos trabajos se hicieron dentro de esta línea. Se utilizaron también las series ecológicas en gradientes ambientales, el estudio por estratos de vegetación y el estudio del continuo de vegetación.

e) Tradición Británica

Dentro de esta tradición se incluyen un número de enfoques en el estudio de la vegetación. El trabajo pionero de Moss y Tansley utilizó la formación como unidad, pero dentro de un contexto sucesional aplicando el concepto del "poli-clímax". El concepto de formación, pero constituyendo series ecológicas a gran escala, también fue desarrollado, así como las clasificaciones numéricas con análisis de asociación y otras técnicas relacionadas a ésta y la ordenación indirecta con análisis de componentes principales.

f) Tradición Americana

La tradición americana ha incorporado un número de enfoques que van desde el que considera la sucesión y el clímax como sistema de estudio, teniendo como unidades la asociación y la formación, hasta los estudios de análisis de gradientes desarrollados por Whittaker y la escuela de Wisconsin. Además se ha estudiado la vegetación con el enfoque fisonómico, el de estratos, el de la sociación y el de Braun-Blanquet entre otros, produciendo una gama de estudios de lo más variado.

Como se habrá podido observar no solo existe un gran número de escuelas sino que también los enfoques utilizados son variados. De éstos el que interesa explorar un poco más a fondo es el enfoque numérico ya que es el utilizado en el presente trabajo.

Dentro del enfoque numérico se puede considerar que uno de los trabajos pioneros en cuanto al desarrollo de un método de clasificación objetiva fue el de Goodall (1953). En dicho trabajo el autor plantea que la clasificación de vegetación basada únicamente en impresiones visuales, no garantiza la consistencia de los criterios utilizados para llevarla a cabo, aún en el caso de que un mismo investigador clasifique las mismas comunidades después de varios años. Ante este hecho, Goodall muestra la necesidad de utilizar métodos que no dependan del juicio subjetivo del investigador y que permitan verificar la consistencia del trabajo y su concordancia con los trabajos realizados por otros. El método propuesto por él se considera dentro de un conjunto de técnicas llamadas análisis de asociación.

La técnica de Goodall fue modificada por Williams y Lambert (1959) y proponen una técnica más completa de análisis de asociación que es muy útil en la exploración primaria de la vegetación. Asimismo, señalan que esta técnica permite visualizar el comportamiento general de la vegetación, más no resolver problemas específicos en cuanto a las relaciones causales

entre el ambiente y la vegetación. Estos autores son de primordial importancia en el desarrollo de las técnicas numéricas de clasificación ya que desarrollan posteriormente diferentes técnicas que brindan muchas posibilidades. Entre ellas tenemos el análisis de asociación inverso (Williams y Lambert, 1961), el análisis de información y el análisis de similitud (Williams et al., 1966). Los mismos autores evalúan también la capacidad relativa del análisis de asociación y el análisis de información (Lambert y Williams, 1966) señalando la mayor velocidad de operación del primero y la mayor rigurosidad y flexibilidad del segundo.

Muchas otras técnicas de clasificación se han desarrollado y sería difícil citar aquí a todas ellas, por lo que se remite al lector a trabajos recopilatorios como el de Goodall (1978), Lambert y Dale (1964) y Austin (1972) donde se tratan muchas de ellas con detalle.

Sin embargo, es preciso mencionar que Goodall (1978), señala que aunque la clasificación numérica es más objetiva que la mayoría de los métodos tradicionales, las ventajas teóricas de las técnicas numéricas sobre las tradicionales parecen ser, en este momento, más potenciales que reales y que por tanto su utilización debe estar basada más en la economía de tiempo y habilidad para su uso, que en otras ventajas teóricas.

2.3. Estudios de Ordenación y Clasificación en México.

En nuestro país la aplicación de técnicas de análisis multivariado es reciente y ya se han producido un número de trabajos importantes.

Piñero, Sarukhán y González (1977) utilizan análisis de componentes principales (ACP) para comparar florísticamente sitios de estudio dentro de la selva alta perennifolia.

Zavala (1980) produce una clasificación de vegetación de una zona semiárida.

Los trabajos de Ezcurra (1981), Equihua y Ezcurra (1981) y Equihua, Ezcurra y López Portillo (1981) son de suma importancia ya que, no solo desarrollan un nuevo método de clasificación (CENOSIS), utilizado en el presente trabajo, sino aportan aplicaciones prácticas y discuten aspectos teóricos relevantes.

Moreno-Casasola et al. (1981) aplican métodos de análisis multivariado al estudio de dunas costeras en Veracruz.

Alvarez Sánchez et al. (1981) utilizan estos métodos en un estudio de la vegetación del Pedregal de San Angel.

Espejel y Rodríguez (1981) también las utilizan en el estudio de dunas costeras en Yucatán.

Guízar y Granados (1981) hacen una clasificación y ordenación de vegetación en el Estado de México.

2.4. Estudios realizados en la Provincia Florística de Tehuacán-Cuicatlán.

Aunque la zona de trabajo propiamente dicha solo abarca una porción de la provincia florística de Tehuacán-Cuicatlán, se mencionan a continuación algunos de los trabajos que se han realizado tanto en la zona de estudio como en otras partes de esta provincia. Hay que señalar que muchos de estos trabajos no son estudios de vegetación como el aquí presentado sino que, o son de carácter fisonómico-descriptivo siguiendo a las escuelas tradicionales ya mencionadas o son contribuciones al conocimiento florístico de la zona.

Bravo (1930, 1931, 1956, 1978) contribuye de una manera muy importante al conocimiento de las cactáceas de Tehuacán.

Ramírez Cantú (1948) hace algunas observaciones sobre la vegetación acuática, ruderal y arvense de Cuicatlán.

Martínez (1948) realiza observaciones florísticas también en la zona de Cuicatlán.

Miranda (1948) hace una descripción de la vegetación de la cuenca alta del río Papaloapan donde incluye tanto el Valle de Tehuacán como el de Cuicatlán.

Bravo (1960) elabora una guía botánica para el Valle de Zapotitlán de las Salinas y alrededores de Tehuacán.

Smith (1965) hace un estudio de la flora y vegetación del valle de Tehuacán y parte del de Cuicatlán señalando la importancia arqueológica del primero.

COTECOCA (1978, 1980) en sus estudios de coeficientes de agostadero hace descripciones de la vegetación que se encuentra en los estados de Puebla y Oaxaca mencionando la vegetación de la zona de estudio y algunas de las características edafológicas, geológicas y topográficas del área.

Ledezma (1979) hace un estudio de la vegetación del Valle de Zapotitlán de las Salinas definiendo algunas de sus características ecológicas.

Meyrán (1980) publica la segunda edición de su guía botánica de cactáceas y suculentas del Valle de Tehuacán donde también hace una breve descripción de las características del Valle.

Zavala (1980) hace un estudio de clasificación numérica de la vegetación del Valle de Zapotitlán de las Salinas.

Cruz-Cisneros y Rzedowski (1980) realizan un estudio de la vegetación de la cuenca del río Tepelmene evaluando el impacto de las actividades humanas sobre las comunidades.

Goytia y Granados (1981) hacen un estudio florístico-sinecológico del Valle de Tehuacán utilizando diversos índices y reconocen 14 tipos de vegetación.

González M. y Chiang (1981) hacen un estudio general, que aún está en progreso, sobre la flora y vegetación de la zona semiárida poblana.

3. Descripción de la Zona de Estudio.

3.1. Localización geográfica y fisiografía.

La zona de estudio se encuentra enclavada dentro de lo que se conoce como la Provincia florística de Tehuacán-Cuicatlán (Rzedowski, 1978). Se encuentra localizada entre los $17^{\circ}48'$ y $18^{\circ}58'$ de latitud norte y los $97^{\circ}03'$ y $97^{\circ}43'$ de longitud oeste. Sigue una dirección sureste-noroeste por la Sierra de Juárez, Zongolica y Tecamachalco, en la parte sureste del estado de Puebla y noroeste del de Oaxaca (fig.1). Aunque desde el punto de vista florístico la zona es considerada como una unidad, desde el punto de vista fisiográfico abarca, en realidad, lo que se conoce como el Valle de Tehuacán y el Valle de Cuicatlán. El primero incluye también otros valles entre los que destaca el de Zapotitlán de las Salinas que conjuntamente con la Sierra de Zapotitlán limita la porción suroeste de aquél. Miranda (1948) incluye a esta provincia florística dentro de la cuenca alta del Papaloapan y señala que comprende a los valles más importantes del Río Salado por el norte y de los ríos Tomellín, de las Vueltas y Grande hacia el sur. Sin embargo, en su tratamiento de la vegetación señala al Valle de Tehuacán y al de Cuicatlán como 2 regiones diferentes aunque con algunas características comunes.

3.2. Clima.

Aunque la provincia florística de Tehuacán-Cuicatlán ha sido considerada frecuentemente una zona árida, siguiendo los criterios de García (1973, 1978) en cuanto a la clasificación climática, en realidad corresponde a una zona con clima semiárido. Este criterio concuerda con el propuesto por McGinnies (1968) donde hace una separación de los diferentes tipos de desiertos con base en las características de la vegetación, llamando semiárida a una zona que presenta cobertura escasa con gran variabilidad. A continuación se presenta una tabla con algunos datos climáticos de las diferentes estaciones que se ubican en la zona de estudio, ordenadas por altitud en sentido creciente.

Tabla 1

Localidad	Altitud (msnm)	P(mm.)	T(°C)	P/T	Fórmula climática
Quiotepec, Oax.	545	508.4	25.1	20.25	BSo(h')w''(w) (e) g
Cuicatlán, Oax.	564	553.0	25.5	21.69	BSo(h')w''(w) (e) g
Dominguillo, Oax.	753	521.5	25.2	20.69	BSo(h')w''(w) (e) g
Coxcatlán, Pue.	1000	542.4	22.7	23.89	BS1(h')w''(w) (e) g
Teotitlán, Oax.	1050	518.0	23.7	21.86	BSo h' w''(w)(i') g
Zinacatepec, Pue.	1148	535.5	22.4	23.91	BS1(h')w'(w)(i') g
Chilac, Pue.	1190	476.2	22.3	21.35	BSo(h')h w''(w)(e)g
Tehuacán, Pue.	1676	479.6	18.6	25.78	BS1h w''(w)(i') g
Tecamachalco, Pue.	2013	618.9	18.3	33.82	BS1h w''(w)(i') g

P= Precipitación anual

T= Temperatura media anual

Como se puede observar el tipo climático al que corresponde el clima de la zona de estudio es el BS de García (1973, 1978) que lo domina semiárido o estepario. Este clima lo define como seco, en el cual "la evaporación excede a la precipitación, por lo que ésta no es suficiente para alimentar corrientes de agua permanentes". Sin embargo, se presenta bajo las dos formas características de este clima: BSo corresponde al subtipo en el cual el cociente de precipitación-temperatura (P/T) es menor al valor crítico de 22.9 y por lo tanto es el subtipo más seco; BS1 corresponde al subtipo en el cual el cociente P/T rebasa el valor crítico de 22.9 por lo que es el más húmedo de los dos. Hay que señalar que el subtipo más seco se presenta, a excepción de un caso, en las estaciones del estado de Oaxaca y que corresponden al extremo sureste de la zona de estudio.

Las condiciones de temperatura van desde cálida con temperatura media del mes más frío sobre 18°C y media anual sobre 22°C (Quiotepec, Cuicatlán, Dominguillo) hasta semicálido con temperatura media del mes más frío bajo 18°C y media anual entre 18°y 22°C (Tehuacán y Tecamachalco).

El régimen de lluvias es de verano y con canícula, es decir, que hay dos máximos de lluvia separados por dos estaciones secas, una larga en la mitad fría del año y otra corta en la mitad de la temporada de lluvias.

Se presentan diferencias en las temperaturas medias mensuales entre 5°y 7°C (poca oscilación) y oscilaciones entre 7°y 14°C (extremosa). La marcha anual de la misma se considera de tipo ganges es decir, que el mes más cálido se presenta antes del solsticio de verano y de la temporada de lluvias.

En general se puede decir que el clima de los valles de Tehuacán y Cuicatlán se debe al efecto de sombra de lluvia que producen tanto la Sierra de Juárez como la de Zongolica, ya que provocan que la humedad que proviene del Golfo se deposite en gran escala del lado de barlovento de dichas sierras produciendo efectos de aridez a sotavento.

En las figuras 2 y 3 se muestran los diagramas ombrotérmicos de 8 estaciones meteorológicas de la zona de estudio.

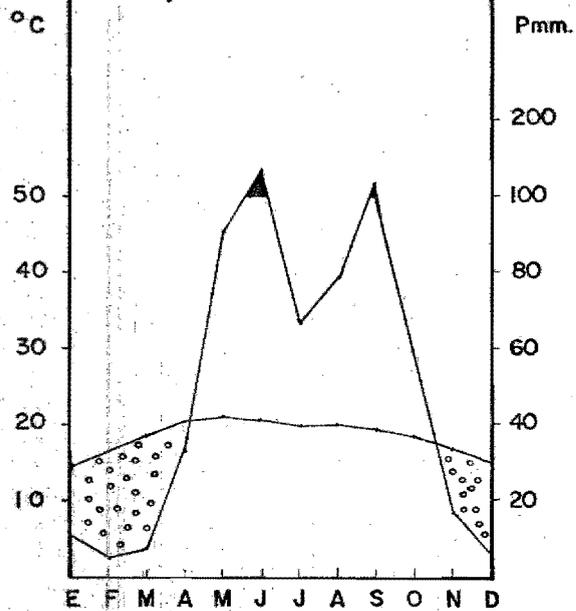
3.3. Hidrología.

Como ya se había mencionado los valles de Tehuacán y Cuicatlán forman parte de lo que Miranda (1948) reconoce como la Cuenca Alta del Papaloapan. El valle de Tehuacán es recorrido por el río Salado que recibe aguas del río de Zapotitlán por el oeste y del río Comulco por el este en la región de Coxcatlán. Este río sigue su curso hacia Oaxaca y en Quiotepec se une con el río Grande que trae aguas del Valle de Cuicatlán y que a su vez recibe las aguas del río Tomellín y las Vueltas. De la unión del río Grande y el río Salado se forma el río Santo Domingo que es un afluente del Papaloapan.

Tecamachalco, Pue.

2013 m.

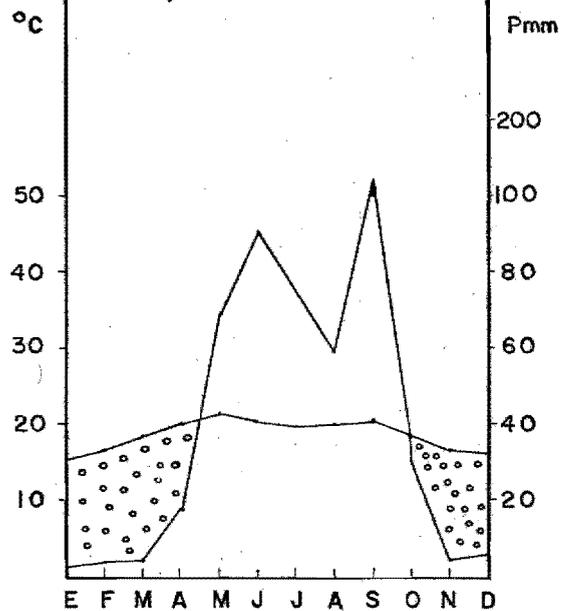
18.3 °C, 618.9 mm.



Tehuacán, Pue.

1676 m.

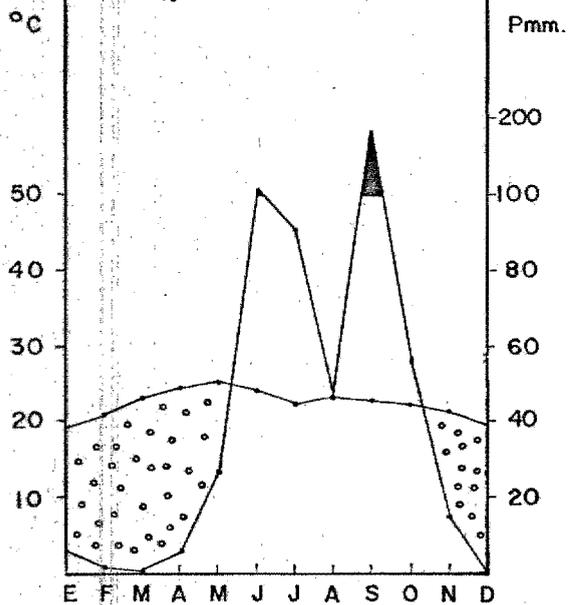
18.6 °C, 479 mm.



Zinacatepec, Pue.

1148 m.

22.4 °C, 535.5 mm.



Coxcatlán, Pue.

1000 m.

22.7 °C, 542.4 mm.

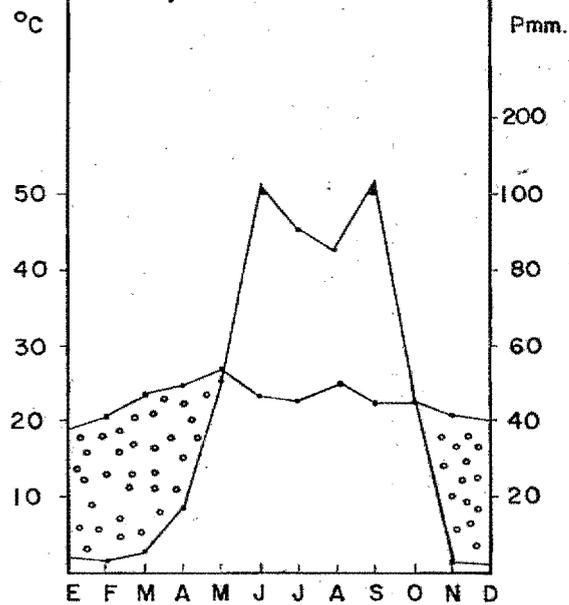


FIG. 2. — DIAGRAMAS OMBROTERMICOS

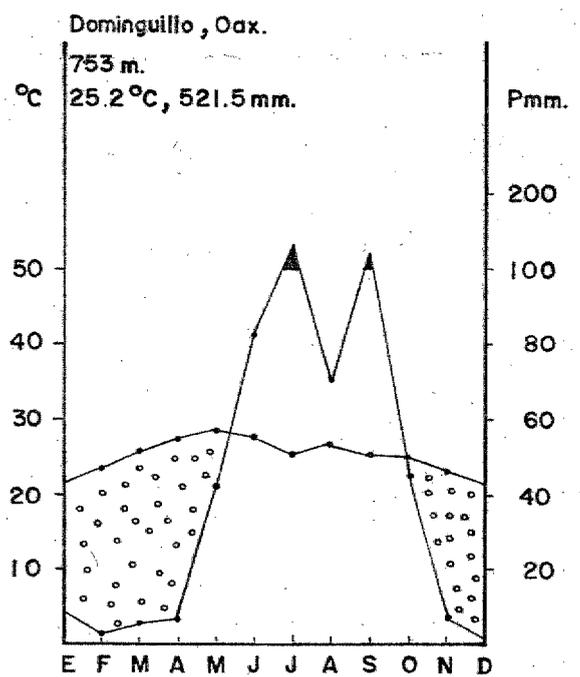
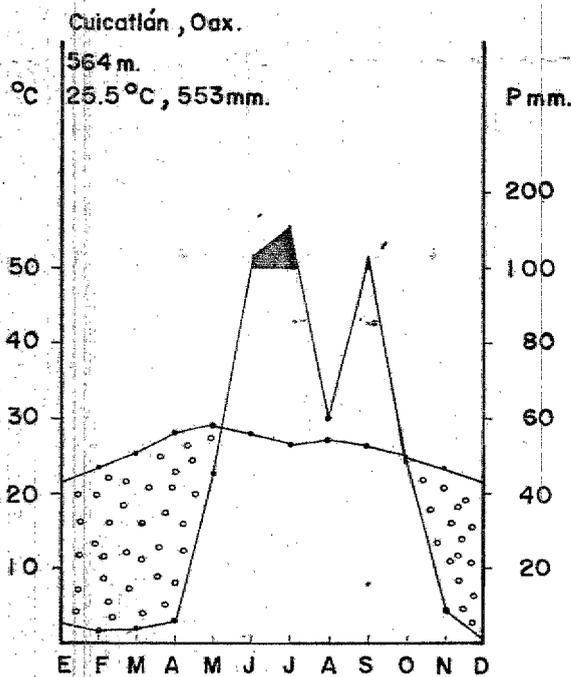
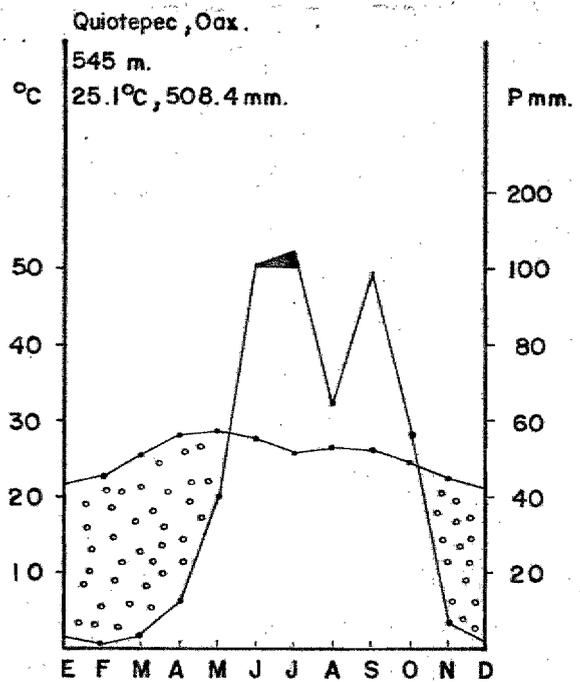
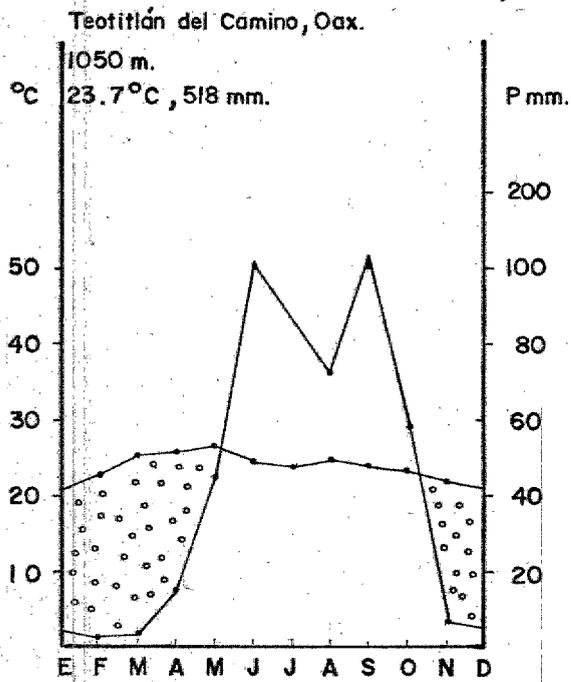


FIG. 3.— DIAGRAMAS OMBROTERMICOS

y que finalmente desemboca al Golfo de México (ver fig. 1).

3.4. Geología.

La geología de la zona cubierta por el presente trabajo ha sido tocada, parcialmente, por diversos estudios. Sin embargo, muchos de los trabajos realizados se han concentrado básicamente en el estudio de formaciones que se localizan al Suroeste de Tehuacán hacia el Valle de Zapotitlán donde han aparecido un sinnúmero de fósiles que han sido objeto de investigaciones detalladas. De entre los trabajos realizados es importante citar el de Brunet (1967) donde hace una reseña cronológica de la formación del Valle de Tehuacán y parte de lo que es hoy el de Cuicatlán.

El autor señala que a partir del Cretácico superior hasta el Cenozoico, la formación de la, inicialmente, cuenca de Tehuacán se puede dividir en cuatro etapas:

- a) Etapa orogénica principal y principio del aislamiento del futuro Valle de Tehuacán del Golfo de México.
- b) Depositación de sedimentos lacunares ricos en sales, y en particular yeso.
- c) Nuevos movimientos orogénicos aislando definitivamente el valle y terminando la depositación lacunar.
- d) Formación de un gran lago cuyos sedimentos consistían en su mayoría de travertino.

