

El Colegio de la Frontera Sur

**DETERMINANTES AMBIENTALES DE LA DIVERSIDAD
ARBÓREA EN LA DEPRESIÓN CENTRAL DE CHIAPAS.**

TESIS

Presentada como requisito parcial para optar al grado de
Maestría en Ciencias en Recursos Naturales y Desarrollo Rural
por

Ana Guadalupe Rocha Loredo

2010

AGRADECIMIENTOS

La presente tesis formó parte del proyecto ReForLan (INCO-DEV-3, Framework Programme 6, contract No. 032132), dentro de las actividades contempladas en el Work package 3. Se agradece también al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología que brindó una beca de manutención en el periodo 2007-2008. Al Colegio de la Frontera Sur y todo su personal por facilitar el uso de las instalaciones y la labor logística a lo largo de estos años.

De manera especial al Dr. Neptalí Ramírez Marcial por dirigir esta tesis, por todas las enseñanzas y experiencias a lo largo de estos años, por el tiempo dedicado, por su comprensión y apoyo en mi tiempo de incapacidad, gracias Nep!

A los miembros del comité tutorial: Dr. Mario González Espinosa por su minuciosa revisión y muy valiosas observaciones y la transmisión de conocimiento en el curso de