El lago así formado se extendía desde San Gabriel Tetzoyocan en Puebla hasta el cañón de Tomellín en la región de Cuicatlán, Oax. La formación del valle se debió a un evento que ocurrió, probablemente, en el Cuaternario temprano: el río Santo Domingo, afluente del Papaloapan, erosionó la sierra hasta capturar las aguas del lago en la región de lo que hoy es Quiotepec, Oax., conectándolo con el valle, más bajo, del Papaloapan y drenando, por lo tanto, las aguas del lago hacia el Golfo. Este evento fue de suma importancia, ya que transformó un sistema "estable" y cerrado en uno de intensa

erosión que trajo como consecuencia la desaparición del lago, el drenaje del agua de las montañas y por lo tanto, el descenso de las reservas de agua de la zona, produciendo, finalmente que el valle se seque cada vez más.

Tomando como base los mapas elaborados por López Ramos (1974, 1979) y el Atlas Nacional del Medio Físico (Anónimo, 1981) se observan las siguientes características geológicas del área de estudio: la porción de la Sierra de Juárez que llega hasta Quitepec así como parte de la Sierra de Zongolica presentan afloramientos de rocas metamórficas (esquistos) del Paleozoico en las partes bajas afloran sedimentos del Terciario continental y del Cuaternario con areniscas y conglomerados. De la zona de Teotitlán del Camino hacia Tehuacán, la Sierra de Zongolica presenta afloramientos del Precámbrico con esquistos y gneissés indiferenciados, así como del Jurásico inferior marino con lutitas y areniscas. La región que va de los alrededores de Tehuacán hasta Tecamachalco por la Sierra del mismo nombre, presenta en su mayor parte afloramientos del Cretácico superior e inferior con rocas calizas predominantes.

3.5. Suelos.

Utilizando como base la descripción de suelos del Atlas Nacional del Medio Físico, (op. cit.) se observan los grandes grupos de suelos siguientes: en la región de Cuicatlán tenemos una combinación de suelos como el luvisol vértico que es de color rojo a claro y con alta susceptibilidad a la erosión, litosol, que es un suelo poco profundo y sin desarrollo, y en tercer lugar el regosol eútrico que no presenta clara diferenciación de las capas. Hacia la región de Quiotepec se presenta predominantemente el faeozem háplico. Es un suelo característico de zonas semiáridas con una capa superficial oscura con materia orgánica. Entre más se acerca uno hacia Tehuacán se hace más importante la combinación de suelos de litosol, de rendzinas, que son suelos poco profundos que descansan generalmente sobre calizas y el faeozem háplico. Estos suelos son predominantes en toda la zona desde Tehuacán hasta Tecamachalco.

4. Metodología.

4.1. Fase de reconocimiento.

El primer paso seguido fue el de realizar salidas a los Valles de Tehuacán y Cuicatlán con el objeto de hacer un reconocimiento general y coleccionar material botánico. Estas salidas permitieron la familiarización con las comunidades vegetales de la zona así como el conocimiento de la flora, cuestión muy importante para realizar muestreos de vegetación con mayor facilidad y eficiencia. Una vez conocida el área se escogió la zona de trabajo en función de la posibilidad de estudiar los patrones de variación de la vegetación siguiendo un gradiente de precipitación - temperatura ya que la aparente estructura de las comunidades hacía suponer cierta correlación con dichos factores ambientales.

4.2. Muestreo.

4.2.1. Ubicación de los sitios.

Numerosos investigadores han señalado la importancia del diseño de muestreo para una comunidad vegetal de tal forma que se obtenga el máximo de información (Kershaw, 1975). De hecho, el tipo de muestreo a seguir debe responder a los objetivos y necesidades del estudio en cuestión. Se pueden reconocer fundamentalmente dos tipos de muestreo: el subjetivo y el objetivo.

El muestreo subjetivo caracterizó a las diversas escuelas tradicionales que proponían la existencia de comunidades - tipo y en las cuales la base de la clasificación de comunidades era la selección subjetiva de muestras representativas de las comunidades de acuerdo a los preceptos de cada escuela (McIntosh, 1967).

El muestreo objetivo se desarrolló como un intento por eliminar los criterios subjetivos prevaletes en las escuelas tradicionales. Puede ser al azar, sistemático o estratificado al azar que combina las propiedades de los dos

primeros. La decisión de cual utilizar depende de los objetivos del trabajo en cuestión. Si se requiere obtener una estimación de la media y del error un muestreo al azar es el apropiado; si no se requiere, un muestreo sistemático es el adecuado. En el caso de los estudios de vegetación existe el problema de acceso a los sitios de muestreo, y en muchas ocasiones, no vale la pena el esfuerzo extra para llegar a tales sitios, por lo que se hace preferible un muestreo sistemático (Goodall, 1970). Además, tomando el área de muestreo como un todo, es preferible, generalmente, tener la misma cantidad de información sobre cada parte de dicha área y no cantidades variables, de tal forma que la distancia entre las muestras debe mantenerse constante. Esto lleva, también, la utilización de un muestreo sistemático en alguna de sus formas, más que a un muestreo aleatorio (Lambert y Dale, 1964). Asimismo, Kershaw (1975) sostiene que cuando se necesitan datos de abundancia de las especies en un gradiente ambiental se requiere muestrear sistemáticamente. Con esto en mente el muestreo utilizado en el presente trabajo fue un muestreo sistemático a lo largo de aproximadamente 210 km desde las inmediaciones de Cuicatlán, Oax. hasta Tecamachalco, Pue. Se hicieron muestreos cada 4 km siguiendo las laderas de las Sierras de Juárez, Zongolica y Tecamachalco, realizando un total de 51 (fig. 4).

4.2.2. Evaluación de las especies en los sitios.

El método de muestreo utilizado, el de punto centrado en cuadrantes es un método sin área que fue utilizado en el siglo pasado por exploradores del gobierno de E.U.A. y que en 1950 fue acondicionado para uso ecológico por G. Cottam (Cottam y Curtis, 1956). De acuerdo a estos autores, los métodos sin área presentan varias ventajas sobre los que utilizan áreas fijas: son más rápidos, requieren de menos equipo y menos gente, y son más flexibles ya que no hay necesidad de ajustar el tamaño de muestra a la densidad particular del tipo de vegetación bajo estudio. Sin embargo, aseveran que su principal ventaja es la velocidad con la que se puede trabajar ya

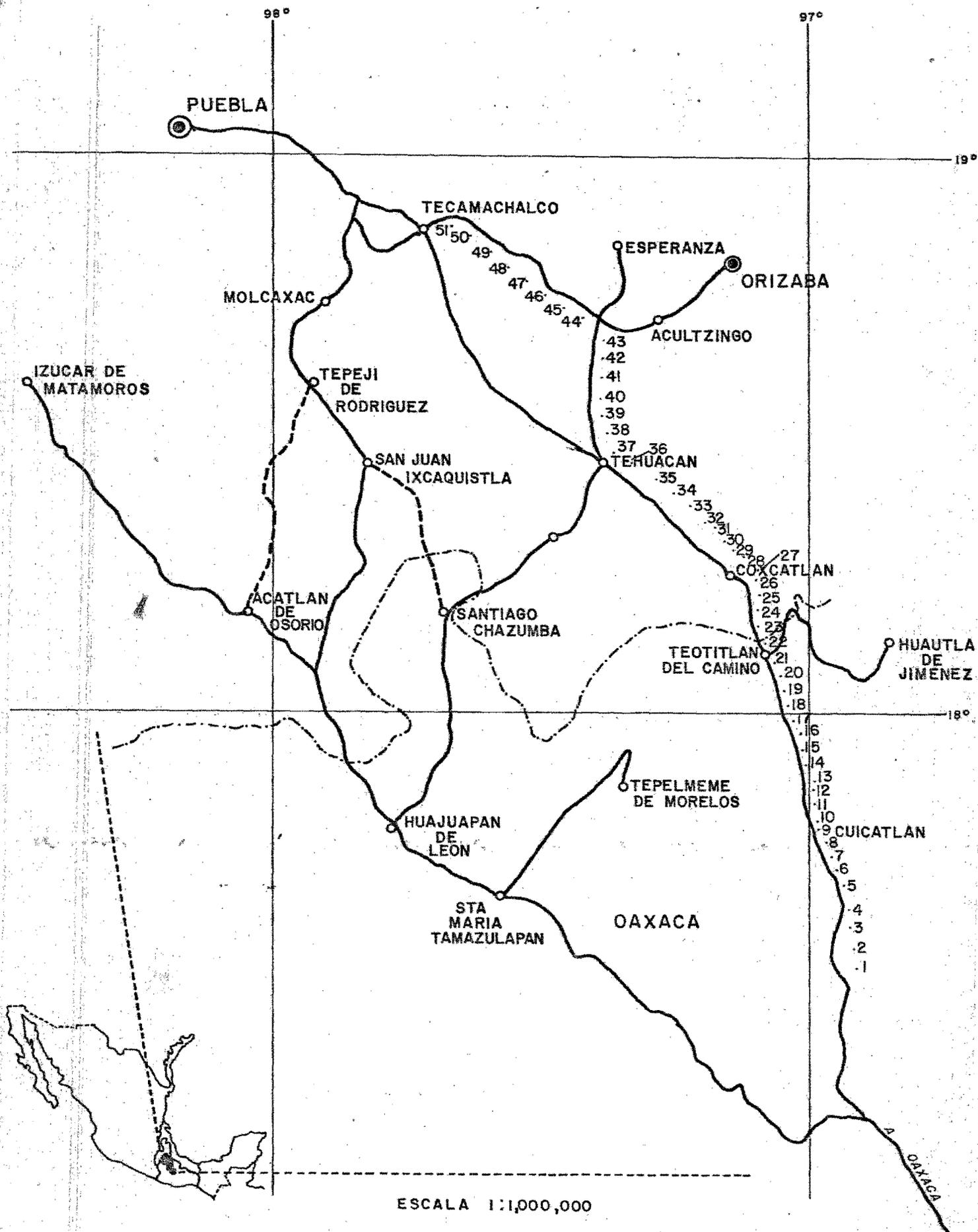


FIG. 4.— LOCALIZACION DE LOS CENSOS

que no hay necesidad de ajustar el tamaño de muestra a la densidad particular del tipo de vegetación bajo estudio. Sin embargo, aseveran que su principal ventaja es la velocidad con la que se puede trabajar ya que registran ahorros de tiempo hasta de un 90% en comparación con otros métodos; su principal desventaja, señalan, es la falta de familiaridad con ellos lo cual levanta dudas en cuanto a su precisión y sus limitaciones. Así mismo, evalúan comparativamente 4 métodos sin área y uno por cuadrantes, muestreando 3 comunidades de bosques y una población artificial; concluyen que el método de punto centrado en cuadrantes es el que ofrece menor variabilidad en los resultados y que por lo tanto es el que requiere un menor número de puntos de muestreo.

Dicho método fue aplicado en la zona de estudio utilizando dos cuerdas de 60m de largo marcadas cada 3 m y que se tiraban perpendicularmente a la ladera separadas 10 m una de otra y paralelas entre sí. Se tenían así 41 puntos de muestreo. Siguiendo las observaciones de Cottam y Curtis (1956) en cuanto a la necesidad de muestrear un número no menor a 20 puntos, de introducir una técnica aleatoria para hacer más objetivo el muestreo y por conveniencia práctica de cálculo, se sorteaban 25 puntos al azar para ser muestreados.

El muestreo se realizó únicamente para dos estratos: a) el llamado arbóreo o arborescente a partir de los 2 m de altura y b) el arbustivo, de los 50 cm a los 2 m de altura. Esta estratificación se hizo por altura por dos razones: a) obtener mayor cantidad de información en cuanto al elemento perenne de la vegetación, que es definido por Kassas (1953), como el mejor indicador de las condiciones del habitat debido a que forma un marco permanente cuyos interespacios son ocupados por plantas anuales durante los períodos de lluvia, y 2) por la dificultad, en algunos casos, para definir de una manera precisa las formas de crecimiento, ya que, como lo señala Rzedowski (1978), los troncos de los elementos del bosque tro

pical caducifolio "con frecuencia son retorcidos y se ramifican a corta altura o casi desde la base, de tal manera que el tronco principal pierde su individualidad muy pronto".

El límite inferior de 50 cms tuvo que ser modificado en la zona que abarca el matorral xerófilo desde las cercanías de Tehuacán hasta Tecamachalco, ya que en muchas ocasiones, por diversas razones, el elemento perenne no llega a los 50 cms de altura.

El estrato herbáceo fue excluido del muestreo por dos razones. La primera se debe a que, por la extensión cubierta en los muestreos, eliminar el estrato herbáceo permitiría un avance más rápido en el trabajo de campo sin afectar de manera drástica el análisis subsecuente. La segunda es que, por causas de fuerza mayor de índole personal, el trabajo de campo se realizó en los inicios de la época seca, y si ya esto provocó una dificultad seria en cuanto a la rapidez con que se debía trabajar para poder identificar las plantas muestreadas, era prácticamente imposible muestrear el estrato herbáceo en tales condiciones. Menos factible aún, era esperar 6 meses más para realizar el trabajo en una época favorable.

En cada punto de muestreo se registraron ocho individuos y se tomaron los siguientes datos:

- a) Identificación de la planta (familia, género o especie).
- b) Distancia del punto al centro de ramificación o del tronco en los casos correspondientes.
- c) Radio de cobertura de la planta.
- d) Altura de la misma.

En cada sitio se registraba:

- a) Altitud sobre el nivel del mar
- b) Orientación de la ladera

c) Estimación visual de pedregosidad y afloramientos de roca madre.

d) Estimación cualitativa de la pendiente de la ladera.

e) El grado aparente de perturbación.

Para cada especie y por sitio se calculó:

a) Densidad: expresada en número de individuos por hectárea.

b) Cobertura promedio (m^2)

c) Frecuencia

d) Dominancia: expresada como el producto de la densidad por la cobertura (M^2/ha).

Todos los cálculos se hicieron en términos absolutos siguiendo el ejemplo citado por Mueller Dombois y Ellenberg (1974), y se llevaron a cabo en la computadora del Departamento de Bioestadística del Instituto Nacional de Cardiología.

4.3. Fase de Análisis.

El análisis de los datos se llevó a cabo utilizando tres técnicas: dos de ordenación y una de clasificación. Las técnicas de ordenación fueron: análisis de componentes principales (Ezcurra, 1978) y promediación recíproca (Hill, 1973). La técnica de clasificación fue análisis de información con el programa CENOSIS-2 (Ezcurra y Equihua, manuscrito no publicado). Estos tres programas se encuentran archivados en la computadora de la Escuela de Biología Vegetal de Bangor, Gales del Norte, donde fueron corridos los datos del presente trabajo. Los tres programas mencionados se corrieron para tres grupos de datos: a) estrato arbustivo, b) estrato arbóreo o arborescente y c) ambos estratos en conjunto.

4.3.1. Ordenación.

Como ya se había mencionado el objetivo principal de la ordenación es mostrar la mayor variación de la vegetación que presumiblemente se correlaciona con factores del ambiente, conocidos o no, e ignorar las variaciones mínimas que se consideran ruido estadístico (Beals, 1973). En particular, el análisis de componentes principales produce arreglos de individuos (muestras) en relación a los principales ejes de variación en términos de los atributos en cuestión (Maarel, 1969). Este análisis fue aplicado a los datos de dominancia de las especies, ordenando los censos en función de los valores de las especies presentes en ellos (atributos). Es decir, fue un análisis sobre datos cuantitativos y por censos. Este tipo de análisis produce cuantos ejes sean necesarios y en orden decreciente de importancia (Austin y Orloci, 1966); además de que ofrece la posibilidad de producir una ordenación ambiental cuando hay suficientes variables medidas permitiendo detectar relaciones entre la vegetación y el ambiente (Austin, 1968). Una descripción detallada del algoritmo es tratada por Ezcurra (1978) y se remite al lector a dicho trabajo.

La ordenación por promediación recíproca es una técnica desarrollada por Hill (1973) que combina propiedades del análisis de gradientes de Whittaker y el método de aproximaciones sucesivas dando lugar a una ordenación florística que es similar a la de componentes principales. El autor señala que el algoritmo definido por la promediación recíproca genera ordenaciones unidimensionales de especies y censos muy características, y que se aplica ese nombre al proceso porque los valores que adquieren las especies en la ordenación son promedios de los valores de los censos y viceversa. Esto es, se da un proceso de calibraciones cruzadas repetitivas. Este tipo de ordenación puede ser utilizado tanto para datos cuantitativos como de presencia-ausencia, y su principal ventaja sobre el análisis de componentes principales es que utiliza una buena ordenación de especies para derivar una ordenación de censos y viceversa. En el presente trabajo se obtuvieron ordenaciones para datos de presencia-ausencia y de domi-

nancia tanto por censos como por especies. La descripción matemática detallada del algoritmo utilizado viene desarrollada en el apéndice del trabajo de Hill (op. cit.).

4.3.2. Clasificación.

En términos generales la clasificación es una técnica por medio de la cual individuos o muestras son asignados a grupos cuyos miembros tienen ciertas propiedades en común (Lambert y Dale, 1964). La utilización de una técnica de clasificación implica, por parte del investigador, realizar una serie de decisiones. La primera decisión es la de utilizar un sistema de clasificación jerárquico o uno reticular. La clasificación jerárquica extrae grupos en niveles sucesivos de relaciones: se les puede asignar un orden de importancia. La clasificación reticular produce grupos en un solo nivel. Lambert y Dale (1964) han señalado que en la práctica la mayoría de los sistemas de clasificación en otros campos son esencialmente jerárquicos por lo que su utilidad y eficiencia ha sido demostrada. Además, Williams et al. (1966) afirman que los métodos jerárquicos son mejor conocidos, menos problemáticos y más ampliamente usados en ecología. La segunda decisión a tomar es entre las dos posibilidades de los métodos jerárquicos: 1) Un método jerárquico divisivo, esto es, que comienza con el conjunto completo de entidades a clasificar y que va dividiéndolo en grupos cada vez más pequeños, examinando cada grupo independientemente para posibles subdivisiones, y 2) un método jerárquico aglomerativo que procede de una sola entidad, considera cual otra es la más similar a la primera, luego una tercera, y así sucesivamente hasta que todas las entidades son eventualmente fusionadas en una sola población (Lambert y Dale, 1964; Goodall, 1978).

La tercera decisión es la de escoger uno de dos métodos: uno monotético, en el cual cada grupo se define por la presencia o ausencia de un solo atributo (especie) o uno politético, que utiliza la combinación de diferentes atributos simultáneamente para formar los grupos (Lambert y Dale, 1964).

En la práctica, por diversas razones teóricas y computacionales, la decisión está entre utilizar un método divisivo-monotético o uno aglomerativo-politético (Williams et al., 1966). Lambert y Dale (op. cit.) proponen que en un estudio de vegetación a gran escala, interesa más el patrón general de ésta, que las relaciones exactas entre todos los sitios individuales, por lo que proponen la utilización de una técnica monotética (divisiva) que aunque más cruda, es más rápida, y en la cual, la clasificación errónea de algunos censos no perturba el panorama ecológico general.

En el presente trabajo se utilizó una técnica desarrollada por Ezcurra y Equihua (manuscrito no publicado) que corresponde a los métodos de análisis de información, llamada CENOSIS 2 y que es una técnica divisiva y monotética que funciona con datos de presencia-ausencia. El algoritmo matemático está desarrollado con detalle en el apéndice del trabajo ya mencionado.

5. Resultados

5.1. Registro florístico.

Los 51 muestreos realizados en la zona de estudio permitieron el registro de un total de 195 especies. En el siguiente cuadro se muestran las familias más representadas.

Cuadro 2

Familia	No. de especies
Leguminosae	35
Compositae	23
Cactaceae	21
Euphorbiaceae	15
Burseraceae	11

(También hay que señalar que en un muestreo se registró la presencia de lo que es un nuevo género de la familia Acanthaceae que se encuentra en proceso de descripción).

Estas 195 especies representan sólo una pequeña parte de la flora del Valle de Tehuacán-Cuicatlán que está siendo recolectada actualmente, pero que sin embargo, aportan, en algunos casos nuevas colectas para la zona.

5.2. Registro de los Censos.

Como se había mencionado en la metodología, para cada especie registrada, en cada estrato se obtuvieron datos de frecuencia, densidad, cobertura y dominancia absolutas, mediante los cálculos ya descritos. En el apéndice 2 se incluyen los resultados de dominancia por censo para el estrato arborescente. Estos fueron calculados por una computadora y ordenados por dominancia en orden decreciente para cada uno de los estratos. Los datos que fueron utilizados en los análisis de

clasificación y ordenación fueron de presencia-ausencia de especies para el CENOSIS 2 y la Promediación Recíproca, y de dominancia para Promediación Recíproca y Análisis de Componentes Principales.

5.3. Clasificación y Ordenación.

Se obtuvieron las ordenaciones y la clasificación, utilizando las técnicas ya mencionadas, para tres grupos de datos que son:

- i) estrato arbustivo en 51 censos;
- ii) estrato, arbóreo o arborescente en 37 censos y
- iii) datos totales.

Como se podrá observar la cantidad de información obtenida es sumamente grande por lo que para los fines de este trabajo se tuvo que hacer una selección entre dos opciones: a) analizar todos los datos utilizando un método de análisis únicamente, y b) analizar solo uno de los 3 grupos de datos por todos los métodos. Para fines de este trabajo se optó por analizar el estrato arbóreo o arborescente por todos los métodos, es decir, clasificación por CENOSIS que es un método cualitativo, promediación recíproca de Hill tanto cualitativo como cuantitativo y análisis de componentes principales cuantitativo.

De esta forma se cubre una gama de métodos que ofrecen resultados comparables y complementarios, pudiéndose evaluar los alcances de cada uno de ellos. (En el análisis de componentes principales se hace una breve referencia a los resultados obtenidos para el estrato arbustivo).

5.3.1. Clasificación por CENOSIS 2.

Como se había mencionado en la metodología, el método de clasificación utilizado es un método divisivo y monotético, cada división de grupos es producida por la presencia-ausencia de una especie. Como se puede observar en el den

drograma (fig. 5), el análisis se detuvo arbitrariamente al producirse 10 grupos.

La presencia o ausencia del atributo que corresponde a la especie Stenocereus weberi marca la existencia de dos grandes grupos de censos (cada uno con 5 grupos). De acuerdo con Miranda (1948) y Rzedowski (1978) quien cita al anterior, la presencia de agrupaciones de Stenocereus weberi está favorecida, posiblemente por la intervención humana. Utilizando este argumento y la observación hecha en el campo por el autor que S. weberi se establece en sitios con poca pendiente, se procedió a comprobar dicha asociación estadísticamente por medio de una prueba de χ^2 .

(La existencia de perturbación humana en los sitios donde se efectuaron los censos se determinó por la marcada dominancia de especies secundarias en ellos y la cercanía de éstos a los poblados).

Se elaboró una tabla de contingencia de 2 x 2 de la manera siguiente:

Tabla 2

	Censos con poca pendiente y/o perturbados	Censos con alta pendiente sin perturbación
Censos con <u>Stenocereus weberi</u>	12 (9) *	6 (9.5)
Censos sin <u>Stenocereus weberi</u>	6 (9)	13 (9.5)

*valores esperados

$$\chi^2 = 3.259 \text{ con GL} = 1$$

$$\chi^2 .05, 1 = 3.842, \quad .10 < P < .05$$

Este resultado nos inclinaría a pensar que aunque hay una cierta tendencia, no existe una asociación significativa entre la presencia de S. weberi y la existencia de poca pendiente y/o disturbio humano. Sin embargo, si eliminamos 3 cen

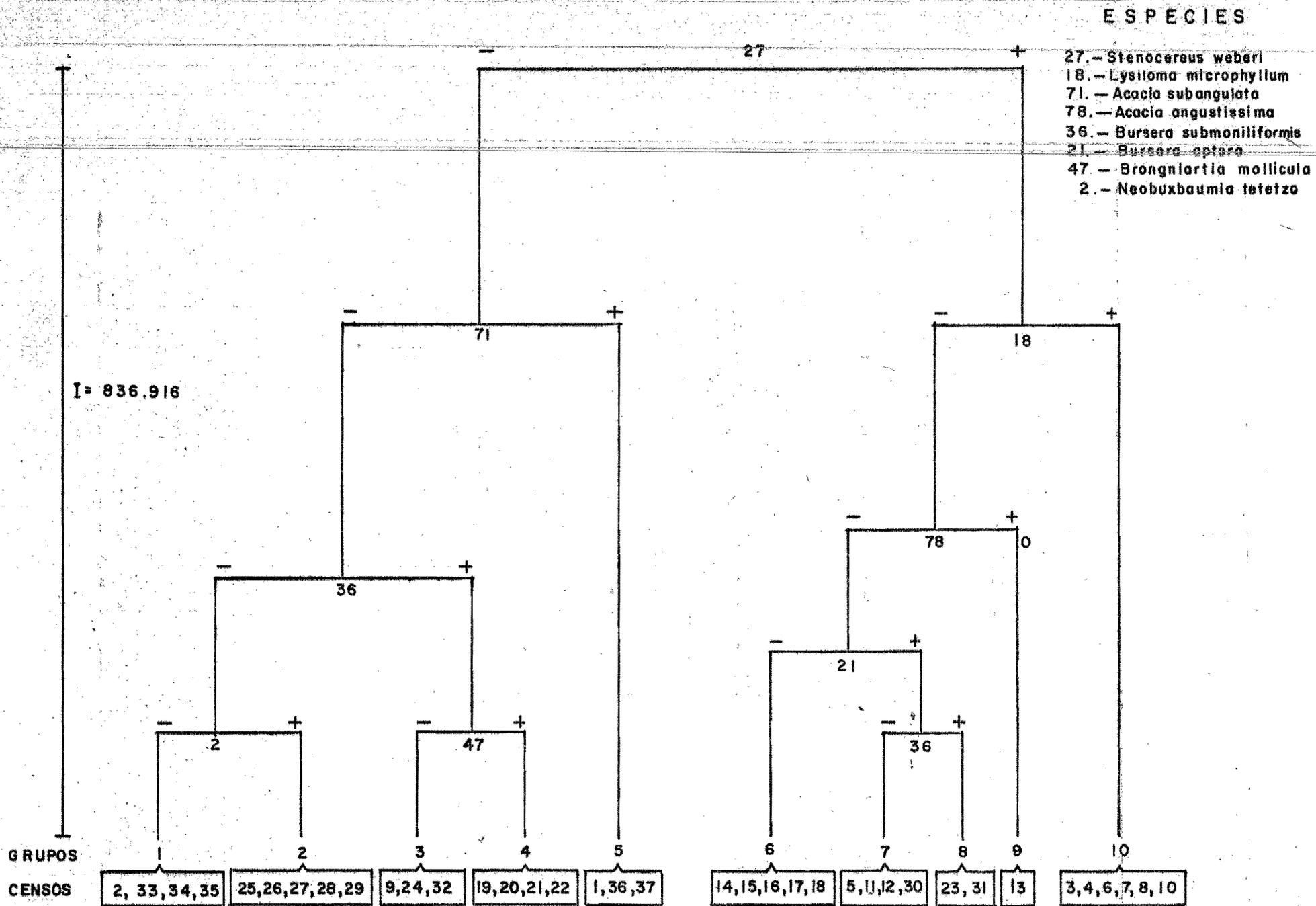


FIG. 5. Dendrograma CENOSIS "2" Arboles

sos del extremo norte del gradiente donde S. weberi ya no se establece, esto es, restringiendo el análisis al área de distribución de esta especie sin tomar en cuenta los sitios donde por causas que no corresponden a la situación analizada, dicha especie ya no se encuentra, la tabla de contingencia queda de la siguiente forma:

Tabla 3

	Poca pendiente y/o perturbación	Alta pendiente y/o sin perturbación
Con <u>Stenocereus weberi</u>	12 (8)*	6 (9)
Sin <u>Stenocereus weberi</u>	4 (8)	12 (9)

* valores esperados

$$\chi^2 = 4.35 \text{ con GL}=1$$

$$\chi^2_{.05,1} = 3.841, .025 < P < .05$$

Este resultado nos indica una sobre-representación (significativa) de S. weberi en los sitios de poca pendiente y/o perturbación humana. Sin embargo, el desconocimiento de las causas por las que S. weberi ya no se establece a partir de cierto lugar en adelante, no nos permite afirmar de una manera categórica la existencia de dicha asociación. Cabe señalar y recordar que, aunque dicha asociación fuera significativa no se está haciendo evidente una relación causal; ya que la existencia de asociación o correlación entre hechos no demuestra la existencia de relaciones de tipo causal. Este tipo de prueba solo se pudo realizar para el caso de Stenocereus weberi porque para otras especies se requería de información ambiental que no se tenía y que hubiera permitido el análisis del dendrograma de una forma más clara y directa. Por esta razón procederemos al análisis de los grupos producidos por la clasificación (fig. 5). (Con el objeto de evitar confusiones en la lectura del texto, los grupos de clasificación se anotarán con números romanos).

GRUPO I. En este grupo quedan los censos 2, 33, 34 y 35. Los censos 33, 34 y 35 están caracterizados fundamentalmente por la presencia de Ipomoea wolcottiana y Acacia cochliacantha lo que nos indica la existencia de perturbación en dichos sitios. Además la cercanía de Ajalpan y San Esteban a los sitios de muestreo señalados, nos confirma esta posibilidad. El caso del censo 2 es un caso de clasificación errónea, que de acuerdo con Lambert y Williams (1966), es un error que en ciertas ocasiones se produce en las clasificaciones divisivas y monotéticas.

El censo 2 queda en este grupo por la ausencia fundamentalmente de Stenocereus weberi, que evita su ubicación en el grupo X que teóricamente le correspondería por las especies dominantes que presenta, en particular Lysiloma microphylla.

GRUPO II. En este grupo quedaron los censos 26, 27, 28 y 29 que fisonómicamente hablando, corresponden a tetecheras y que cuantitativamente presentan dominancia muy característica de Neobuxbaumia tetetzo. Este grupo, de acuerdo con el reporte elaborado por COTECOCA (1978) se establece en esta área sobre suelos de origen volcánico, lo cual constituiría un caso de una comunidad bien definida tanto biológica como ecológicamente. Sin embargo, será necesario corroborar específicamente en los propios sitios de muestreo, que no corresponden exactamente a los de COTECOCA, la correlación de este fenómeno. Es de notar también que las tetecheras se establecen, en general, sobre laderas de pendiente pronunciada. El censo 25 que quedó dentro de este grupo por la presencia de N. tetetzo no es una tetechera ni fisonómica ni cuantitativamente hablando sino una comunidad que fue denominada por Miranda (1948) como un quiotillal y que se establece más bien en suelos profundos. En este caso particular la dificultad de acceso a las laderas provocó que el muestreo se realizara en una zona un tanto transicional de los dos tipos de vegetación y por lo tanto queda ubicado en este grupo.

Estos dos grupos (ie. I y II) se caracterizan por la ausencia de Bursera submoniliformis y Acacia subangulata.

Grupos III y IV. Estos grupos fueron diferenciados entre sí por la presencia de Brongniartia mollicula en el IV, lo cual, por la naturaleza de los censos agrupados parece un tanto artificial. Todos estos censos presentan una estructura de selva baja caducifolia (bosque tropical caducifolio) dominancia de Cercidium plurifoliolatum, Bursera spp, Cyrtocarpa pro-cera y Ceiba parvifolia. Presentan, característicamente, a Bursera submoniliformis.

De acuerdo con el reporte de COTECOCA (1980), estas selvas se asientan sobre sustrato metamórfico de esquistos y gneiss, la cual, al igual que en el grupo II, sería valioso verificar para cada caso particular. Otro aspecto relevante es que algunos de estos censos se localizan sobre suelos yesosos, lo cual tiene ciertas implicaciones que serán discutidas posteriormente. El límite altitudinal de estos bosques concuerda con el señalado por Rzedowski (1978) como característica y que es de 1500 msnm, siendo en este caso de 1400 msnm.

GRUPO V. Aquí se agrupan 3 censos que corresponden a los extremos del área muestreada para el estrato arborecente, aunque de hecho no presentan similitud estructural, ya que el 1 corresponde a selva baja y el 36 y 37 a matorrales propiamente dichos, comparten tres especies que los sitúan juntos. Estas son Acacia subangulata, Yucca periculosa y Beaucarnea gracilis. Es de notar que estas dos últimas especies solo se presentan en estos extremos manifestando así, posiblemente, una respuesta al descenso de temperatura ya que son sitios por arriba de los 1400 msnm.

Como se observa en el dendrograma (fig. 5) los grupos hasta aquí mencionados, (I-V) carecen de Stenocereus weberi.

GRUPO VI. El análisis agrupa aquí a 5 censos (14-18) por la ausencia de varias especies como Bursera aptera y Lysiloma microphylla fundamentalmente. Sin embargo, del 15 al 18 son censos dominados por Acacia cochliacantha con Stenocereus weberi y Escontria chiotilla que de acuerdo con Miranda (1948) se establecen cerca de los poblados y en campos de cultivo abandonados. En efecto, dichos censos se encuentran característicamente cerca de poblados o en sitios susceptibles de cultivo por la escasa pendiente del terreno. El censo 14 aunque no es dominado por Acacia cochliacantha presenta a S. weberi y E. chiotilla y se encuentra muy cercano un poblado: Quiotepec. Probablemente por estas razones quedó ubicado en el grupo. Es decir, la perturbación también en este caso se hace evidente.

GRUPO VII. Este grupo está constituido por 3 censos más o menos similares (11, 12, 30) y otro disímil (5). Fisonómica y cuantitativamente los 2 primeros (11 y 12) corresponden a una mezcla de cardonal de Stenocereus weberi con tetechera de Neobuxbaumia tetetzo. El 30 corresponde a una tetechera en continuidad con los censos del grupo II pero, por la influencia de 1 individuo de Stenocereus weberi, fue agrupado aquí. Esto se debió probablemente a que el muestreo se hizo en una zona transicional con una pendiente tal que no excluyó el establecimiento de un individuo de S. weberi. Es notable que el análisis produce, al igual que con las tetecheras del grupo II, una discriminación de ellas por la ausencia de Bursera submoniliformis en ambos casos. Sería interesante explorar las causas de este hecho. Para el censo 5 el caso es un tanto diferente, ya que, aunque su cercana ubicación a un poblado y la dominancia de especies típicamente secundarias como Acacia cochliacantha y Escontria chiotilla lo debieran ubicar junto a los censos del grupo VI, la presencia de Bursera aptera lo ubica en este grupo. Esto se debe posiblemente a la influencia de las selvas bajas caducifolias circundantes al área de muestreo de este censo.

GRUPO VIII. Lo constituyen únicamente dos muestreos (23,31) que fueron ubicados aquí por la presencia de Stenoce-reus weberi, ya que, en realidad, por su fisonomía y especies dominantes corresponderían a otros grupos. Son separados del grupo VII por la presencia de Bursera submoniliformis en estos dos censos hecho que también caracteriza a los censos de los grupos III y IV, poniendo de manifiesto una estructuración de la comunidad similar entre los 3 grupos. Sin embargo, el caso del censo 31 es muy particular, ya que a pesar de que su fisonomía y la presencia de especies como Bursera morelensis, B. aptera y B. submoniliformis lo caracterizan como parte de una selva baja caducifolia, la dominancia de Acacia cochliacantha evidencia perturbación que se debe probablemente a su cercanía a un poblado y una escuela agropecuaria, aunque dicha perturbación no es tan pronunciada como en el caso del grupo VI.

GRUPO IX. Caracterizado por un censo (13) que por las especies que presenta constituye una mezcla muy particular de una selva baja caducifolia con un cardonal y una tetechera. Además, presenta el número de especies arbóreas o arborescentes más elevado de los 37 censos, lo cual es detectado por el análisis situándolo en un grupo aparte.

GRUPO X. Este grupo se caracteriza por censos que presentan la especie Lysiloma microphylla y que forman una comunidad continua donde se presentan también Bursera spp., Cyrtocarpa procera y Cercidium plurifoliolatum constituyendo una selva baja caducifolia. Cabe señalar aquí que, a pesar de que esta selva se presenta de una manera continua desde el censo 1 al 10 exceptuando el 5; los censos 1, 2 y 9 no se encuentran agrupados aquí debido a la ausencia de Stenocereus weberi en dichos censos. Esto, posiblemente por la pendiente pronunciada donde se realizaron los muestreos, ya que los 3 censos citados presentan característicamente a la especie que produce este grupo, Lysiloma microphylla.

Como una parte complementaria a este análisis se obtuvo, para cada censo, el porcentaje de especies espinosas, con la finalidad de corroborar lo aseverado por Rzedowski (1978) en cuanto a que en el bosque tropical caducifolio (selva baja caducifolia sensu Miranda y Hernández X., (1963), en condiciones de no perturbación, el elemento espinoso no es muy importante. Uno esperaría encontrar, por lo tanto, un porcentaje considerable de elementos espinosos en condiciones de perturbación así como en comunidades dominadas por dichos elementos (tetecheras, por ejemplo). En la tabla se presentan los resultados obtenidos.

Se puede observar que los resultados corroboran lo que se esperaba (cuadro 3). El grupo de Lysiloma presenta una baja proporción de elementos espinosos, en general por debajo del 33%. Los sitios considerados como perturbados y dominados característicamente por Acacia cochliacantha presentan un porcentaje no menor al 45% y hasta de casi 78%. Los que se denominan tetecheras, cardonales y quiotillales tienen también en su mayoría porcentajes que rebasan el 50%. Los matorrales con Ipomoea wolcottiana y los matorrales de I. wolcottiana con A. cochliacantha presentan valores por debajo del 45%. Las posibles implicaciones de estos resultados serán discutidas más adelante.

Cuadro 3

Grupo Clasificación	Censo	% spp. espinosas	Perturbados +	Pendiente alta - A escasa-E	Vegetación
V	1	19.05		A	Selva baja caducifolia con <u>Lysiloma microphylla</u>
I	2	22.22		A	
X	3	30.0		E	
	4	28.57		E	
VII	5	46.15	+	E	Matorral perturbado con <u>Acacia cochliacantha</u>
X	6	29.41		E	Selva baja caducifolia con <u>Lysiloma microphylla</u>
	7	22.22		E	
	8	31.58	+	E	
III	9	26.67		A	
X	10	35.29		A	
VII	11	42.86	+	A	Cardonal y tetechera con <u>Stenocereus weberi</u> y <u>Neobuxbaumia tetetzo</u>
	12	63.64	+	A	
IX	13	43.48	+	A	Selva baja mixta con cardones y tetechos
VI	14	41.67	+	A	Matorrales perturbados con <u>Amphipterygium</u> <u>adstringens</u> (14) y <u>Acacia cohliacantha</u> (15-18)
	15	75.0	+	E	
	16	71.43	+	E	
	17	77.78	+	E	
	18	61.54	+	E	
IV	19	30.0		A	Selva baja caducifolia con <u>Bursera</u> spp., <u>Cyrtocarpa procera</u> , <u>Ceiba</u> <u>parvifolia</u>
	20	42.86	+	A	
	21	25.0		A	
VIII	22	18.18	+	A	
	23	35.71		E	
III	24	35.29		E	
II	25	53.33	+	E	Quiotillal con <u>Escontria</u> <u>chiotilla</u>
	26	62.50		A	Tetecheras con
	27	60.0		A	<u>Neobuxbaumia tetetzo</u>
	28	50.0		A	
	29	57.10		A	
VII	30	50.0		E	

Cuadro 3 (hoja 2)

Grupo Clasificación	Censo	% spp. espinosas	Perturbados +	Pendiente alta - A escasa-E	Vegetación
VIII	31	25.0	+	E	Selva baja caducifolia con <u>Bursera</u> spp., <u>Cyrtocarpa procera</u> y <u>Ceiba parvifolia</u>
IV	32	33.33		A	
I	33	33.33	+	E	Matorral de <u>Ipomoea</u>
	34	12.15	+	A	<u>wolcottiana</u>
V	35	42.86	+	A	Matorral de <u>Ipomoea</u>
	36	42.86	+	A	<u>wolcottiana</u> con <u>Acacia</u> <u>cochliacantha</u>
	37	71.43	+	A	Matorral de transición con <u>Acacia subangulata</u> y <u>Parthenium tomentosum</u>

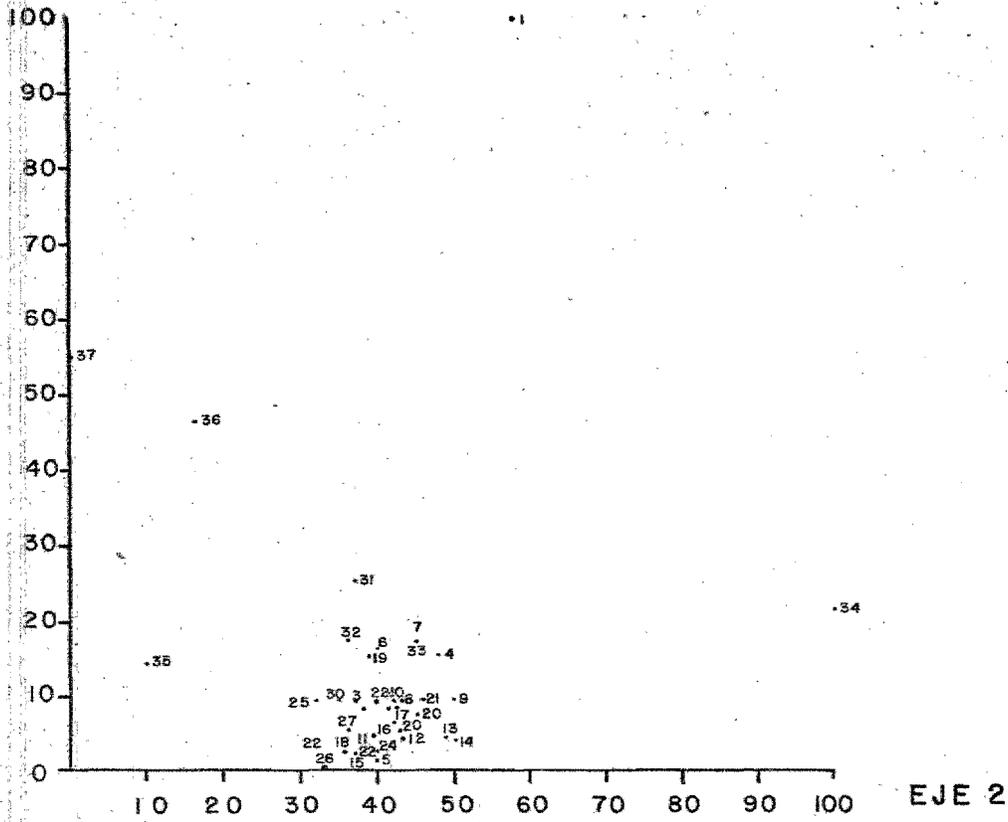
5.3.2. Ordenación por Promediación Recíproca.

Este método de análisis proporcionó ordenaciones de censos y de especies tanto cualitativos como cuantitativos. Por razones de facilidad de interpretación en este caso, el análisis se centró sobre las ordenaciones de censos donde las especies representan atributos de ellos. Los valores de los censos se graficaron por pares de ejes y se procedió a interpretar los datos. Esta interpretación se efectuó observando el arreglo de los censos en cada eje individualmente y determinando las razones de dicho arreglo tratando de percibir, con los datos ambientales, la existencia de gradientes de algún tipo.

5.3.2.1. Promediación recíproca cualitativa.

EJE 1 - Este primer eje (figs. 6 y 7) separa los censos 1, 36 y 37 del resto. Es decir, separa a los censos extremos del área muestreada para el estrato arbóreo. Le da al censo 1 el valor máximo en función de una diferenciación florística importante con respecto a los demás censos. Esto es, posee especies que no existen en ninguna otra de las muestras lo cual es detectado claramente por este eje. Dichas especies son Esenbeckia macrantha, Cedrela oaxacensis, Bursera simaruba y Zanthoxylum sp. También separa como censos más o menos similares entre sí al 36 y 37 fundamentalmente por la presencia de Acacia subangulata, Yucca periculosa y Beaucarnea gracilis detectando una diferencia florística importante que posiblemente refleja el comienzo de los cerros calizos de Tehuacán. Hay que notar sin embargo, que aunque el mismo eje separa a estos 3 censos del resto, no muestra que exista una gran similitud entre el 36 y 37 y el 1, cosa que el análisis CENOSIS 2 no detecta; no obstante los agrupa juntos, marcando una diferencia con el resto de los censos. La validez de esta separación es corroborada por la segregación de los censos para este Eje 1 de la promediación recíproca cualitativa.

EJE 1



EJE 1

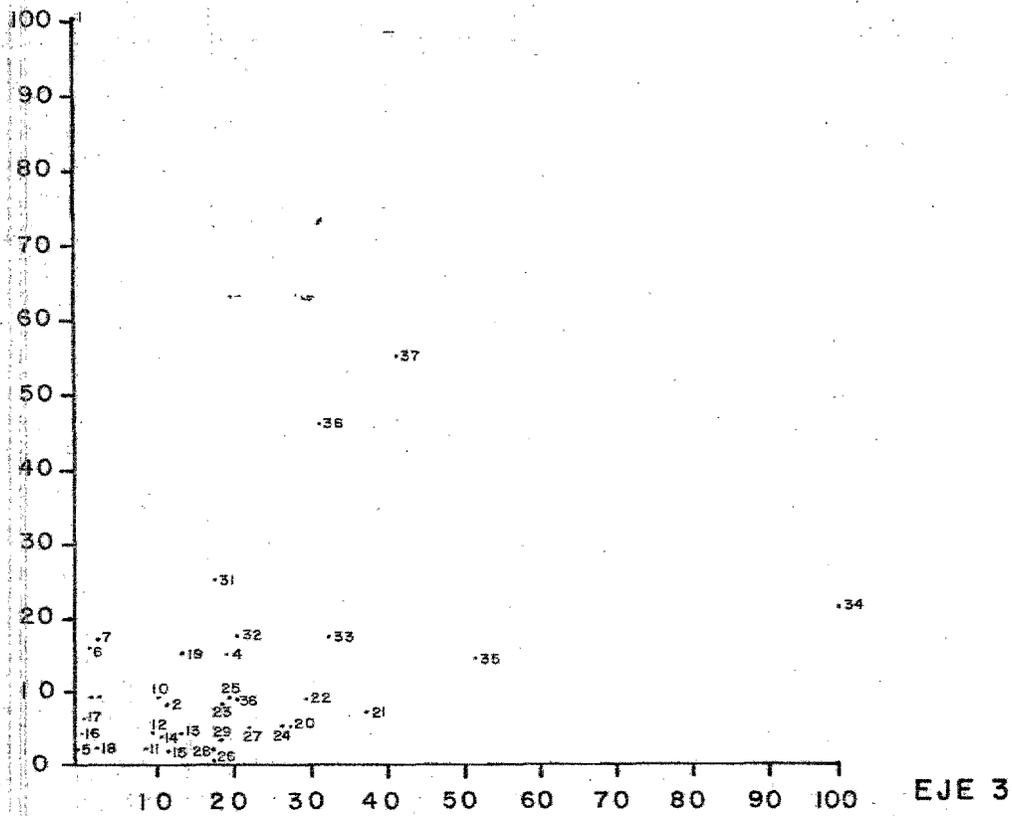


FIG.6_ PROMEDIACION RECIPROCA CUALITATIVA POR CENSOS

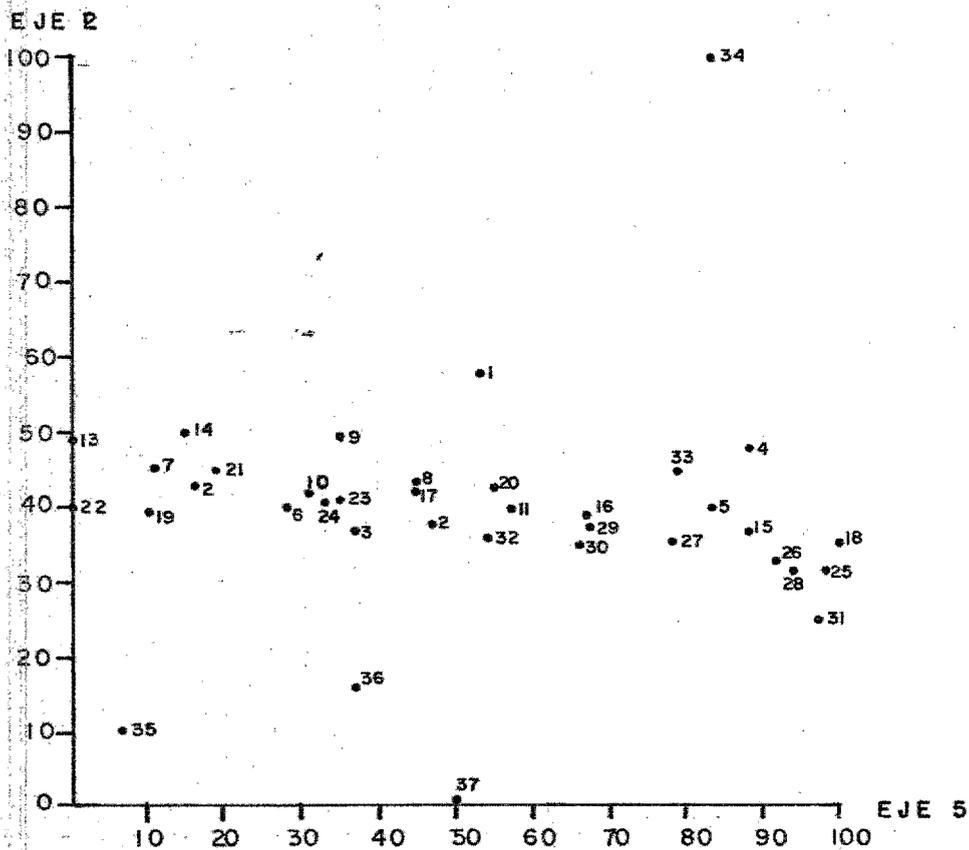
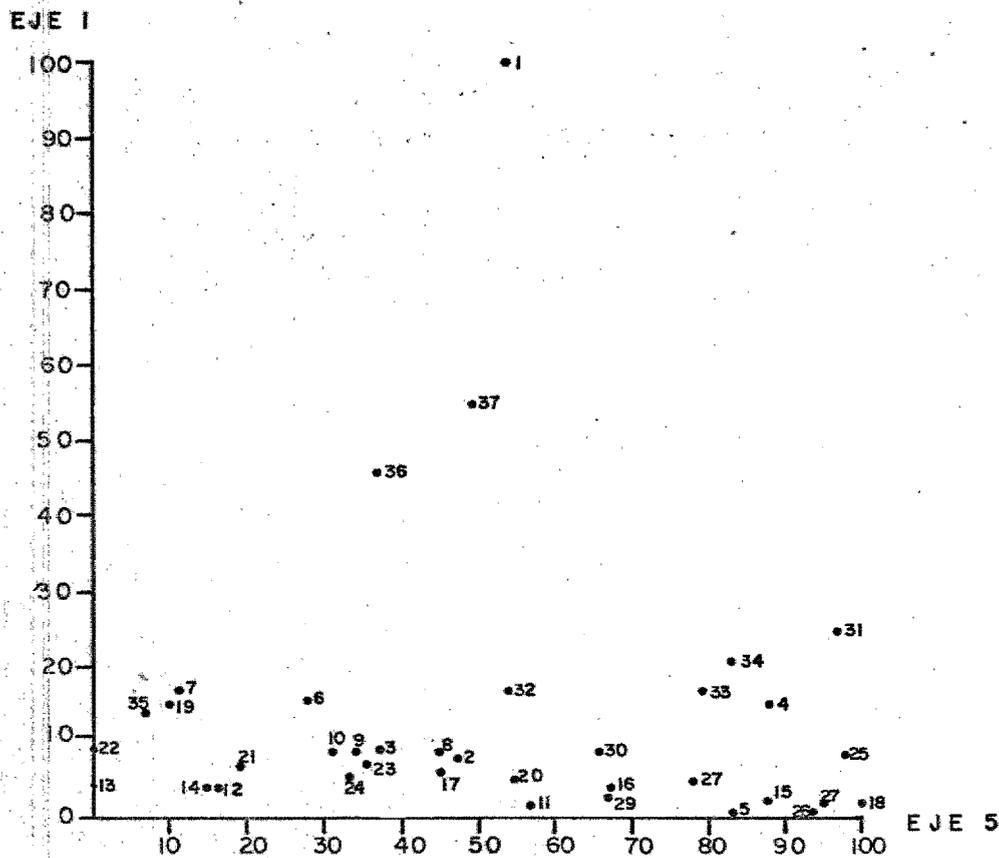


FIG.7. PROMEDIACION RECIPROCA CUALITATIVA POR CENSOS

EJE 2 - Este eje separa a los censos 35, 36 y 37 por un lado y al censo 34 en otro extremo dejando a los demás formando un grupo indiferenciado (fig. 6 y 7). Los censos 35, 36 y 37 representan vegetación franca de matorrales que han estado sujetos a perturbaciones ya que se encuentran en las inmediaciones de Tehuacán y lo cual lo confirma la presencia de Acacia cochliacantha en los 3. Sin embargo, se manifiestan un tanto más similares entre sí el 35 y 36 que comparten también a Ipomoea wolcottiana; el censo 37 manifiesta la presencia de otras especies únicas como Stenocereus sp., Lasiocarpus salicifolius y Mimosa lacerata. El censo 34 es separado debido a que presenta una particular combinación de Jatropha neopauciflora con I. wolcottiana y Cephalocereus hoppenstedtii, lo cual lo constituye como un censo muy diferente de los demás.

Los ejes 3 y 4 (figs. 6 y 8) efectúan arreglos, pero básicamente en función de la diferenciación de estos últimos censos (34-37), aunque el eje 3 relaciona, pero no muy claramente, los censos 21, 22 y 33 con el 36 probablemente por la presencia de I. wolcottiana. Esto nuevamente pudiera implicar la existencia de un cierto nivel de perturbación debido a que los censos 21 y 22 se encuentran muy cercanos a Teotitlán del Camino y el 33 se localiza en Ajalpan.

El eje 5 (figs. 7 y 8) es el que produce una dispersión más homogénea de los censos pero no se pudo encontrar una interpretación del ordenamiento producido. Esta imposibilidad de interpretación motivó la detención del análisis ya que se puso de manifiesto lo señalado por Lambert y Dale (1964) en cuanto a la dificultad que tienen los métodos de ordenación para producir resultados interpretables con datos muy heterogéneos, como es el caso del presente trabajo.

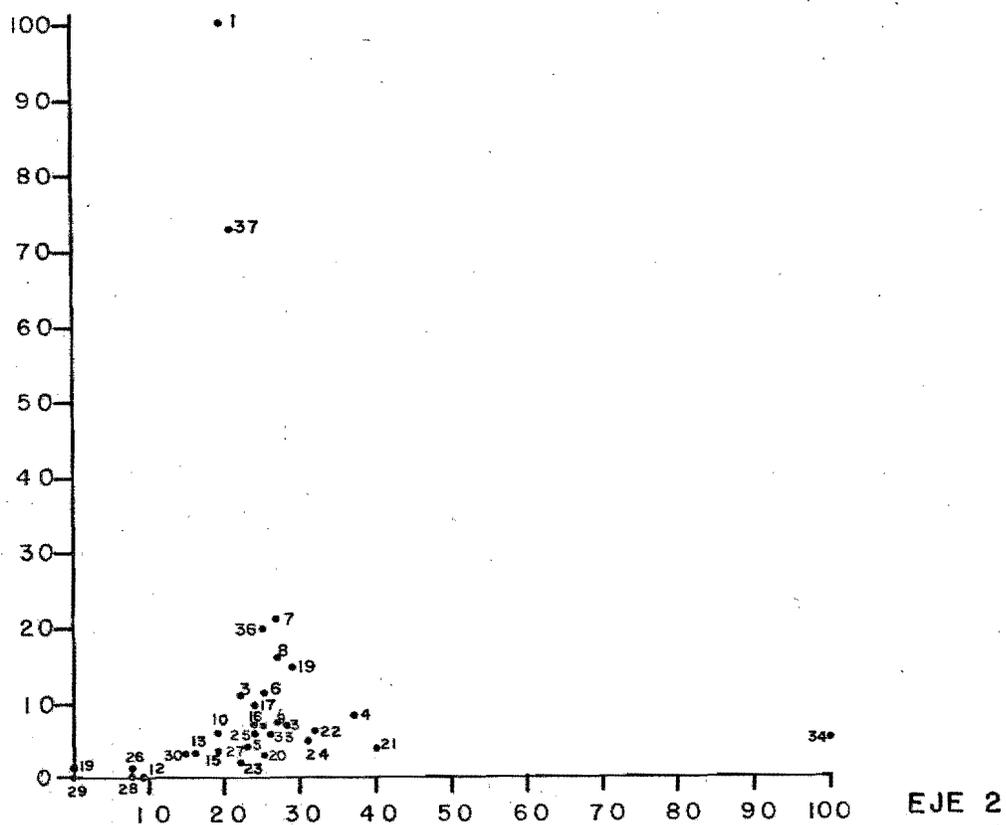
5.3.2.2. Promediación recíproca cuantitativa.

EJE 1 - Este eje (figs. 9 y 10) detecta nuevamente la diferenciación de los censos extremos pero diferenciando al 1 y 37 de los demás con base en la dominancia de

SPECIES ARBORESCENTES

17	18	19	20	21	22	23	24	25	26	27
	187.77			85.64	750.31	137.50	475.85	3.09	1,150.08	326.56 466.60
		113.48	93.53	931.65	815.11			234.44		316.96
663.80		756.69				67.62				
								49.83		
		779.94		16.94	177.33					
778.05	1,155.08	3,179.93	107.08			235.29	726.57	1,322.05		
			298.36	119.97		306.38		845.27		2,148.13
					125.31	2,280.85	3,115.15			612.13
							94.81			
886.54	898.36	171.51						2,587.61		512.78
			885.27	12.34						183.60
638.89	320.45		10.25					290.68		23.20
284.22	558.62					212.74				
								494.72		
			3,927.14					3,229.09		
						63.10				
86.46	1,060.24		2,112.13	117.13	275.55	3,066.43		754.57	453.38	1,292.79
				209.82				702.45		6,3
070.33	1,335.90	76.02				7.82	311.48	101.41	838.68	1,092.66
			1,037.50	1,032.17	102.69	683.32	17.86	764.01		

EJE 1



EJE 1

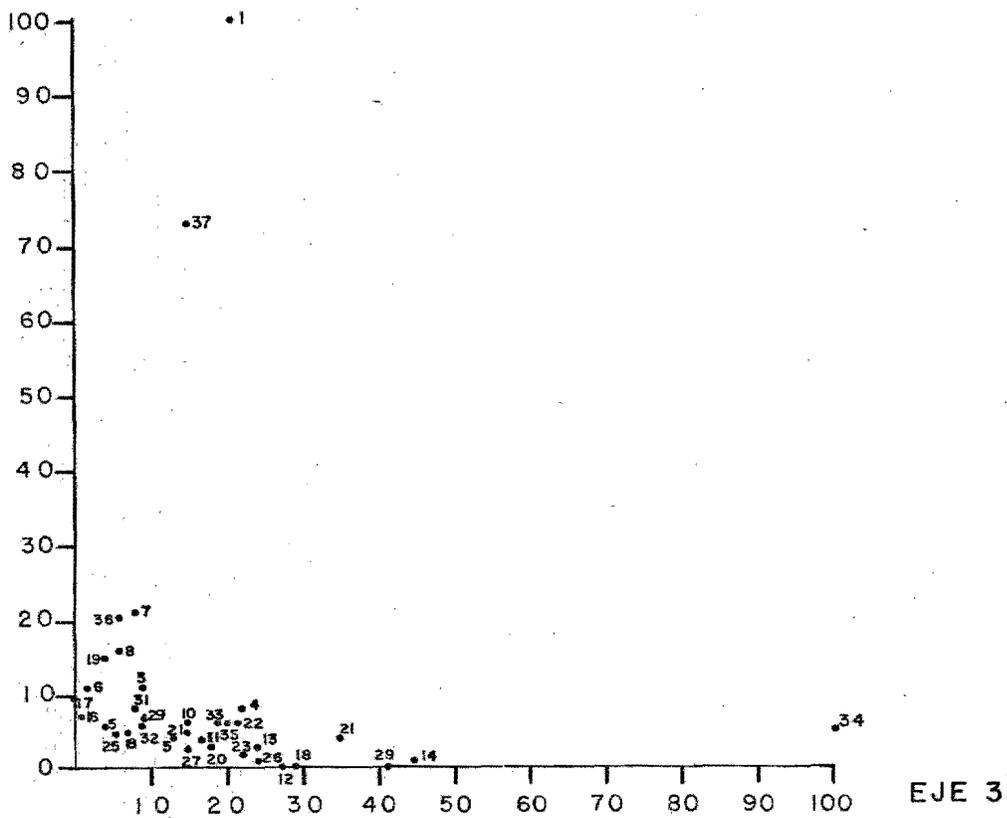


FIG.9._PROMEDIACION RECIPROCA CUANTITATIVA POR CENSOS

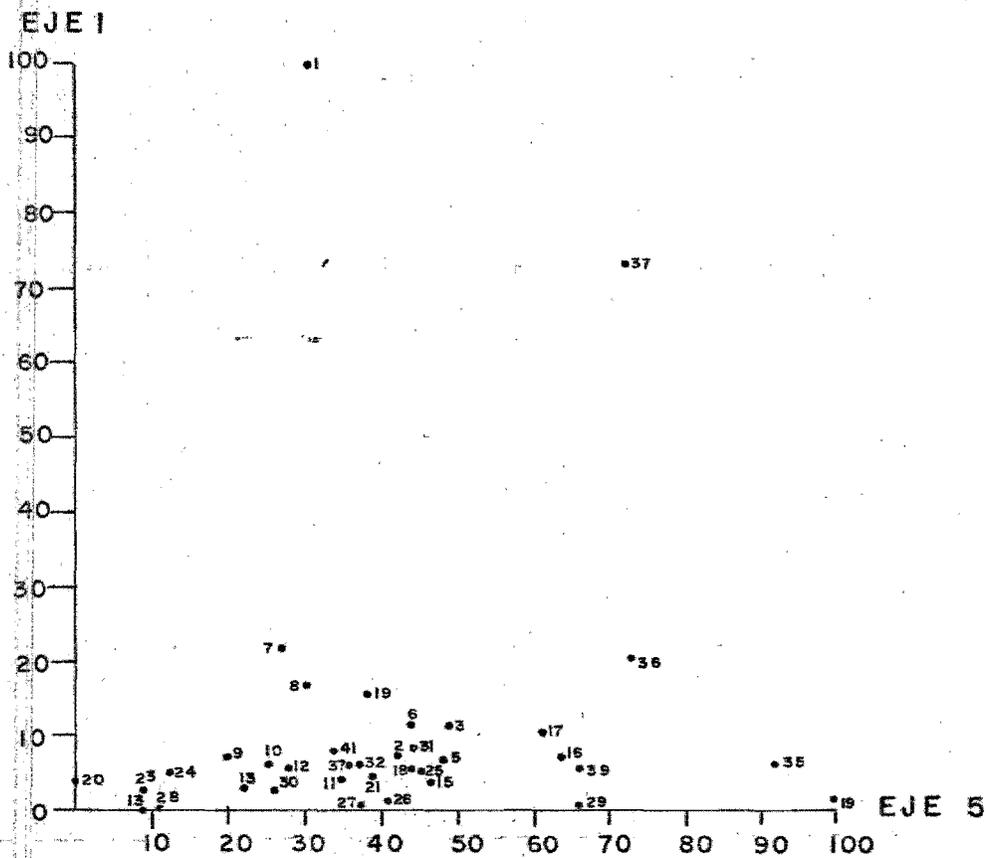
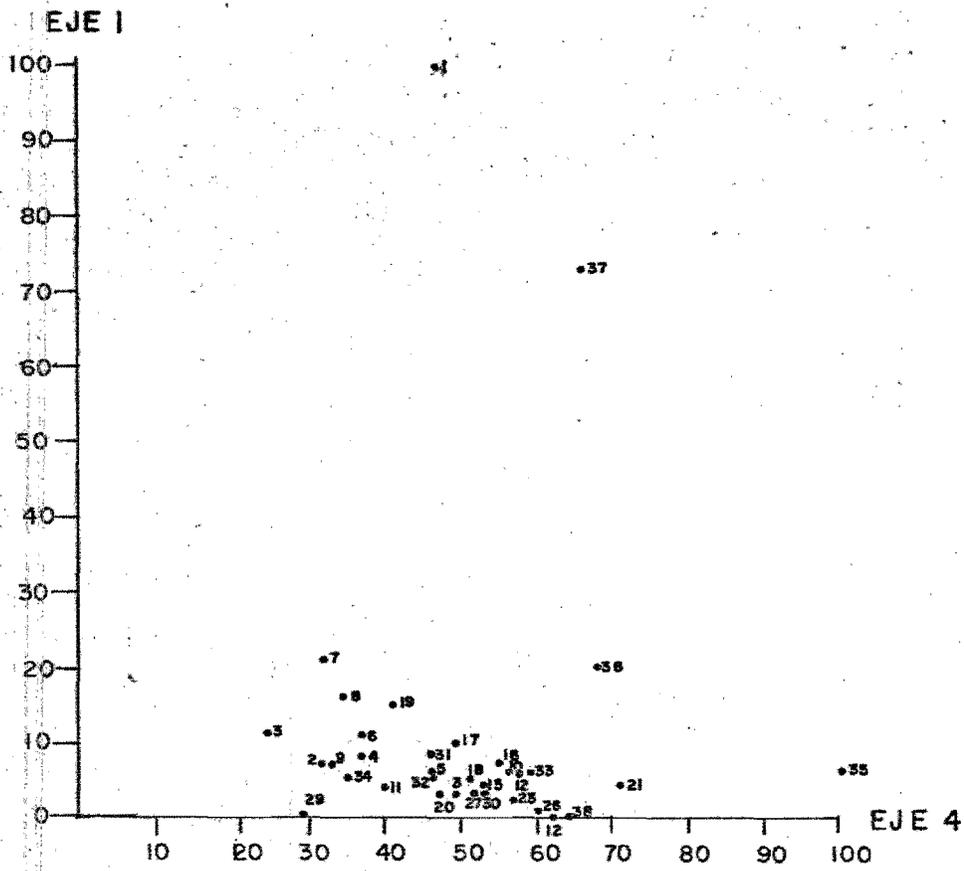


FIG. 10. — PROMEDIACION RECIPROCA CUANTITATIVA POR CENSOS

Acacia subangulata fundamentalmente. Ya en otro lugar se había señalado la similitud florística de estos dos censos, hecho que sería interesante explorar ya que corresponden a los extremos de los censos para el estrato arbóreo.

EJE 2 - Este eje (fig. 9), al igual que en el análisis cualitativo, separa en uno de los extremos al censo 34 por las razones ya expuestas pero también detecta la individualidad del censo 14 que es el único dominado por Amphipterygium adstringens y lo sitúa en el otro extremo.

Los Ejes 3 y 4 (figs. 9 y 10) manifiestan algunos arreglos pero básicamente sobre los mismos censos. Es el Eje 5 (fig. 10) el que nuevamente produce una mejor dispersión de la mayoría de los censos, pero otra vez, no se pudo encontrar una interpretación clara de esos resultados.

Se puede decir que, en general, este método detecta únicamente las diferencias más gruesas entre los extremos de variación pero no detecta las diferencias en niveles más finos de variación posiblemente debido a lo que ya se había mencionado: la heterogeneidad de los datos.

5.3.3. Ordenación por Análisis de Componentes Principales.

Este método de análisis se hizo únicamente con datos cuantitativos, aunque Hill (1973) menciona que ha dado resultados satisfactorios con datos de presencia-ausencia sin saber muy bien la razón. Al igual que la ordenación por promediación recíproca, este tipo de análisis presenta los datos arreglados a lo largo de ejes de variación. Sin embargo, el ACP, presenta ejes con valores positivos y negativos, que no se da en el caso del método de análisis anterior. La interpretación se hace de la forma ya referida para la ordenación por promediación recíproca.

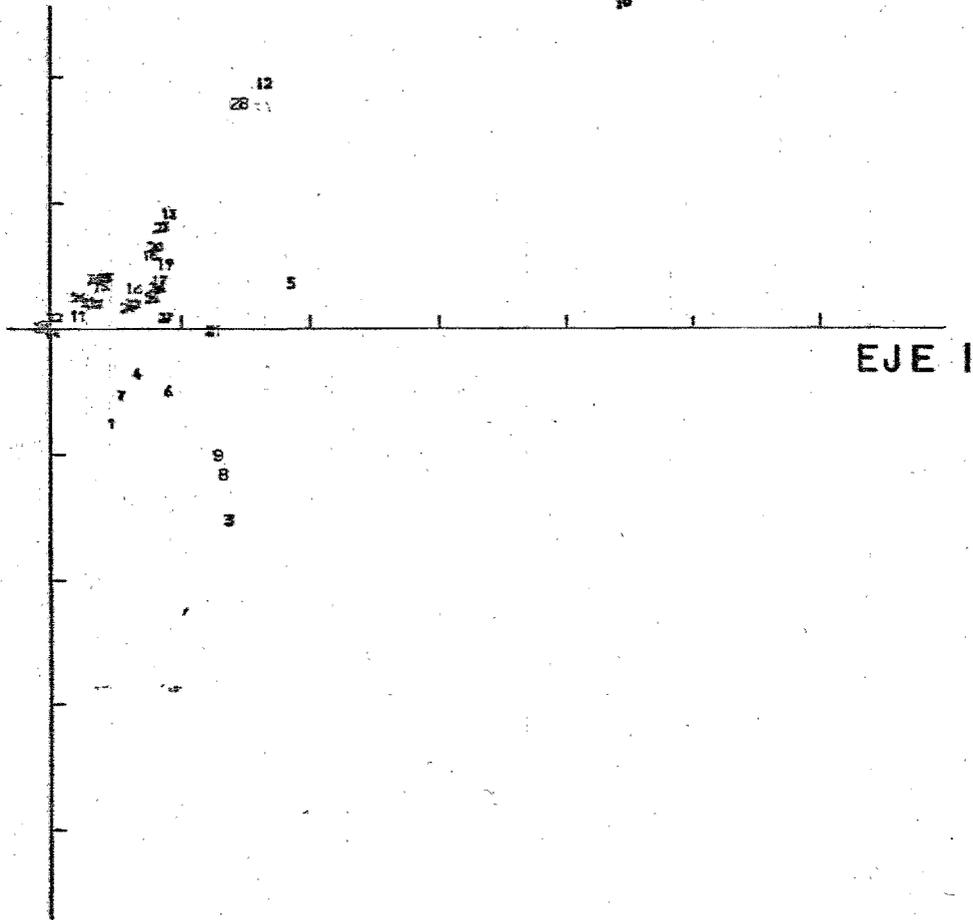
EJE 1 - Este eje (fig. 11) discrimina fundamentalmente a dos censos el 2 y 10, que característicamente presentan valores extremadamente altos de dominancia de dos especies. El 2 dominado por Lysiloma microphylla y el 10 dominado por Ceiba parvifolia. Es decir, separa a dos censos que significan un extremo desde el punto de vista cuantitativo. De hecho este eje nos manifiesta que aunque son diferentes a los demás, no existe gran diferencia entre ellos, ya que ambos censos presentan L. microphylla, C. parvifolia y Bursera spp. entre otras especies comunes. Esto es, corresponden a censos que sí contienen especies características de la selva baja caducifolia.

EJE 2 - En este eje (fig. 11 y 12) se producen dos agrupaciones más o menos claras. Por un lado agrupa a los censos cuya especie importante es Lysiloma microphylla (1-4, 6-9) y por otro ubica a censos donde la especie importante es Cercidium plurifoliolatum (12, 13, 20, 23, 28,30). En este último grupo quedan ubicados censos que corresponden a selva baja caducifolia (20,23), cardonales (12,13) y tetecheras (28, 29,30). Hay que señalar que los censos agrupados por L. microphylla corresponden en gran medida a los ubicados en el grupo 10 del análisis de clasificación por CENOSIS 2, corroborando la unidad de dicha comunidad vegetal. Por otro lado, la variedad de comunidades en que se señala la importancia de C. plurifoliolatum pondría en cuestionamiento la existencia real del "bosque bajo, espinoso, de hojas pequeñas y caedizas" que menciona Miranda (1948) como una comunidad bien definida dominada por C. plurifoliolatum

EJE 3 - Este eje (fig. 12) detecta la importancia de otra especie en los censos, Acacia cóchliacantha. Entre los censos separados se encuentran los que el análisis de clasificación ya había agrupado, además de otros donde la perturbación se hace manifiesta por la presencia de esta especie. La combinación de los ejes 2-3 produce un arreglo muy

arbol-puebla

EJE 2



EJE 1

FIG. II. _ ANALISIS DE COMPONENTES PRINCIPALES ARBOLES
POR CENSOS

arbol-puebla

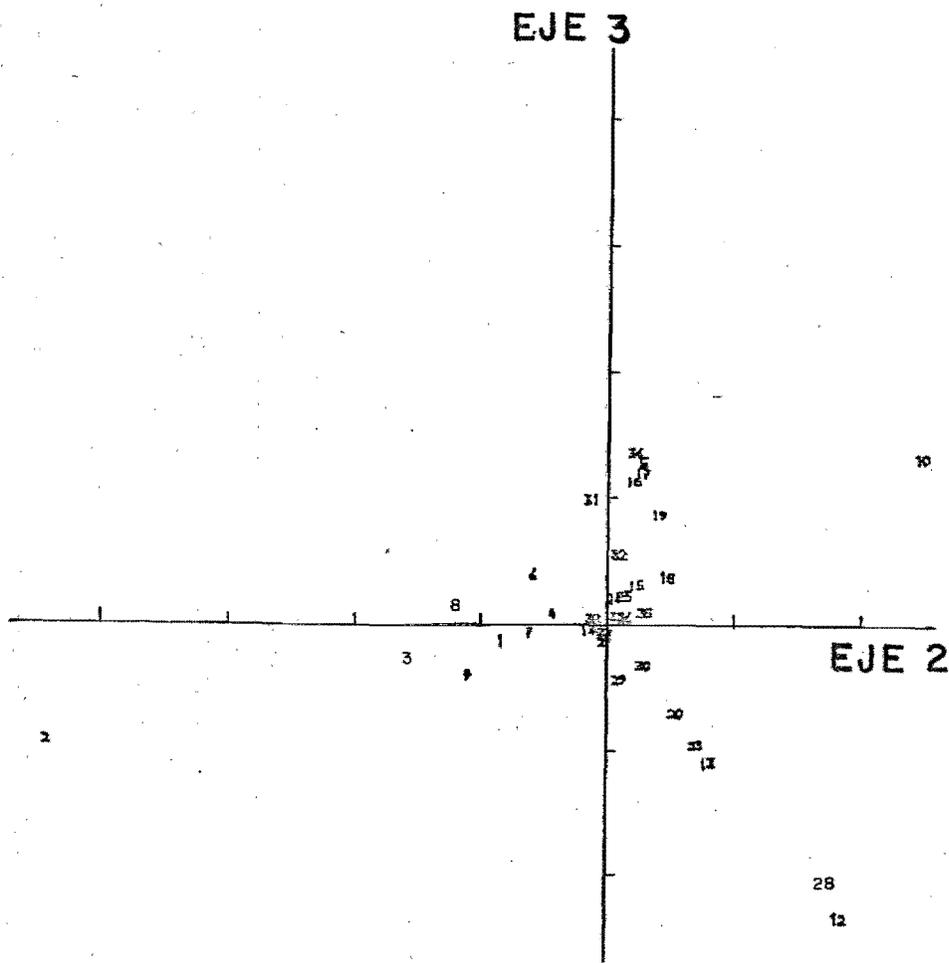


FIG. 12.— ANALISIS DE COMPONENTES PRINCIPALES ARBOLES POR CENSOS

significativo permitiéndonos ver la diferenciación de 3 grupos: el de Lysiloma, el de Cercidium y el de Acacia.

Eje 4 - En este eje (fig. 13) se produce una separación de 5 censos (1, 2, 10, 19, 32) del resto por la dominancia de Ceiba parvifolia. Esta separación no parece tener gran significado ya que esta especie, característicamente forma parte de las comunidades de selva baja caducifolia.

Eje 5 - La diferenciación producida (fig. 14) se debe a que detecta el censo 1 como fundamentalmente diferente de los demás. Este hecho lo había señalado también el análisis de promediación recíproca pero separando conjuntamente al censo 37, lo cual no sucede en este análisis. Sin embargo, parece corroborarse un hecho: el censo 1 posee una individualidad característica que parece no encajar en ningún grupo como tal. Nuevamente las especies a las que este eje da importancia son las que ya se habían señalado como únicas de este censo: Zanthoxylum sp., Cedrela oaxacensis, Bursera simaruba y además a Acacia subangulata, que no se presenta en este censo solamente, sino que su dominancia aquí es muy importante.

Un aspecto interesante de este análisis para los datos de arbustos, que como habíamos señalado, no serán analizados en detalle, es que la combinación del EJE 1 - 4 (fig. 15) nos produce una separación de censos que corrobora la individualidad del grupo de matorrales xerófilos de los suelos derivados de calizas que se establecen de Tehuacán hacia Tecamachalco, y que abarcan desde el censo 38 al 51. Sin embargo, se manifiesta el carácter transicional del censo 38, ya que no queda separado de igual forma que el resto por el eje 4, sino que es mezclado con otros censos que no caracterizan típicamente al matorral xerófilo.

Una cuestión que es interesante remarcar es que debido a la naturaleza cualitativa del CENOSIS 2 y cuantitativa del ACP hay una reubicación significativa de algunos

arbol-puebla

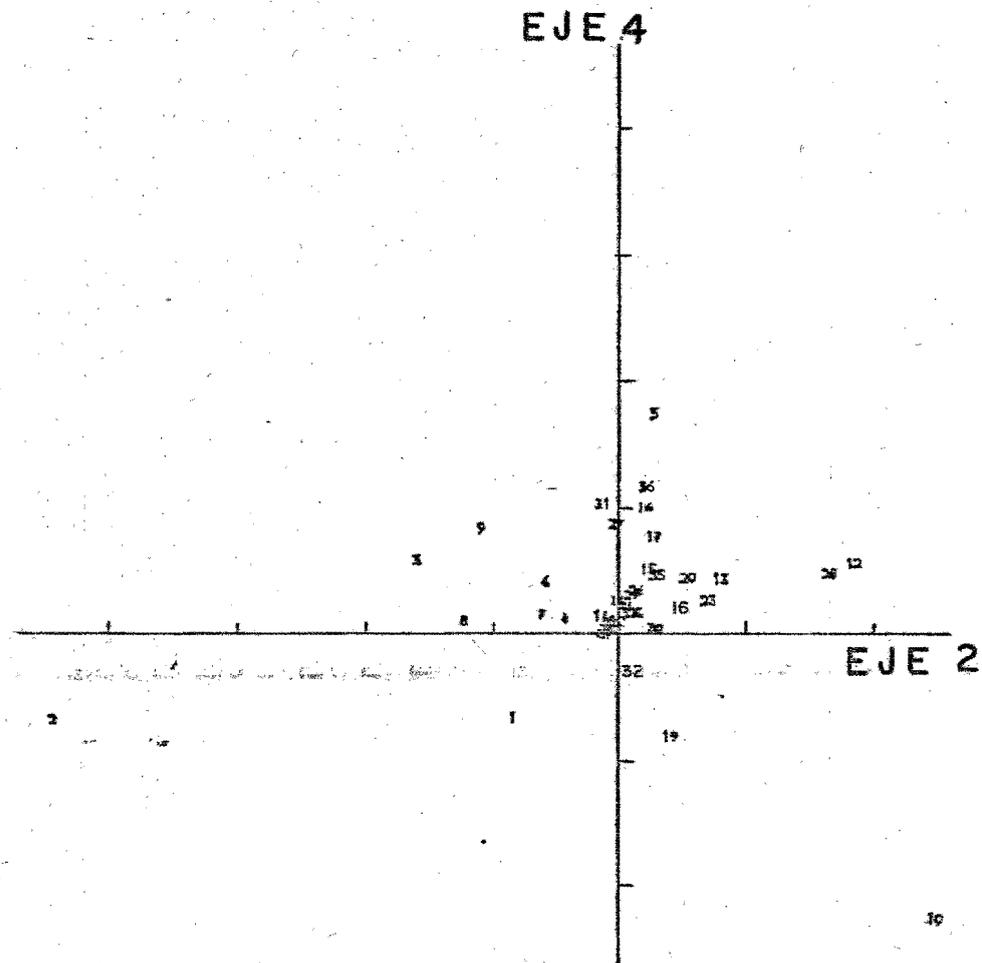


FIG. 13. ANALISIS DE COMPONENTES PRINCIPALES
ARBOLES POR CENSOS

arbol-puebla

EJE 5

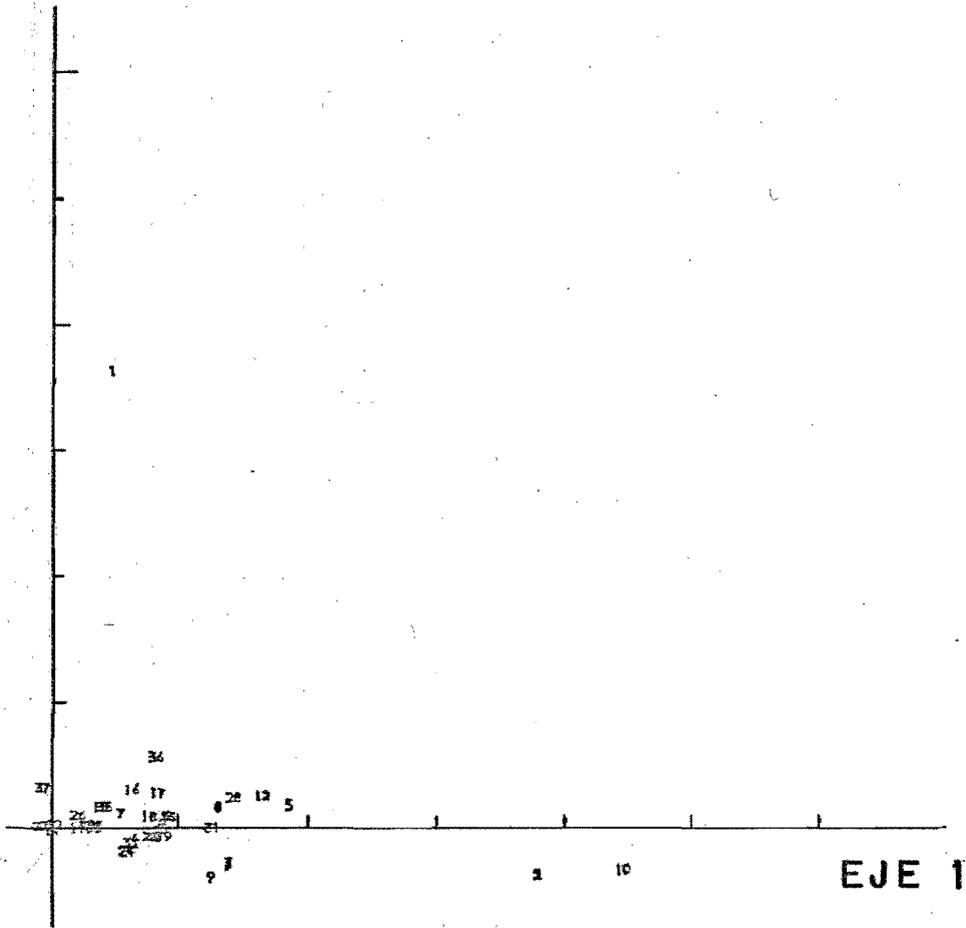


FIG. 14. ANALISIS DE COMPONENTES PRINCIPALES ARBOLES
POR CENSOS

arbustos-pue

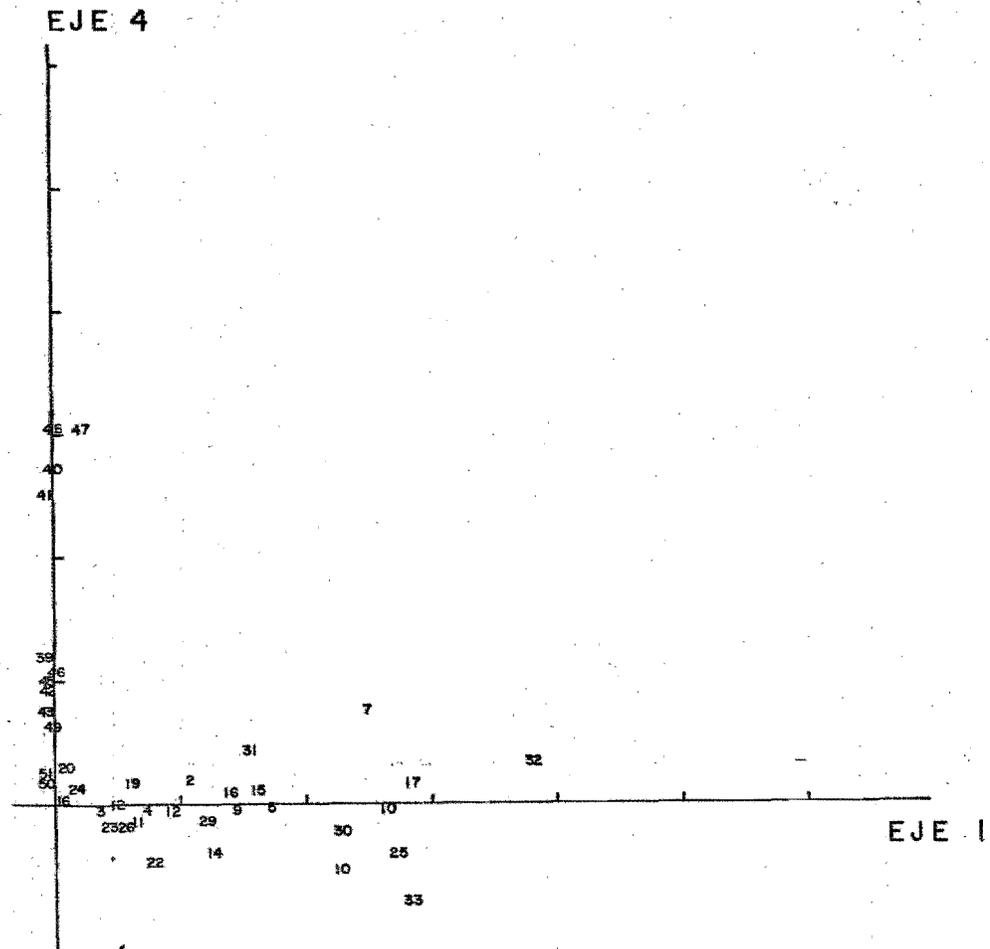


FIG. 15.— ANALISIS DE COMPONENTES PRINCIPALES
ARBUSTOS POR CENSOS

censos. Es decir, el ACP ubica por ejemplo al censo 10, no con el grupo de Lysiloma, sino que detecta la importancia en él de Acacia cochliacantha sugiriendo algún nivel de perturbación que no era detectado por CENOSIS 2. Lo mismo sucede con los censos que agrega al grupo de A. cochliacantha producido por la clasificación. Es decir, el análisis cuantitativo, en cierta medida, confiere ciertas posibilidades de análisis que no posee el método cualitativo.

Este método de análisis (ie.ACP) parece sufrir, aunque no tan acusadamente como la ordenación por promediación recíproca, de la heterogeneidad de las muestras ya que aunque sí discrimina a la mayoría de los censos, existen varios que no son separados por ningún eje.

6. Discusión.

6.1. Metodología.

La metodología de muestreo empleada en el presente trabajo, tal y como la plantean Cottam y Curtis (1956) probó ser sumamente eficiente y rápida para la obtención de datos fitosociológicos en el campo. Las ventajas señaladas por ellos en cuanto a su rapidez, requerimiento de menos equipo y flexibilidad en cuanto a que no existe la necesidad de ajustar el tamaño de muestra a la densidad particular del tipo de vegetación bajo estudio, probaron ser de mucha utilidad en el trabajo práctico, ya que debido a la longitud del transecto muestreado (210 km) y la variabilidad de las comunidades encontradas, otro tipo de metodología hubiera requerido de gran cantidad de tiempo invertido en el campo. Es claro que la metodología empleada está en función de los objetivos perseguidos.

Por otro lado, este método de muestreo no implica el establecimiento de límites de área a muestrear, lo cual elimina también posibilidades de error en cuanto a decidir si un individuo está o no dentro del cuadrante. Sin embargo Newsome y Dix (1968) mencionan dos limitaciones para la aplicación de este método de muestreo: a) que un individuo tiene que estar localizado en cada cuadrante y b) que un individuo no debe ser medido dos veces.

En cuanto al primer punto, problema que no se presentó en este trabajo, Warde y Petranka (1981) desarrollan un factor de corrección para los casos en que no se localiza un individuo dentro del cuadrante, superando así esa limitación. Utilizan también una metodología, en cierta manera similar a la utilizada en el presente trabajo, ya que muestrean puntos equidistantes sobre líneas establecidas en intervalos predeterminados. El segundo punto sí presentó un problema que no se pudo resolver satisfactoriamente. Esto se debió fundamentalmente a

que la distancia predeterminada de 3 metros entre cada punto de muestreo no permitió salvar este obstáculo en casos en que la comunidad había estado sujeta a cierta perturbación, produciendo un mayor espaciamiento de los elementos del estrato arborescente y propiciando que un mismo individuo se registrara más de una vez. Este problema trajo como consecuencia la sobrestimación de los valores reales de las variables cuantificadas para ciertas especies, hecho que se pudo reflejar en los análisis cuantitativos, sobre todo en el análisis de componentes principales en los censos 2 y 10 donde el efecto si fue notable. Hay que señalar que este problema no se presentó en el muestreo del estrato arbustivo.

Una cuestión interesante y digna de mencionarse es que, a pesar que ya desde el trabajo de Cottam y Curtis (1956) se señalaban las ventajas de este método de muestreo, (y como principal desventaja la falta de familiaridad con él), la literatura no arroja gran número de trabajos realizados utilizando este método hasta la fecha. Hecho curioso que se verifica en el trabajo de Warde y Petranka (1981), en el cual se hace alusión a las ventajas del método y su funcionalidad y, sin embargo, al revisar la bibliografía citada, son escasos los trabajos en los que se ha empleado con anterioridad. Se puede decir que a pesar de esto, juzgando por los trabajos de vegetación presentados en el VIII Congreso Mexicano de Botánica (1981), este método de muestreo está siendo utilizado ya con cierta frecuencia en México.

6.2. El Clima y la Vegetación.

De los datos obtenidos para el clima y su posible correlación con variaciones en la vegetación hay que señalar varios puntos. Un primer punto a considerar es el hecho que no hay una relación clara entre la variación de la altitud y la precipitación (tabla 1), mientras que para la temperatura si se presenta una relación inversa clara: a mayor altitud menor temperatura media. Si consideramos el cociente de la precipitación y la temperatura como una indicación de la humedad del ambiente, se ob

serva que el valor del cociente aumenta en sentido sureste-noroeste, es decir, se hace mayor hacia Tehuacán y Tecamachalco; y pensando que existe una relación directa entre la temperatura y la eficiencia de la precipitación se calculó el índice de eficiencia de precipitación (Thornthwaite, 1948) para tres estaciones: a) Cuicatlán a 545 msnm, b) Teotitlán del Camino a 1,050 msnm y c) Tehuacán a 1676 msnm. Se obtuvieron los siguientes resultados:

- a) Cuicatlán = 4558.6
- b) Teotitlán = 5011.70
- c) Tehuacán = 6857.45

Se observa que la eficiencia de la precipitación aumenta conforme aumenta la altitud y se acerca uno a Tehuacán, sugiriendo mayor humedad ambiental en la parte noroeste del valle. Esto haría pensar que si la precipitación y temperatura medias mensuales y anuales controlan los patrones de variación de la vegetación esperaríamos encontrar la vegetación de mayor talla y cobertura de la zona de estudio (selva baja caducifolia) en la parte noroeste, que es la más húmeda (Tehuacán, Tecamachalco) y la vegetación de menor talla y cobertura de la zona (matorral xerófilo) hacia la parte sureste, que es la más seca (Cuicatlán, Dominguillo). Sin embargo, los datos de campo muestran que sucede lo contrario: la selva baja se distribuye desde el sur de Cuicatlán hasta algunos kms antes de Tehuacán (como límite noroeste), a partir de donde se presenta una transición hacia los matorrales xerófilos que se distribuyen desde los alrededores de Tehuacán hasta Tecamachalco. Estos resultados nos indican que la precipitación y temperatura media (mensual y anual) no son factores determinantes en los patrones de variación de la vegetación de la zona de estudio. Habría que buscar entonces, otras variables del clima que pudieran ejercer alguna influencia en la variación de la vegetación: temperatura y precipitación mínimas y máximas, frecuencia de días con lluvia, etc. o variables ecológicas de otro tipo como suelo y sustrato.

Con respecto a la influencia de las temperaturas mínimas extremas se sabe que la temperatura mínima de 0°C es un factor de suma importancia como barrera para la colonización por árboles y otras perennes en el Valle de Tehuacán (Byers, 1967). Si además consideramos que Rzedowski (1978) postula que el bosque tropical caducifolio se distribuye en áreas donde la temperatura mínima es superior a los 0°C, concuerda con el límite de distribución encontrado en el valle para este tipo de vegetación, ya que de acuerdo con el mapa de temperaturas mínimas (fig. 16), la isolínea de 0°C se localiza aproximadamente en el área que se considera, en el presente trabajo, como límite de distribución para esta comunidad.

Por otro lado, Yeaton y Cody (1979), encuentran que las temperaturas de congelamiento imponen severas restricciones para la distribución de cactáceas columnares en el desierto de Sonora. Este resultado parece indicar que la distribución de Stenocereus weberi podría estar afectada por la temperatura mínima extrema de 0°C que se presenta en los límites aproximados de distribución de esta especie en el área de estudio: de 8 a 12 km al sur de Tehuacán.

De esta forma la temperatura mínima sí parece ser importante en la determinación de los patrones de variación de la vegetación del valle, pero sólo en el momento en que se puedan correlacionar los efectos de diversos factores tanto climatológicos, edafológicos, geológicos y biológicos se podrá tener un cuadro completo de las causas de dichos patrones de variación.

Otra consideración importante es que los análisis de ordenación no produjeron ningún arreglo interpretable como algún gradiente climático, como se hubiera esperado, en particular, del de promediación recíproca, ya que es el método vinculado más estrechamente con el análisis de gradientes.

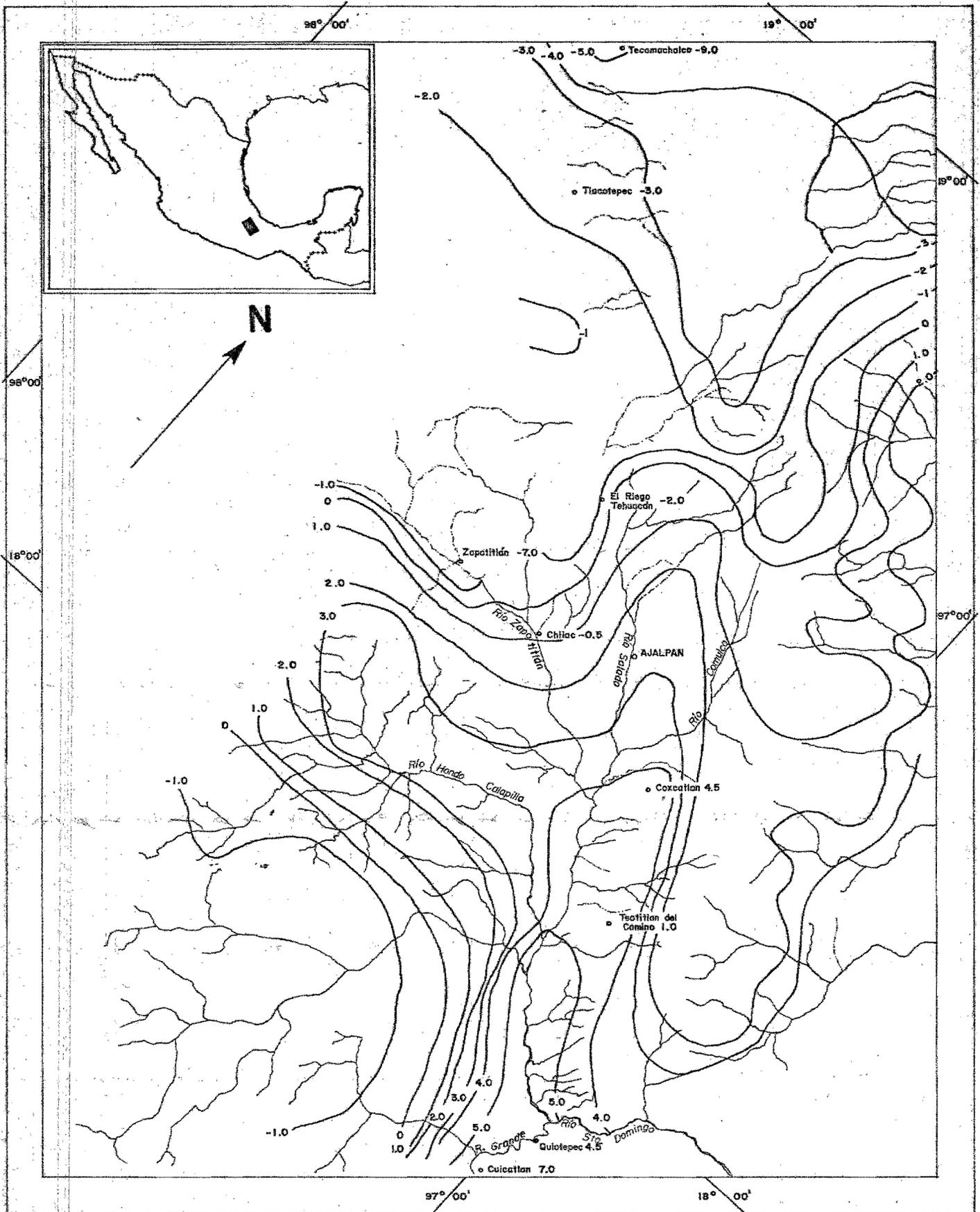


FIG. 16.- TEMPERATURAS MINIMAS

(Tomado de Byers, 1967)

6.3. Resultados.

Como se mencionó en la metodología, los valores de densidad, cobertura, frecuencia y dominancia calculados fueron valores absolutos y no relativos. En este sentido, este criterio se apegó al de Goodall (1970), que establece que los valores relativos solo tienen sentido en medidas de cobertura o área basal como índices aproximados de biomasa. Los valores de densidad relativa y de frecuencia relativa no tienen sentido ya que, como el mismo autor plantea, los individuos de especies diferentes no son comparables. Tomado esto en cuenta, los análisis cuantitativos se realizaron con un índice de dominancia que es el producto de la densidad por la cobertura promedio de cada especie (Mueller-Dombois y Ellenberg, 1974). Sin embargo, hay que considerar que Cottam y Curtis (1956) mencionan que utilizar valores de densidad y de cobertura por separado pueden producir resultados más confiables, ya que los errores de cada uno no se multiplican, cosa que sería interesante llevar a cabo con fines comparativos.

Aunque con los datos obtenidos no es posible hacer una afirmación categórica, la importancia dada a Stenocereus weberi en el análisis de clasificación permitió hacer una exploración un poco más objetiva en cuanto a su presencia en relación con factores de perturbación o de escasa pendiente, pudiéndose así establecer una hipótesis que dado un estudio un poco más fino se podría poner a prueba y determinar la certeza de las afirmaciones de Miranda (1948) en cuanto a que los factores de intervención humana favorecen el establecimiento de esta especie.

Es interesante notar también que Rzedowski (1978) en su tratamiento del bosque tropical caducifolio citando a Miranda propone que en la perturbación de esta comunidad se produce una sucesión de comunidades que pasa por un período dominado por Acacia cochliacantha que evoluciona hacia un bosque de Ipomoea wolcottiana y que con el tiempo se transforma en comunidad clímax. En el trabajo realizado aparecieron censos dominados por ambas especies y en algunos casos

por ambas en la misma muestra. Esto podría sugerir que en tales sitios que característicamente se consideran perturbados, se esté llevando a cabo dicho fenómeno sucesional. Sería interesante en estos casos, poder seguir el patrón de variación a través del tiempo para verificar los cambios que están ocurriendo en este tipo de comunidades y poder implementar una teoría más objetiva y fundada sobre este tipo de fenómenos en zonas semiáridas. La presencia de censos con estas especies fue evidenciada tanto por el método de CENOSIS 2 como por el de promediación recíproca cualitativa con ciertas diferencias que ponen de manifiesto su potencial complementaridad en el estudio de la vegetación. Si a este hecho agregamos que las comunidades dominadas por Ipomoea wolcottiana presentan un porcentaje de elementos espinosos bastante por debajo de las comunidades dominadas por Acacia cochliacantha (excepción hecha del censo 31 que, como ya se había señalado, aunque presenta A. cochliacantha como dominante, no corresponde a las comunidades característicamente perturbadas) y que, las comunidades consideradas como bosque tropical caducifolio, como el grupo de Lysiloma, presentan porcentajes aún más bajos, podríamos pensar que sí existe tal fenómeno sucesional. Recordaremos que Rzedowski (1978) plantea que, en condiciones no perturbadas, el elemento espinoso no tiene mucha importancia en el bosque tropical caducifolio. En un contexto ecológico, el aumento de elementos espinosos con la perturbación podría deberse a una respuesta al ambiente más seco que se produce como resultado de dicha perturbación, provocando el establecimiento de plantas espinosas con mayor adaptación al xerofitismo. En un contexto de manejo, se podría pensar en el aumento de especies espinosas, indeseables desde el punto de vista ganadero, como resultado de un sobrepastoreo de ciertas comunidades. De cualquier forma, los resultados de este trabajo concuerdan con el planteamiento de Rzedowski (op. cit.) citado anteriormente.

Tanto el análisis de clasificación como el de componentes principales detectaron la existencia de una comunidad de selva baja caducifolia cuya especie característica es Lysiloma microphylla y que se encuentra en el extremo sureste del área muestreada en las inmediaciones de Cuicatlán y Dominguillo. Los análisis nos sugieren que en valle de Tehuacán-Cuicatlán existe una selva baja caducifolia con dos asociaciones muy características. Una sería el grupo mencionado y la otra sería la dominada básicamente por Bursera spp y Cyrtocarpa procera, más al norte de esta zona. Un grupo de censos registrados para la selva baja caducifolia está localizado sobre suelos yesosos, lo cual parecería indicar que, aunque estos suelos son de suma importancia en la producción de endemismos y en la distribución de las especies (Turner y Powell, 1979), el elemento arbóreo no es particularmente sensible a esta condición edáfica. Para el elemento arbustivo si resultó significativo el hecho que en uno de estos censos con suelos yesosos apareció lo que se había mencionado como un nuevo género de la familia Acanthaceae, que, hasta donde sabemos por la existencia de otras colectas, es endémica de este tipo de suelos.

Rzedowski (1978), al referirse a las tetecheras menciona que estas agrupaciones en ocasiones son tan densas que impidan la coexistencia de árboles altos. En relación a esta aseveración, el CENOSIS mostró una cuestión interesante: los censos que se pueden categorizar como tetecheras y cardonales están definidos por la ausencia característica de Bursera submoniliformis (fig. 5). Esta especie es un árbol que en general presenta una cobertura muy amplia y su copa es muy abierta, y ésta podría ser la razón que no la encontremos formando parte de dichas comunidades. Aunque sería interesante explorar con detalle las relaciones de competencia que ocurren en las tetecheras, y verificar si este tipo de interacciones bióticas acaban por impedir el establecimiento de ciertas especies como B. submoniliformis. Esto iría contra lo tradicionalmente aceptado en cuanto que la competencia interespecífica no es un factor limitante en las zonas áridas y semiáridas, sino que son el clima y el suelo los factores relevantes en cuan-

to a su efecto sobre las probabilidades de sobrevivencia de una especie (McGinnies, 1968).

Las comunidades característicamente perturbadas, con Acacia cochliacantha, fueron detectadas tanto por CENOSIS y, con un poco más de detalle, por A C P . La presencia de esta especie junto con Stenocereus weberi y Escontria chiotilla manifiestan de una manera un poco más clara lo aseverado por Miranda (1948) y Rzedowski (1978) en cuanto a que la influencia humana es fundamental para el establecimiento de estas especies. Solo estudios mas finos de su biología nos permitirían establecer este hecho en forma más definitiva.

Se puede decir que la variación de la vegetación en la zona de estudio responde, no sólo a una interrelación de factores ambientales (clima, suelo, sustrato), sino que también, de manera muy importante, a la perturbación humana, que afecta, fuertemente, la estructura y composición de las comunidades. Todos estos factores son responsables de que la vegetación se presente al análisis, no como una serie de comunidades arregladas en un gradiente interpretable, sino más bien, como diferentes-tipos de vegetación que forman un mosaico, y en este sentido, habría que coincidir con McGinnies(1968) en que la vegetación de una zona árida o semiárida está formada por un mosaico de microbiótopos.

Considerando de una manera general los alcances de cada uno de los métodos de análisis utilizados en cuanto a la información que brindaron, el método que proporcionó más herramientas para el análisis fue el de clasificación (CENOSIS 2), seguido del de ordenación por componentes principales y por último el de promediación recíproca. Los propios resultados sugieren que la heterogeneidad del total de censos fue muy grande ya que los ejes de ordenación se centraron sobre la detección de la heterogeneidad de un número reducido de censos, sobre todo en el caso de la promediación recíproca. Este problema con respecto a la heterogeneidad de los datos ha sido

abordado por diversos autores (Lambert y Dale, 1964; Greig-Smith et al., 1967; Beals, 1973; Goodall, 1978) quienes concluyen que cuando existe un nivel alto de variación vegetacional el método de clasificación proporciona un arreglo más satisfactorio que la ordenación. Kershaw (1975) propone, asimismo, que, para mejorar la ordenación, se eliminan del análisis las especies menos abundantes o las más raras. Los mismos autores postulan que la ordenación se debe aplicar solo cuando existen grupos con una composición bastante similar, es decir, un nivel bajo de variación vegetacional.

Con respecto al problema de la heterogeneidad de los datos, el presente trabajo tiene resultados bastante claros: los tres métodos de análisis coincidieron en señalar la individualidad del censo 1 y, en particular el CENOSIS 2 y la promediación recíproca, también señalaron la individualidad marcada de los censos 36 y 37. Los 3 censos corresponden a los ex-remos del área muestreada para el estrato arborescente, lo cual nos indica que se introdujo una dosis de variación vegetacional, que trajo como consecuencia que los métodos de análisis no mostraran, con la claridad deseada, las relaciones entre los censos. En este contexto, hubiera sido muy provechoso poder correr los datos eliminando dichos censos, así como eliminar el censo 2 y el 10 para el caso particular del análisis de componentes principales, que los detectó como casos aislado desde el punto de vista cuantitativo.

En lo referente al análisis mediante el uso de datos cualitativos o cuantitativos, Lambert y Dale (1964) postulan que la medición cuantitativa debe reservarse para trabajo detallado y no para una primera exploración de la vegetación. El presente trabajo constituye de hecho, la exploración primaria de la vegetación de la zona de estudio y cumple con lo que los autores citados arriba plantean como función de una exploración primaria: establecer un patrón general de la vegetación del área con el propósito de generar hipótesis en cuantitativo.

to a la relación entre las plantas y el ambiente. La exploración del medio ambiente para detectar diferencias que conlleven al establecimiento de comunidades de diferente composición debe ser cuidadosa. En este sentido, Austin (1968) plantea que una manera satisfactoria de analizar y describir la variación vegetacional y su relación con las variables ambientales, la ofrece la aplicación del análisis de componentes principales a dichas variables cuantificadas. Se puede, de esta forma, correlacionar más objetivamente la variación vegetacional con la variación ambiental. El trabajo de Newnham (1968) es un ejemplo satisfactorio de este enfoque, ya que él aplicó el análisis de componentes principales a datos climatológicos: 19 variables de 70 estaciones meteorológicas, permitiéndole encontrar correlaciones entre el clima y la distribución de algunas especies de los bosques del Canadá.

En la realización de este trabajo se puso de manifiesto lo que era señalado en la introducción del mismo: la clasificación y la ordenación no son métodos opuestos sino que son complementarios. De hecho Greig-Smith et al. (1967) sugieren que la ordenación puede indicar la necesidad de reubicar censos que han sido mal agrupados en la clasificación como lo indicó el ACP en este trabajo con respecto, por ejemplo, al censo 10. Los mismos autores sugieren también que la utilización de la ordenación como una revisión de la clasificación y una extensión de ella es potencialmente valiosa.

En general, se puede decir, que aunque se ha hecho patente la necesidad de contar con un levantamiento de datos ambientales lo más completo posible para establecer correlaciones objetivas entre la vegetación y el ambiente, los métodos de análisis empleados han probado ser herramientas de enorme utilidad para el entendimiento de la variación de la cubierta vegetal. Es necesario recalcar que a través del uso cada vez más eficiente de estas técnicas de análisis se podrá llegar a entender más profundamente la dinámica de las comunidades vegetales.

Es, con esta idea en mente, que a continuación se sugieren algunas modificaciones y extensiones del presente trabajo:

a) En cuanto al método de muestreo sería necesario agrandar la distancia entre los puntos de muestreo con el fin de evitar la sobreestimación de especies. Para esto habría que evaluar la efectividad de diferentes distancias en el campo.

b) Sería conveniente intensificar los muestreos haciéndolos, quizá cada km., para áreas que se consideren de importancia y con esto, tener un mayor número de censos que permitan la realización de análisis más finos como por ejemplo en la zona que abarca el grupo de Lysiloma. Esto implicaría hacer un muestreo estratificado y con base en criterios a priori.

c) Se ha hecho patente la necesidad de tomar muestras de suelo ya que su textura tiene una influencia muy importante en la vegetación (Noy Meir, 1974), así como determinar el sustrato y hacer mediciones de ángulos de pendiente de manera precisa, para poder establecer correlaciones que sugieran el papel que juegan los factores ambientales en los patrones de variación de la vegetación. Idealmente se podrían hacer ordenaciones de factores del ambiente en el contexto ya señalado (Austin, 1968; Newnham, 1968).

d) Es preciso hacer los análisis con la eliminación de los censos más disímiles con el propósito de producir mejores clasificaciones y ordenaciones.

e) La realización de ordenaciones de los grupos producidos por la clasificación, tal y como lo proponen Greig-Smith et al. (1967), podría arrojar resultados muy interesantes.

f) Se hace necesaria la investigación en detalle de la biología de ciertas especies que parecen ser importantes en

las comunidades, como: Stenocereus weberi, Bursera submoniliformis, Lysiloma microphylla, etc. para que podamos entender mejor el funcionamiento de las comunidades.

7. Conclusiones

En cuanto a las conclusiones más importantes del presente trabajo tenemos:

a) La metodología utilizada probó ser eficiente para la obtención de datos fitosociológicos a gran escala;

b) Los patrones de variación de la vegetación de esta área parecen responder a una serie de factores de entre los cuales, la perturbación humana y la temperatura de congelamiento son muy importantes.

c) Las posibilidades que ofrece la utilización de métodos tanto de clasificación como de ordenación en un mismo estudio han comprobado ser extraordinarios.

d) Ambos métodos de análisis permiten elaborar hipótesis que sugieren líneas de investigación subsecuente.

Para finalizar se puede ofrecer un corolario pertinente en lo que respecta a este tipo de estudios citando a Austin (1968): "La vegetación es el mejor indicador del ambiente pero uno tiene que determinar qué tipo de ambiente indica. Ambos, la vegetación y el ambiente, son multivariados y como tales deben ser estudiados".

BIBLIOGRAFIA

Alvarez Sánchez, F., Carabias L., J., Meave del Castillo, J., Moreno-Casasola, P., Nava F., D. Rodríguez Z., F., Tovar G., C. Valiente B., A. (1981). Análisis cuantitativo de la vegetación del Pedregal de San Angel. VIII Congr. Mex. Bot., Resúmenes de Contr. Pers.: 331.

Anderson, D.J. (1965). Clasificación and ordination in vegetation science; controversy over a non-existent problem? J. Ecol. 53: 521-526.

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

Austin, M.P. (1968). An ordination study of a chalk grassland community. J. Ecol. 56: 739-757.

_____. (1972). Models and analysis of descriptive vegetation data. En Jeffers, J.N. (ed.). Mathematical models in ecology. Blackwell Scientific Publications. Oxford 61- 86.

Austin, M.P. & Orłoci, L. (1966). Geometric Models in Ecology II. An evaluation of some ordination techniques. J. Ecol. 54: 217-227.

Beals, E.W. (1973). Ordination: mathematical elegance and ecological naiveté. J. Ecol. 61: 23-35.

Bravo, H. H. (1930). Las Cactáceas de Tehuacán. Anales Inst. Biol. Univ. Nac. México, Serie Botánica 1: 87-124.

_____. (1931). Contribución al conocimiento de las cactáceas de Tehuacán. Tesis Profesional. UNAM. México: 51 pp.

_____. (1956). Iconografía de las cactáceas mexicanas: Neobuxbaumia tetetzo. Cact. Suc. Mex. 1 (1): 15-16.

- _____. (1960). Una visita a Zapotitlán de las Salinas y regiones cercanas a Tehuacán, Pue. I Congr. Mex. Bot. Guía de la Excursión.
- _____. (1978). Las Cactáceas de México. - Vol. I. UNAM. México: 743 pp.
- Bray, J.R. & Curtis, J.T. (1957). An ordination of the upland forest communities of southern Wisconsin. Ecol. Monogr. 27: 325-349.
- Brown, R.T. & Curtis, J.T. (1952). The upland conifer-hardwood forests of northern Wisconsin. Ecol. Monogr. 22: 217-234.
- Brunet, J. (1967). Geologic Studies. En: Byers, D.S. (ed.). The Prehistory of the Tehuacan Valley. Vol. I. Environment and Subsistence. University of Texas Press. Austin: 66-90.
- Byers, D.S. (1967). Climate and Hydrology. En: Byers, D.S. (ed.). The Prehistory of the Tehuacan Valley. Vol. 1. Environment and Subsistence. University of Texas Press. Austin: 48-65.
- Cottam, G. & Curtis, J.T. (1956). The use of distance measures in phytosociological sampling. Ecology 37: 451-460.
- _____, Goff., F.G. & Whittaker, R.H. (1973). Wisconsin comparative ordination. En: Whittaker, R.H. (ed.). Ordination and Classification of Communities. Dr. W. Junk b.v. Publ. The Hague: 193-221.
- COTECOCA. (1978). Puebla y Tlaxaca. SARH. México: 164 pp.
- _____. (1980). Oaxaca. Tomo I y II. SARH. México: 295 pp.
- Cox, G.W. (1980). Laboratory manual of General Ecology. Wm. C. Brown Co. Publ. Dubuque, Iowa: 46-54.
- Curtis, J.T. (1955). A prairie continuum in Wisconsin. Ecology 36: 558-566.

- _____ & McIntosh, R.P. (1951). An upland forest continuum in the prairie - forest border region of Wisconsin. *Ecology* 32: 476-496.
- Dagnelie, P. (1960). Contribution à l'étude des communautés végétales par l'analyse factorielle. En: Kershaw, K.A. (1975). *Quantitative and Dynamic Plant Ecology*. Edward Arnold. London: 215.
- Equihua, M. & Ezcurra, E. (1981). Un nuevo método para analizar y clasificar censos de vegetación. VIII Congr. Mex. Bot., Resúmenes de Contr. Pers.: 330-331.
- _____, Ezcurra, E. & López Portillo, J. (1981). Sierra del Pinacate, Son.: Vegetación y sus relaciones con la geomorfología. VIII Congr. Mex. Bot., Resúmenes de Contr. pers.: 332.
- Espejel, I. & Rodríguez, F. (1981). Sinecología de la vegetación de dunas costeras en Sisal, Yucatán. VIII Congr. Mex. Bot., Resúmenes de Contr. Pers.: 333-334.
- Ezcurra, E. (1978). Principal components analysis of the understory vegetation at Treborth Woods: the effect of data transformations. M. Sc. Thesis. University of Wales.
- _____. (1981). La respuesta de la vegetación al medio: análisis de la concordancia entre la teoría y los datos. VIII Congr. Mex. Bot., Resúmenes de Contr. Pers.: 329.
- García, E. (1973). Modificaciones al Sistema de Clasificación Climática de Köppen. Instituto de Geografía. U.N.A.M. México: 246 pp.
- _____. (1978). Apuntes de Climatología. Instituto de Geografía. U.N.A.M. México: 153 pp.

- Gauch, H.G. & Whittaker, R.H. (1972). Comparison of ordination techniques. *Ecology* 53: 868-875.
- Gittins, R. (1965). Multivariate approaches to a limestone grassland community I. A stand ordination. *J. Ecol.* 53: 385-401.
- González M. F., & Chiang, F. (1981). Flora y vegetación de la zona semiárida poblana. VIII Congr. Mex. Bot., Resúmenes de Contr. Pers.: 352.
- Goodall, D.W. (1953). Objective methods for the classification of vegetation. I. The use of positive interspecific correlation. *Austral. J. Bot.* 1:39-63.
- _____. (1954). Objective methods for the classification of vegetation. III. An essay in the use of factor analysis. *Austral. J. Bot.* 2: 304-324.
- _____. (1970). Statistical plant ecology. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 1: 99-124.
- _____. (1978). Numerical classification. En: Whittaker, R. H. (ed.). *Classification of Plant Communities*. Dr. W. Junk b.v. Publ. The Hague: 247-286.
- Goytia J., M.A. & Granados S., D. (1981). Estudio florístico-sinecológico del Valle de Tehuacán, Pue. VIII Congr. Mex. Bot., Resúmenes de Contr. Pers.: 178.
- Greig-Smith, P., Austin, M.P. & Whitmore, T.C. (1967). The application of quantitative methods to vegetation survey. I. Association analysis and principal component ordination of rain forest. *J. Ecol.* 55: 483-503.

- Groenewoud, H. van. (1965). An analysis and classification of white spruce communities in relation to certain habitat features. *Canad. J. Bot.* 43: 1025-1036.
- Guizar, N.E. & Granados S. D. (1981). Estudio sinicológico de la vegetación del Municipio de Tejupilco, Edo. de México. VIII Congr. Mex. Bot., Resúmenes Contr. Pers.: 335.
- Hill, M.O. (1973). Reciprocal averaging: an eigenvector method of ordination. *J. Ecol.* 61: 237-244.
- Kassas, M. (1953). Habitat and plant communities in the Egyptian Desert. II. The features of a desert community. *J. Ecol.* 41: 248-256.
- Kershaw, K. A. (1968). Classification and ordination of Nigerian savanna vegetation. *J. Ecol.* 56: 467-482.
- _____. (1975). *Quantitative and Dynamic Plant Ecology*. Edward Arnold. London: 308 pp.
- Lambert, J.M. & Dale, M.B. (1964). The use of statistics in phytosociology. *Advances Ecol. Res.* 2:59-99.
- Lambert, J.M. & Williams, W.T. (1966). Multivariate methods in plant ecology. VI Comparison of information-analysis and association-analysis. *J. Ecol.* 54: 634-664.
- Ledezma M., A.R. (1979). Tipos de Vegetación y algunas características ecológicas en que se desarrolla en los Municipios de Caltepec y Zapotitlán Salinas, Puebla, México. Tesis Profesional. Universidad Autónoma de Nuevo León.
- López Ramos, E. (1974). Carta Geológica del Estado de Oaxaca. Instituto de Geología. UNAM. México.
- _____. (1979). Carta Geológica de los estados de Tlaxcala y Puebla. Instituto de Geología UNAM. México.

- Maarel, E. van der (1969). On the use of ordination models in phytosociology. *Vegetatio* 19:21-46.
- Martínez, M. (1948). Algunas observaciones relativas a la flora de Cuicatlán, Oax. *Anales Inst. Biol. Univ. Nac. México, Serie Botánica* 19: 365-391.
- McGinnies, W.G. (1968). Vegetation of desert environments. En: McGinnies, W.G. Goldman, B.J. & Paylore, P. (eds.). *Deserts of the World: An Appraisal of Research into their Physical and Biological Environments*. The University of Arizona Press, Tucson: 281-566.
- McIntosh, R.P. (1967) The continuum concept of vegetation. *Bot. Rev.* 33: 130-187.
- _____ . (1978). Editor's comments on Papers 12 through 17. En: McIntosh, R.P. (1978). *Phytosociology*. Dowden, Hutchinson and Ross, Inc. Stroudsburg. Penn.:226-233.
- Meyrán, J. (1980). *Guía Botánica de Cactáceas y otras Suculentas del Valle de Tehuacán*. Soc. Mex. Cact.: 50 pp.
- Miranda, F. (1948). Datos sobre la vegetación en la Cuenca Alta del Papaloapan. *Anales Inst. Biol. Univ. Nac. México, Serie Botánica* 19: 333-364.
- _____ . (1955). Formas de vida vegetales y el problema de la delimitación de las zonas áridas de México. En: *Mesas redondas sobre problemas de las zonas áridas de México*. Edic. Inst. Mex. Rec. Nat. Renov. México, D.F.:85-119.

- _____ . y Hernández X., E. (1963). Los tipos de vegetación de México y su clasificación. Bol. Soc. Bot. México 28:29-178.
- Moreno-Casasola, P. Maarel, E. van der, Castillo, S., Pisanty, I. Huesca, M.L. (1981). Vegetación de las dunas del Morro de la Mancha. VIII Congr. Mex. Bot., Resúmenes de Contr. Pers.: 332-333.
- Mueller-Dombois, D. and Ellenberg, H. (1974). Aims and Methods of Vegetation Ecology. John Wiley and Sons, Inc. New York: 547 pp.
- Newnham, R.M. (1968). A classification of climate by principal component analysis and its relationship to tree species distribution. En: Kershaw, K.A. (1975). Quantitative and Dynamic Plant Ecology. Edward Arnold. London: 224.
- Newsome, R.D. & Dix, R.L. (1968). The forests of the Cypress Hills, Alberta and Saskatchewan, Canada. Am. Midl. Nat. 80: 118-185.
- Noy Meir, I. (1970). Component analysis of semi-arid vegetation in southeastern Australia. En: Hill, M.O. (1973). Reciprocal averaging: an eigenvector method of ordination. J. Ecol. 61: 237-244.
- _____ . (1974). Multivariate analysis of the semiarid vegetation in southeastern Australia. II Vegetation catenae and environmental gradients. Austral. J. Bot. 22: 115-140.
- Orloci, L. (1966). Geometric models in ecology. I. The theory and application of some ordination methods. J. Ecol. 54: 193-215.

- Pemadasa, M.A. & Mueller-Dombois, D. (1979). An ordination study of montane grasslands of Sri Lanka. *J. Ecol.* 67: 1009-1023.
- Piñero, D., Sarukhán, J. & González, E. (1977). Estudios demográficos en plantas. *Astrocaryum mexicanum* Liebm. I. Estructura de las poblaciones. *Bol. Soc. Bot. México* 37: 69-118.
- Ramírez Cantú, D. (1948). Anotaciones generales sobre la vegetación acuática, ruderal y arvense de Cuicatlán, Oax. *Anales Inst. Biol. Univ. Nac. México, Serie Botánica* 19: 427-440.
- Raybutt, R. I. & Makarewicz, J.C. (1981). Multivariate analysis of the Lake Michigan phytoplankton community at Chicago. *Bull. Torrey Bot. Club*: 255-267.
- Rzedowski, J. (1978). *Vegetación de México*. Ed. Limusa. México: 431 pp.
- Smith, E.C. (1965). Flora, Tehuacan Valley. *Fieldiana, Bot.* 31: 101-143.
- Sobolev, L.N. & Utekhin, V.A. (1973). Russian (Ramensky) approaches to community systematization. En: Whittaker, R.H. (ed.). *Ordination and Classification of Communities*. Dr. W.Junk b.v. Publ. The Hague:76-103.
- Thorntwaite, W.C. (1948). Los climas de Norteamérica conforme a una nueva clasificación. *Sobretiro Rev. Ingeniería Hidráulica en México, S.R.H.*: 22 pp.
- Turkington, R. & Harper, J.L. (1979). The growth, distribution and neighbour relationships of *Trifolium repens* in a permanent pasture. I. Ordination, patterns and contact. *J. Ecol.* 67: 201-218.

- Turner, B.L. & Powell, A.M. (1979). Deserts, gypsum and endemism. En: Goodin, J.R. & Northington D.K. (eds.). Arid Land Plant Resources. Texas Tech Univ. Press: 96-116.
- Warde, W. & Petranka, J.W. (1981). A correction factor table for missing point-center quarter data. Ecology 62: 491-494.
- Webb L.J., Tracey, J.G., Williams, W.T. & Lance, G.N. (1967). Studies in the numerical analysis of complex rain-forest communities. I. A comparison of methods applicable to site/species data. J. Ecol. 55: 171-191.
- Whittaker, R.H. (1970). The population structure of vegetation. En: McIntosh, R.P. (ed.). Phytosociology. Dowden, Hutchinson & Ross., Inc. Stroudsburg, Penn.: 360-380.
- _____. (1975). Communities and Ecosystems. Macmillan Publ. Co. Inc. New York: 385 pp.
- _____. (1978). Approaches to classifying vegetation. En: Whittaker, R.H. (ed.). Classification of Plant Communities. Dr. W. Junk b.v. Publ. The Hague: 3-31.
- _____. & Gauch, A.G. (1973). Evaluation of ordination techniques. En: Whittaker, R.H. (ed.). Ordination and classification of Communities. Dr. W. Junk b.v. Publ. The Hague: 287-321.
- _____. & Niering, W.A. (1965). Vegetation of the Santa Catalina Mountains, Arizona. II. A gradient analysis of the South slope. Ecology 46: 429-452.
- Williams, W.T. & Lambert, J.M. (1959). Multivariate methods in plant ecology. I. Association-analysis in plant communities. J. Ecol. 47: 83-101.
- _____. & _____. (1961). Multivariate methods in plant ecology. III. Inverse association-analysis. J. Ecol. 49: 717-729.

- ., _____ . & Lance, G.N. (1966). Multivariate methods in plant ecology. V. Similarity-analysis and information-analysis. J. Ecol. 54: 427-445.
- Yarranton, G.A. (1967). Principal component analysis of data from saxicolous bryophyte vegetation at Steps Bridge, Devon. I. A quantitative assessment of variation in vegetation. Canad. J. Bot. 45: 93-116.
- Yeaton, R.I. & Cody, M.L. (1979). The distribution of cacti along environmental gradients in the Sonoran and Mohave deserts. J. Ecol. 67: 529-541.
- Zar, J.H. (1974). Biostatistical analysis. Prentice-Hall, Inc. Englewood Cliffs, N.J.: 41-69.
- Zavala H., J.A. (1980). Estudios ecológicos en el valle semi-árido de Zapotitlán de las Salinas, Puebla. Clasificación de la Vegetación. Tesis Profesional. Fac. Ciencias U.N.A.M.: 159 pp.

A P E N D I C E I

Lista Florística

(en orden alfabético por familia y especie)

ACANTHACEAE

Justicia aff. mexicana Rose

Ruellia californica (Rosé) I.M. Johnston

1 género nuevo

3 no identificadas

AGAVACEAE

Agave gilbeyi Hort. Hge. et Schmidt

Agave karwinskii Zucc.

Agave kerchovei Lem.

Agave macroantha Zucc.

Agave marmorata Roezl.

Agave verschaffeltii Lem.

Agave sp.

AMARANTHACEAE - Iresine discolor Greenm.

ANACARDIACEAE

Actinocheita filicina (Sessé et Moc.) Barkley

Cyrtocarpa procera H.B.K.

Pseudosmodingium multifolium Rose

APOCYNACEAE

Haplophyton cimidium A.D.C.

Plumeria mollis H.B.K.

BOMBACACEAE

Ceiba parvifolia Rose

Polaskia chichipe Backeberg

Stenocereus marginatus (De Candolle) Berger et Buxbaum

Stenocereus weberi (Coulter) Buxbaum

Stenocereus sp.

No identificada

CAPPARIDACEAE

Capparis incana H.B.K.

CELASTRACEAE

Wimmeria concolor Schlecht. et Cham.

Wimmeria microphylla Radlk.

COMPOSITAE

Brickelia veronicifolia (H.B.K.) Gray

Chrysactinia mexicana A. Gray

Dahlia coccinea Cav.

Dyssodia oaxacana Gréenn.

Eupatorium spinosarum A. Gray

Eupatorium sp.

Flaveria ramosissima Klatt

Flourensia laurifolia DC.

Gochnatia hypoleuca (DC.) Gray var. obtusata (Blake) Cabrera

Gymnosperma glutinosum (Spreng.) Less.

Montanoa mollissima Brongn. ex Groenl.

Montanoa tomentosa Cerv.

Parthenium tomentosum DC.

Perymenium mendezii DC.

Senecio praecox (Cav.) DC.

Stevia salicifolia Cav.

Trixis pringlei Robins.

Verbesina gracilipes Robins.

Viguiera dentata (Cav.) Spreng.

Viguiera grammatoglosa DC.

BORAGINACEAE

- Bourreria spathulata (Miers) Hemsl.
Cordia cylindrostachya Roem. et Schult.
Cordia pringlei Robinson
Heliothropium angiospermum Murr.

BROMELIACEAE

- Hechtia podantha
Hechtia spp.

BURSERACEAE

- Bursera aloexylon Engl.
Bursera aptera Ramírez
Bursera arida Standl.
Bursera biflora Rose
Bursera bipinnata Engl.
Bursera fagaroides Eng.
Bursera morelensis Ramírez
Bursera schlechtendalii Engl.
Bursera simaruba (L.) Sarg.
Bursera submoniliformis Engl.
Bursera sp.

CACTACEAE

- Cephalocereus chrysancanthus (Weber) Britton et Rose
Cephalocereus hopenstedtii (Weber) Schumann
Echinocactus grandis Rose
Escontria chiotilla (Weber) Rose
Myrtillocactus geometrizzans (Martius) Console
Myrtillocactus grandiareolatus Bravo
Myrocereus fulviceps (Weber) Back. ex Bravo
Neobuxbaumia tetetzo (Coulter) Backeberg
Opuntia macdougaliana Rose
Opuntia spp.
Pachycereus hollianus (Weber) Buxbaum

Wedelia hispida H.B.K.

Zaluzania grayana Robins. et Greenm.

Zaluzania montagnifolia (Sch. Bip.) Sch. Bip.

CONVOLVULACEAE

Ipomoea wolcottiana Rose

Jaquemontia nodiflora (Desr.) Don

DIOSPYRACEAE

Diospyros oaxacana Standl.

EPHEDRACEAE

Ephedra compacta Rose

ERYTHROXYLACEAE

Erythroxylum compactum Rose

EUPHORBIACEAE

Bernardia mexicana (Hook. et Arn.) Muell. Arg.

Cnidoscoulus urens (L.) Arthur

Croton fragilis H.B.K.

Croton morifolius Willd.

Croton rzedowski M.C. Johnston

Croton sp.

Ditaxis guatemalensis (Muell. Arg.) Pax et Hoffm.

Euphorbia antisiphilitica Zucc.

Euphorbia ocymoidea L.

Euphorbia schlechtendalii Boiss.

Jatropha dioica Cervant.

Jatropha neopauciflora Pax

Manihotoides pauciflora (T.S. Brandeg.) D.J. Rogers et S.G. Appan

Pedillanthus aphullus Boiss.

Stillingia sp.

FAGACEAE

Quercus aff. microphylla Née

FLACOURTIACEAE- Prockia crucis L.

FOUQUIERIACEAE

Fouquieria formosa H.B.K.

HERNANDIACEAE

Gyrocarpus americanus Jacq.

JULIANACEAE

Amphipterygium adstringens (Schlecht.) Schiede

LABIATAE

Salvia candicans Mart. et Gal.

Salvia sp.

LEGUMINOSAE

Acacia angustissima (Mill.) Kuntze

Acacia cochliacantha Humb. et Bonpl. ex Willd.

Acacia compacta Rose

Acacia coulteri Benth.

Acacia pennatula (Schlecht. et Cham.) Benth.

Acacia purpusii Brandeg.

Acacia subangulata Rose

Aeschynomene compacta Rose

Bauhinia sp.

Brongniartia mollicula Brandeg.

Caesalpinia melanadenia (Rose) Standl.

Calliandra eriphylla Benth.

Calliandra mollicula (Mart. et Gal.) Standl.

Cercidium plurifoliolatum Micheli

Coursetia seleri Harms.

Cracca mollis (H.B.K.) Benth. et Oerst.

Cracca sp.

Dalea carthagenensis (Jacq.) Macbr.

Dalea filiciformis Rob. et Greenm.

Dalea sp

Indigofera conzatti Rose

Leucaena pueblana Britt. et Rose

Lysiloma microphylla Benth.

Mimosa calcicola Rob.

Mimosa lacerata Rose

Mimosa mixtecana T.S. Brandeg.

Mimosa polyantha Benth.

Pithecellobium compactum Rose

Prosopis laevigata (Humb et. Bonp. ex Willd.) M.C. Johnston

Senna atomaria Irwin et Barneby

Senna holwayana Irwin et Barneby

Senna wislizeni var. pringlei (Rose) Irwin et Barneby

Sophora secundiflora (Ortega) Lag.

No identificada

LILIACEAE

Beaucarnea gracilis Lem.

Dasyilirion sp.

Yucca periculosa Baker

LOASACEAE - Mentzelia hispida Willd.

LOGANIACEAE - Plocosperma buxifolium Benth.

MALPIGHIACEAE

Echinopteris eglandulosa Small.

Lasiocarpus salicifolius Liebm.

Malpighia sp.

Mascagnia seleriana Loes.

MELIACEAE

Cedrela oaxacensis C.DC. et Rose

OLEACEAE

Forestiera rotundifolia (T.S. Brandeg.) Standl.

Fraxinus purpusii T.S. Brandeg.

OPILIACEAE:

Agonandra conzattii Standl.

PALMAE

Brahea dulcis J. Cooper

PTEROSTEMONACEAE

Pterostemon rotundifolius Ramírez

RHAMNACEAE

Ceanothus gregii A. Gray

Karwinskia humboldtiana Zucc.

Karwinskia mollis Schlecht.

Ziziphus amole (Sessé et Moc.) M.C. Johnston

Ziziphus pedunculata Standl.

ROSACEAE

Amelanchier denticulata (H.B.K.) Koch

Spiraea hartwegiana Rydb.

No identificada

RUBIACEAE

Bouvardia erecta (DC.) Standl.

Hintonia aff. standleyana Bull.

Randia sp.

RUTACEAE

Amyris sp.

Esenbeckia macrantha Rose

Megastigma galeotti Baill.

Ptelea trifoliata L.

Zanthoxylum sp.

SAPINDACEAE

Dodonaea viscosa Jacq.

No identificada

SCROPHULARIACEAE

Hemichaena laevigata (Rob. et Greenm.) Thieret

Leucophyllum pringlei (Greenm.) Standl.

SIMAROUBACEAE

Castela tortuosa Liebm.

SOLANACEAE

Solanum tridynamum Dunal

STERCULIACEAE

Ayenia fruticosa Rose

Melochia tomentosa L.

ULMACEAE

Celtis pallida Torr.

VERBENACEAE

Citharexylum sp.

Lantana achyranthifolia Desf.

Lantana camara L.

Lantana involucrata L.

Lippia graveolens H.B.K.

No identificada.

A P E N D I C E I I

VALORES DE DOMINANCIA PARA ESPECIES ARBORESCENTES POR CENSO

(ANEXO A LA CONTRAPORTADA)

A P E N D I C E III
DATOS DE PROMEDIACION RECIPROCA Y
ANALISIS DE COMPONENTES PRINCIPALES

PRINCIPAL COMPONENTS ANALYSIS

ARBOL-PUEBLA
 INDIRECT (Q-MODE) RESULTS

ACCOUNTED VARIANCE AND ATTRIBUTE LOADINGS

AXES	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
EIGENVAL.	2.577	1.682	0.976	0.701	0.581	0.420	0.272	0.228	0.181	0.164
TRACE PK.	0.30926	0.20189	0.11716	0.08417	0.06969	0.05036	0.03264	0.02732	0.02177	0.01973
ATR. 1	0.00497	-0.01132	-0.00409	-0.02369	0.15147	0.02709	-0.02965	-0.01067	-0.00235	0.00789
ATR. 2	0.04021	0.04684	-0.09951	0.07567	0.01883	-0.05559	-0.07119	0.01359	0.37437	-0.16083
ATR. 3	0.02239	-0.00592	0.00175	0.02315	0.00318	0.08095	0.01441	0.03403	0.03518	0.06350
ATR. 4	0.00290	-0.00662	-0.00239	-0.01385	0.08856	0.01584	-0.01734	-0.00624	-0.00137	0.00461
ATR. 5	0.00447	-0.01019	-0.00368	-0.02132	0.13627	0.02436	-0.02667	-0.00960	-0.00211	0.00710
ATR. 6	0.00715	-0.01629	-0.00586	-0.03410	0.21798	0.03899	-0.04267	-0.01536	-0.00337	0.01135
ATR. 7	0.00105	-0.00177	-0.00064	-0.00371	0.02537	0.00545	-0.00515	0.00099	0.00120	0.00598
ATR. 8	0.00137	-0.00245	-0.00028	-0.00360	0.02770	0.00405	-0.00268	-0.00639	0.00096	0.00555
ATR. 9	0.00167	-0.00279	0.00007	-0.00557	0.04117	0.00740	-0.00805	0.00065	0.00030	0.00382
ATR. 10	0.00026	-0.00059	-0.00021	-0.00123	0.00785	0.00140	-0.00154	-0.00055	-0.00012	0.00041
ATR. 11	0.02673	0.01248	0.01473	0.05242	0.02056	0.03519	-0.05276	0.15182	0.10651	0.15043
ATR. 12	0.02046	0.01242	0.00796	-0.02699	0.00226	0.01444	-0.02193	-0.00214	-0.01693	-0.02342
ATR. 13	0.02539	-0.02444	0.01473	-0.04315	0.24653	0.05774	-0.01792	-0.04076	0.00897	-0.00297
ATR. 14	0.00179	-0.00081	0.00408	-0.00236	0.02391	0.00062	-0.00075	0.00969	-0.00232	-0.00780
ATR. 15	0.00319	-0.00346	0.00280	-0.00362	0.05866	0.00681	-0.00897	0.00134	-0.00231	-0.00104
ATR. 16	0.00844	-0.01517	-0.00196	-0.02650	0.20170	0.03867	-0.04655	-0.00253	-0.00456	0.01391
ATR. 17	0.02433	-0.01818	0.00087	-0.00346	0.02411	0.02678	-0.08447	-0.02888	0.00973	-0.00150
ATR. 18	0.47895	-0.66316	-0.17936	-0.24110	0.01664	-0.22158	0.41533	0.06807	0.04978	-0.05174
ATR. 19	0.00058	-0.00131	-0.00047	-0.00275	0.01756	0.00314	-0.00344	-0.00124	-0.00027	0.00091
ATR. 20	0.47856	0.28873	0.38386	-0.65780	-0.14966	0.08874	-0.22619	-0.10136	0.01612	0.02142
ATR. 21	0.34310	-0.35595	-0.07372	0.33161	-0.14869	0.11919	-0.09447	0.04476	-0.21694	0.01658
ATR. 22	0.10818	-0.02851	-0.02188	0.07307	-0.04621	0.38665	0.13663	0.36975	0.20506	0.56188
ATR. 23	0.03949	-0.03713	-0.04113	0.04644	-0.01797	-0.01837	-0.20510	-0.06064	0.81081	-0.27986
ATR. 24	0.15194	-0.03165	0.14741	0.26885	0.03177	-0.17172	0.08696	-0.76455	0.10388	0.45552
ATR. 25	0.08526	-0.07113	-0.07599	0.06609	-0.05027	0.18729	-0.08205	-0.10854	-0.15278	-0.20904
ATR. 26	0.01413	-0.00384	0.01396	0.02422	0.00110	-0.01895	-0.01811	-0.06925	0.01436	0.04298
ATR. 27	0.05914	0.01266	0.00209	0.10641	0.01263	-0.01234	-0.02764	-0.06125	0.05655	0.01900
ATR. 28	0.00263	-0.00435	-0.00144	0.00380	-0.00244	-0.00059	-0.02054	-0.00388	0.00036	0.00097
ATR. 29	0.01409	0.00372	0.00843	0.02826	0.00265	0.00653	0.01092	-0.04761	0.02398	-0.02541
ATR. 30	0.14319	0.03767	-0.01244	0.12857	-0.05679	0.71054	0.33419	-0.25289	-0.00902	-0.26637
ATR. 31	0.01974	0.00227	0.02056	0.04717	0.00121	0.01836	-0.02946	0.03757	-0.01279	0.01333
ATR. 32	0.45694	0.54860	-0.64781	0.11642	0.07108	-0.15725	0.05831	0.03290	-0.07186	0.02802
ATR. 33	0.01252	0.00805	0.01134	0.02349	0.00481	0.06336	0.04303	0.07895	0.04622	0.07409
ATR. 34	0.36164	0.17060	0.59223	0.47917	0.15717	-0.20514	0.20490	0.29257	-0.02969	-0.19663
ATR. 35	0.00340	0.00092	0.00593	0.01137	0.00135	-0.00145	-0.00084	-0.01180	-0.00301	0.00140
ATR. 36	0.08116	-0.01480	0.01445	0.07132	-0.02333	0.27961	0.02537	-0.01213	0.03027	-0.08354
ATR. 37	0.02360	0.00721	0.03766	-0.02025	-0.01513	0.07239	-0.04165	0.17518	0.16375	0.39422
ATR. 38	0.02483	-0.02111	-0.00970	0.02759	-0.00259	0.04626	0.03603	-0.01336	-0.02277	-0.08122
ATR. 39	0.00267	0.00081	-0.00017	-0.00086	0.00007	0.00013	0.00073	-0.01009	0.01592	-0.00264
ATR. 40	0.00043	-0.00036	0.00043	0.00065	0.00016	-0.00080	0.00249	-0.00394	0.00130	0.00379
ATR. 41	0.00098	-0.00053	0.00161	0.00217	0.00087	-0.00202	0.00513	-0.00854	0.00197	0.00509

ATR, 42	0.00148	-0.00206	-0.00057	0.00120	0.00114	0.00505	0.00039	-0.00374	-0.00061	-0.00161
ATR, 43	0.00417	0.00351	-0.00018	-0.00002	0.00092	0.00180	0.00464	0.00912	0.00251	0.01031
ATR, 44	0.00038	-0.00050	0.00007	0.00008	0.00019	-0.00003	0.00276	0.00057	0.00052	0.00111
ATR, 45	0.00013	-0.00006	-0.00009	0.00025	-0.00014	0.00109	-0.00015	0.00027	0.00002	0.00035
ATR, 46	0.00232	-0.00043	-0.00396	0.00475	-0.00165	0.00862	-0.01054	-0.00186	0.00399	-0.01151
ATR, 47	0.01159	0.01136	-0.00882	0.00149	-0.00456	0.07413	0.04498	-0.04187	-0.01114	-0.06718
ATR, 48	0.00476	0.00482	-0.00537	0.01236	0.00301	-0.00212	-0.00016	0.01401	0.00075	-0.00539
ATR, 49	0.01574	0.01621	-0.02076	0.01743	0.00175	0.01584	-0.01347	0.01874	0.13797	0.01988
ATR, 50	0.00355	0.00602	-0.01265	0.00412	0.00219	-0.00675	0.00168	0.00100	-0.00365	0.00226
ATR, 51	0.00659	0.00322	-0.00123	0.01361	-0.00055	0.00577	-0.01328	-0.01910	-0.00050	0.02499
ATR, 52	0.02033	0.01376	-0.00467	0.05719	0.00780	-0.00342	-0.02744	0.04861	0.04323	0.01197
ATR, 53	0.00366	0.00260	0.00918	0.01024	0.00419	-0.00900	0.01002	-0.01328	0.00382	0.00691
ATR, 54	0.00105	0.00106	0.00111	0.00075	0.00041	-0.00185	0.00073	-0.00287	0.00046	0.00232
ATR, 55	0.00159	0.00146	-0.00311	0.00335	-0.00045	0.01498	0.00676	-0.00218	0.00150	-0.00463
ATR, 56	0.00312	0.00301	-0.00652	0.00427	0.00188	-0.00261	0.00855	-0.01146	0.00133	0.00470
ATR, 57	0.01247	0.00535	-0.00820	0.02921	-0.00315	0.03571	-0.02112	-0.02352	0.01088	0.02474
ATR, 58	0.00361	0.00306	-0.00445	0.00427	-0.00168	0.03074	0.01661	0.01867	0.01797	0.04067
ATR, 59	0.00085	0.00028	0.00060	0.00097	-0.00111	0.01463	0.00852	0.00301	0.00704	0.00854
ATR, 60	0.00002	0.00000	-0.00001	0.00007	-0.00000	0.00000	-0.00013	0.00005	-0.00003	0.00009
ATR, 61	0.00340	0.00008	0.00651	0.00706	-0.00062	0.00601	-0.01236	0.02292	0.00230	0.01633
ATR, 62	0.00066	0.00004	0.00150	0.00206	0.00030	0.00044	-0.00171	0.00457	-0.00061	0.00012
ATR, 63	0.00042	-0.00006	0.00079	0.00099	0.00148	0.00081	-0.00197	0.00268	-0.00043	0.00062
ATR, 64	0.00001	-0.00000	-0.00000	0.00003	-0.00001	0.00017	0.00006	0.00033	0.00026	0.00059
ATR, 65	0.01009	0.00839	0.02198	0.04014	0.02080	-0.02644	0.02765	0.00853	-0.00906	-0.04688
ATR, 66	0.00379	0.00443	0.00137	0.01236	0.00528	-0.00953	0.00835	0.03158	-0.00078	-0.00632
ATR, 67	0.00002	-0.00003	0.00004	-0.00006	0.00101	0.00018	-0.00032	0.00014	-0.00009	-0.00007
ATR, 68	0.00007	-0.00017	-0.00006	-0.00035	0.00224	0.00040	-0.00044	-0.00016	-0.00003	0.00012
ATR, 69	0.00042	-0.00043	0.00011	-0.00016	0.00296	0.00163	-0.00043	-0.00009	-0.00019	-0.00074
ATR, 70	0.00033	0.00055	-0.00115	0.00039	0.00020	-0.00050	0.00017	0.00009	-0.00039	0.00017
ATR, 71	0.03134	-0.06105	-0.00892	-0.11273	0.84095	0.14188	-0.15225	-0.02742	-0.01900	0.01609
ATR, 72	0.00406	-0.00314	0.00092	0.00265	-0.00255	0.01932	0.00861	0.00235	0.00482	-0.00250
ATR, 73	0.01715	-0.02053	0.00261	0.00937	0.00880	-0.01920	0.00761	0.03779	-0.00206	-0.02106
ATR, 74	0.00456	0.00038	-0.00364	0.00486	-0.00234	0.02851	0.01582	-0.00898	0.00123	-0.01167
ATR, 75	0.00139	0.00106	0.00258	-0.00217	-0.00011	0.00171	-0.00263	0.00343	0.00309	0.00531
ATR, 76	0.00423	0.00034	0.00595	0.01071	0.00175	-0.00217	0.00478	-0.01079	-0.00152	0.00019
ATR, 77	0.02580	0.01134	0.00829	-0.01222	-0.01177	0.03088	-0.05339	-0.00101	-0.01696	0.02504
ATR, 78	0.00059	0.00080	-0.00174	0.00090	0.00020	0.00035	0.00024	-0.00013	-0.00007	-0.00136
ATR, 79	0.00122	0.00049	-0.00059	0.00239	-0.00002	0.00908	0.00508	0.00798	0.00632	0.01014
ATR, 80	0.00574	0.00654	-0.00839	0.00806	0.00277	-0.01017	-0.00159	-0.00864	0.00509	0.01222
ATR, 81	0.00013	0.00008	0.00003	0.00015	-0.00002	0.00050	-0.00013	0.00159	0.00089	0.00265
ATR, 82	0.00001	-0.00001	0.00002	-0.00003	0.00055	0.00010	-0.00017	0.00008	-0.00005	-0.00004
ATR, 83	0.00095	0.00111	0.00034	0.00310	0.00132	-0.00239	0.00209	0.00791	-0.00019	-0.00168

PRINCIPAL COMPONENTS ANALYSIS

APPROXIMATED-PAVE
INDIRECT (Q-MODE) RESULTS

ACCOUNTED VARIANCE AND ATTRIBUTE LOADINGS

AXES	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
EIGENVAL.	0.899	0.650	0.447	0.406	0.375	0.289	0.275	0.203	0.192	0.149
TRACE PCT.	0.18439	0.13324	0.09162	0.08332	0.07689	0.05923	0.05645	0.04157	0.03937	0.03047
ATR, 1	0.00131	0.00176	-0.00247	0.00070	0.00177	0.00074	0.00049	0.00281	0.00682	0.00906
ATR, 2	0.01213	0.00481	0.00756	-0.00282	0.00565	-0.00505	-0.00838	0.00575	0.01546	0.01155
ATR, 3	0.00017	0.00023	-0.00033	0.00009	0.00023	0.00010	0.00006	0.00037	0.00090	0.00120
ATR, 4	0.00032	0.00023	0.00045	-0.00008	0.00087	-0.00021	-0.00012	-0.00005	-0.00006	0.00051
ATR, 5	0.07864	0.04968	0.03119	0.00724	0.06156	0.07359	0.10148	0.13400	0.31228	0.05105
ATR, 6	0.00016	0.00022	-0.00031	0.00009	0.00022	0.00009	0.00006	0.00035	0.00006	0.00114
ATR, 7	0.04906	0.05838	-0.07568	0.01202	0.01894	-0.01111	-0.01234	-0.01996	-0.04156	0.13519
ATR, 8	0.03071	0.02637	-0.01689	0.01090	0.02709	0.03511	0.05367	0.04315	0.09991	0.05416
ATR, 9	0.00017	0.00018	-0.00007	0.00001	0.00023	-0.00001	0.00019	-0.00017	-0.00036	0.00046
ATR, 10	0.00002	0.00003	-0.00004	0.00001	0.00003	0.00001	0.00001	0.00004	0.00011	0.00014
ATR, 11	0.00011	0.00014	-0.00020	0.00006	0.00014	0.00006	0.00004	0.00023	0.00055	0.00073
ATR, 12	0.09750	0.11813	-0.16302	0.02012	-0.03202	-0.04647	-0.11739	-0.01835	-0.04157	0.03078
ATR, 13	0.00707	0.00300	0.00592	-0.00134	-0.00431	0.00021	-0.00337	0.00297	0.00603	0.00270
ATR, 14	0.01621	0.02248	-0.02271	0.01100	0.00875	0.01780	0.00786	0.03279	0.06333	-0.06862
ATR, 15	0.00016	0.00021	-0.00029	0.00008	0.00021	0.00009	0.00006	0.00033	0.00001	0.00107
ATR, 16	0.01680	0.01721	0.02651	-0.00746	0.01239	0.00324	0.03682	-0.00974	-0.01744	-0.02556
ATR, 17	0.00200	0.00202	-0.00005	0.00112	0.00180	0.00289	0.00257	0.00342	0.00659	-0.00045
ATR, 18	0.06999	0.00183	-0.07345	0.02019	0.06655	0.00344	0.01377	-0.01495	-0.02551	0.36839
ATR, 19	0.03458	-0.01161	-0.01648	0.01366	0.04126	0.02864	0.05000	0.03147	0.08102	0.01151
ATR, 20	0.00001	0.00002	-0.00003	0.00001	0.00002	0.00001	0.00001	0.00003	0.00007	0.00010
ATR, 21	0.00005	0.00007	-0.00009	0.00003	0.00007	0.00003	0.00002	0.00011	0.00026	0.00034
ATR, 22	0.00004	0.00005	0.00006	0.00041	0.00002	0.00001	0.00006	0.00043	-0.00034	0.00016
ATR, 23	0.00006	0.00011	-0.00010	0.00003	0.00012	0.00005	0.00011	0.00010	0.00025	0.00045
ATR, 24	0.00838	0.00932	-0.01192	0.00290	0.00860	0.00066	0.00250	-0.00230	-0.00385	0.07075
ATR, 25	0.01121	0.01124	-0.00107	0.00239	0.01642	0.00613	0.01980	-0.00909	-0.01978	0.05393
ATR, 26	0.00000	0.00000	0.00000	0.00000	0.00000	0.00000	0.00000	0.00000	0.00000	0.00000
ATR, 27	0.02622	0.04338	-0.07547	0.01569	0.02281	-0.01008	-0.03294	-0.00694	-0.02091	-0.10753
ATR, 28	0.00272	0.00310	0.00070	-0.00025	0.00429	0.00141	0.00955	-0.00439	-0.00908	0.00858
ATR, 29	0.35050	0.31844	0.23280	-0.05742	0.27799	0.08133	0.56017	-0.19025	-0.37845	-0.02915
ATR, 30	0.36299	0.40549	-0.48266	0.07021	-0.00992	-0.07471	-0.18821	-0.02759	-0.04757	0.42643
ATR, 31	0.13358	0.17013	-0.09239	0.06005	0.13852	0.15605	0.17507	0.21797	0.46844	-0.22629
ATR, 32	0.00323	0.00412	-0.00193	0.00031	0.00382	0.00086	0.00608	-0.00271	-0.00523	0.01889
ATR, 33	0.04145	0.04905	0.00826	0.00078	0.03214	0.00082	-0.00142	0.00100	0.00090	0.13195
ATR, 34	0.09334	-0.02461	0.03308	0.00650	0.11607	-0.00266	-0.00542	-0.01209	-0.03800	0.11971
ATR, 35	0.00048	0.00056	0.00131	0.00578	0.00019	-0.00548	0.00429	0.00172	-0.00056	-0.00046
ATR, 36	0.59954	-0.74246	-0.14095	0.03905	0.19674	0.00047	-0.01978	0.00104	-0.01449	-0.03831
ATR, 37	0.00015	0.00017	0.00018	-0.00005	0.00029	0.00011	0.00075	-0.00033	-0.00070	0.00004
ATR, 38	0.02854	-0.00033	0.00832	0.00164	0.00167	0.01907	0.02671	0.01355	0.02665	0.02583
ATR, 39	0.00046	0.00062	0.00001	-0.00004	0.00067	0.00006	0.00000	-0.00070	-0.00145	0.00119
ATR, 40	0.03789	0.02677	0.00706	-0.01046	0.06307	-0.01742	-0.03401	0.01047	0.02009	0.01724
ATR, 41	0.00877	0.00823	0.00101	0.00063	0.00422	0.00484	0.00805	0.00424	0.00860	0.00915

ATR, 42	0.00007	0.00009	0.00003	-0.00001	0.00030	0.00003	0.00022	-0.00009	-0.00018	0.00010
ATR, 43	0.00382	0.00508	-0.00084	-0.00017	0.00494	-0.00030	0.00604	-0.00018	-0.01075	0.01059
ATR, 44	0.17423	0.17800	0.48038	-0.11063	0.41058	-0.23541	-0.36677	-0.02152	-0.01470	-0.09760
ATR, 45	0.04388	0.02933	0.01809	0.01354	0.06811	0.06030	0.10236	0.03507	0.06572	-0.01282
ATR, 46	0.01444	0.00586	0.01382	-0.00165	-0.00479	0.00498	0.00044	0.01112	0.02137	-0.01207
ATR, 47	0.00008	0.00004	-0.00016	0.00003	0.00090	-0.00005	-0.00014	-0.00006	-0.00018	0.00015
ATR, 48	0.00223	-0.00113	-0.00441	0.00072	0.00013	-0.00191	-0.00385	-0.00184	-0.00487	0.00421
ATR, 49	0.05006	-0.00257	0.01145	-0.00553	-0.02484	0.00264	0.00472	0.00338	0.00583	-0.00608
ATR, 50	0.00000	0.00004	-0.00016	0.00003	0.00000	-0.00005	-0.00014	-0.00006	-0.00018	0.00015
ATR, 51	0.00592	0.00996	-0.01833	0.00384	0.00492	-0.00251	-0.00928	-0.00109	-0.00391	-0.02828
ATR, 52	0.00930	0.01121	0.00067	0.04336	0.00628	-0.03391	0.02328	0.03884	0.00363	-0.02301
ATR, 53	0.04847	0.02622	-0.03633	0.01041	0.01880	0.00180	-0.01769	0.00497	0.00037	-0.06154
ATR, 54	0.02887	0.01296	0.01855	-0.00424	0.00143	0.00034	0.00069	0.03361	0.07990	0.05510
ATR, 55	0.02899	0.01229	0.01632	0.00188	0.03708	0.01752	0.02975	0.02440	0.05497	0.00439
ATR, 56	0.00006	0.00004	0.00040	0.00250	-0.00031	-0.00150	0.00042	-0.00242	0.00131	0.00024
ATR, 57	0.00613	0.00406	0.00282	0.00089	0.00238	0.00168	-0.00787	0.00723	0.01417	0.01819
ATR, 58	0.49182	0.12161	0.30656	-0.10364	-0.74483	-0.04649	-0.07055	0.03880	0.09772	-0.12076
ATR, 59	0.00039	-0.00003	0.00838	-0.00019	0.01739	-0.00046	-0.01372	0.00458	0.01002	0.02802
ATR, 60	0.00171	0.04039	0.06636	-0.01240	0.03983	0.02679	0.09908	-0.00245	0.00109	-0.02253
ATR, 61	0.04791	0.05932	0.22728	-0.03084	0.22276	-0.13276	0.42191	0.09088	0.17490	-0.07983
ATR, 62	0.01132	0.01159	-0.00970	-0.00068	-0.01662	-0.00481	-0.01143	-0.00156	-0.00236	0.03782
ATR, 63	0.00119	0.00003	0.00036	-0.00014	0.00178	-0.00062	-0.00021	-0.00071	-0.00142	0.00051
ATR, 64	0.00962	0.00022	0.00291	-0.00116	0.01433	-0.00502	-0.00171	-0.00576	-0.01142	0.00415
ATR, 65	0.02453	-0.00850	0.01346	-0.00124	-0.02917	-0.00239	-0.00430	0.00440	0.00993	-0.01450
ATR, 66	0.01187	0.00482	0.05695	0.21232	-0.01070	0.15879	-0.00650	-0.03991	-0.06507	0.00440
ATR, 67	0.00016	-0.00002	0.00020	0.00000	0.00042	-0.00009	-0.00027	0.00010	0.00022	0.00053
ATR, 68	0.01842	0.01443	0.00628	0.00779	0.02493	0.02758	0.05118	0.02569	0.06286	-0.00040
ATR, 69	0.00189	-0.00297	-0.00082	0.00023	0.00120	0.00001	-0.00021	0.00006	-0.00010	-0.00039
ATR, 70	0.05979	0.04364	0.18995	0.48666	-0.03503	0.07589	-0.05902	0.09452	-0.19637	-0.00318
ATR, 71	0.07372	0.08918	0.02219	0.03328	0.12167	0.15238	0.19602	0.19901	0.44545	0.00059
ATR, 72	0.00578	-0.00716	-0.00191	0.00138	0.00422	0.00137	0.00095	-0.00018	-0.00090	0.00286
ATR, 73	0.00546	0.00069	0.00530	-0.00104	-0.01123	0.00298	-0.00021	0.00289	0.00442	-0.00820
ATR, 74	0.00937	0.01385	0.05248	0.01312	0.05678	0.00053	-0.00071	0.05717	0.07425	0.11400
ATR, 75	0.00037	0.00055	0.00132	0.00035	0.00172	0.00091	-0.00162	0.00265	0.00529	0.00271
ATR, 76	0.00361	0.00533	0.02059	-0.00174	0.02235	-0.01031	-0.03991	0.01046	0.01916	0.01034
ATR, 77	0.00082	0.00126	0.00483	0.00086	0.00544	-0.00082	-0.01523	0.00528	0.00742	0.01025
ATR, 78	0.00241	0.00089	-0.00063	0.00056	0.00167	0.00251	0.00287	0.00503	0.01193	0.00970
ATR, 79	0.00374	-0.00064	0.00282	-0.00105	-0.00665	0.00069	-0.00008	0.00094	0.00153	-0.00441
ATR, 80	0.00169	0.00178	0.00039	0.00071	0.00263	0.00263	0.00333	0.00209	0.00679	0.00721
ATR, 81	0.00678	0.00539	0.00860	-0.00003	-0.00189	0.00772	0.01124	0.00100	-0.00143	-0.00512
ATR, 82	0.00020	0.00026	0.00023	0.00009	0.00058	0.00050	0.00076	0.00042	0.00081	-0.00055
ATR, 83	0.00426	0.00360	0.00502	0.00025	-0.00107	0.00529	0.00651	0.00007	-0.00220	-0.00292
ATR, 84	0.00210	0.00142	0.00277	-0.00056	-0.00393	0.00131	0.00207	-0.00062	-0.00212	-0.00143
ATR, 85	0.01585	0.02090	0.00195	0.00974	0.02283	0.03762	0.05392	0.03906	0.08087	-0.02777
ATR, 86	0.00137	0.00192	-0.00023	0.00079	0.00258	0.00346	0.00520	0.00429	0.00982	0.00923
ATR, 87	0.00307	0.00430	-0.00052	0.00178	0.00579	0.00774	0.01164	0.00961	0.02201	0.00952
ATR, 88	0.00746	0.01041	-0.00070	0.00431	0.01417	0.01879	0.02870	0.02212	0.05024	0.00004
ATR, 89	0.00035	-0.00047	-0.00016	0.00006	0.00030	0.00006	0.00004	-0.00005	-0.00010	0.00020
ATR, 90	0.00182	-0.00211	0.00330	0.02481	-0.00123	-0.01002	0.00511	-0.01859	0.01044	0.00981
ATR, 91	0.01487	0.01409	0.02636	-0.00659	0.01236	0.00156	0.00022	-0.01687	-0.03619	-0.01305
ATR, 92	0.00013	0.00008	0.00013	0.00005	0.00024	0.00013	0.00016	-0.00006	-0.00018	0.00030
ATR, 93	0.00057	0.00040	0.00065	0.00036	0.00123	0.00104	0.00112	-0.00025	-0.00143	0.00108
ATR, 94	0.00001	0.00000	0.00001	0.00000	0.00001	0.00001	0.00001	-0.00000	-0.00001	0.00001
ATR, 95	0.00121	0.00143	-0.00018	0.00189	0.00000	0.00047	0.00265	0.01026	0.00467	-0.00469
ATR, 96	0.00099	0.00112	0.00144	0.01012	-0.00097	-0.00033	0.00273	-0.00525	0.00962	-0.00371
ATR, 97	0.00146	0.00176	-0.00054	0.00105	0.00152	0.00361	0.00392	0.00634	0.01305	-0.00852
ATR, 98	0.00230	0.00279	-0.00086	0.00165	0.00241	0.00570	0.00619	0.01001	0.02062	-0.01346
ATR, 99	0.00118	0.00142	-0.00044	0.00084	0.00123	0.00291	0.00317	0.00512	0.01054	-0.00688
ATR, 100	0.00030	0.00031	0.00167	0.01001	-0.00091	-0.00462	0.00192	-0.00755	0.00605	-0.00130

ATR, 161	0,00105	0,00012	0,00184	0,00061	0,00307	0,00146	-0,00242	0,00426	0,00838	0,00412
ATR, 162	0,03493	0,02945	0,06024	-0,02005	0,01590	-0,00450	0,00486	-0,03727	-0,07250	-0,04597
ATR, 163	0,03730	-0,00570	-0,02781	0,00118	-0,01769	-0,01039	-0,02655	-0,00147	-0,00310	0,0218
ATR, 164	0,00088	-0,00013	0,00112	-0,00001	0,00231	-0,00051	-0,00150	0,00056	0,00121	0,00292
ATR, 165	0,00026	0,00023	-0,00090	0,00015	0,00003	-0,00029	-0,00079	-0,00034	-0,00099	0,00086
ATR, 166	0,00322	0,00345	0,00086	0,00932	0,00335	-0,00663	0,01319	0,05648	0,00375	-0,01305
ATR, 167	0,00000	0,00000	0,00000	0,00000	0,00000	0,00000	0,00000	0,00000	0,00000	0,00000
ATR, 168	0,00266	0,00113	0,00589	-0,00080	0,00897	-0,00318	-0,00689	0,00213	0,00526	0,00165
ATR, 169	0,00097	0,00109	-0,00087	0,00011	0,00090	-0,00007	0,00101	-0,00120	-0,00268	0,00222
ATR, 170	0,00000	0,00000	0,00000	0,00000	0,00000	0,00000	0,00000	0,00000	0,00000	0,00000
ATR, 171	0,00000	0,00000	0,00000	0,00000	0,00000	0,00000	0,00000	0,00000	0,00000	0,00000
ATR, 172	0,00195	0,00206	0,00711	0,00722	0,00449	0,01377	-0,01512	0,00761	0,00095	0,01953
ATR, 173	0,00204	0,00144	0,00243	0,00137	0,00442	0,00375	0,00405	-0,00089	-0,00513	0,00388
ATR, 174	0,01091	0,00348	0,01360	-0,00197	-0,00259	0,00136	-0,00808	0,00640	0,01647	-0,00700
ATR, 175	0,00000	0,00000	0,00000	0,00000	0,00000	0,00000	0,00000	0,00000	0,00000	0,00000
ATR, 176	0,00104	0,00075	0,00131	-0,00020	-0,00134	0,00082	0,00125	-0,00003	-0,00045	-0,00098
ATR, 177	0,00491	0,00573	0,02337	-0,00522	0,01894	-0,01612	-0,03680	0,00486	0,01181	-0,00476
ATR, 178	0,13506	0,22912	-0,41917	0,06796	0,11372	-0,05904	-0,21041	-0,02446	-0,08766	-0,85372
ATR, 179	0,00000	0,00000	0,00000	0,00000	0,00000	0,00000	0,00000	0,00000	0,00000	0,00000
ATR, 180	0,00146	0,00104	0,00174	0,00072	0,00303	0,00192	-0,00165	-0,00005	-0,00116	0,00363
ATR, 181	0,00044	0,00047	0,00162	0,00164	0,00102	0,00313	-0,00344	0,00173	0,00022	0,00444
ATR, 182	0,00000	0,00000	0,00000	0,00000	0,00000	0,00000	0,00000	0,00000	0,00000	0,00000
ATR, 183	0,00000	0,00000	0,00000	0,00000	0,00000	0,00000	0,00000	0,00000	0,00000	0,00000
ATR, 184	0,00000	0,00000	0,00000	0,00000	0,00000	0,00000	0,00000	0,00000	0,00000	0,00000
ATR, 185	0,00000	0,00000	0,00000	0,00000	0,00000	0,00000	0,00000	0,00000	0,00000	0,00000
ATR, 186	0,00000	0,00000	0,00000	0,00000	0,00000	0,00000	0,00000	0,00000	0,00000	0,00000
ATR, 187	0,04866	-0,06437	-0,01316	0,06643	0,03592	-0,03569	0,01846	-0,04770	0,01690	0,02331
ATR, 188	0,00000	0,00000	0,00000	0,00000	0,00000	0,00000	0,00000	0,00000	0,00000	0,00000
ATR, 189	0,00000	0,00000	0,00000	0,00000	0,00000	0,00000	0,00000	0,00000	0,00000	0,00000
ATR, 190	0,00000	0,00000	0,00000	0,00000	0,00000	0,00000	0,00000	0,00000	0,00000	0,00000
ATR, 191	0,00799	0,00929	0,00118	0,00237	0,00598	0,01544	0,02307	0,02113	0,04878	-0,00122
ATR, 192	0,00000	0,00000	0,00000	0,00000	0,00000	0,00000	0,00000	0,00000	0,00000	0,00000
ATR, 193	0,00000	0,00000	0,00000	0,00000	0,00000	0,00000	0,00000	0,00000	0,00000	0,00000
ATR, 194	0,00001	0,00001	0,00010	0,00044	-0,00004	0,00024	-0,00012	0,00009	-0,00035	0,00001
ATR, 195	0,00001	0,00001	0,00014	0,00063	-0,00006	0,00034	-0,00017	0,00013	-0,00050	0,00002
ATR, 196	0,00000	0,00000	0,00000	0,00001	-0,00000	-0,00000	0,00000	0,00001	-0,00001	0,00000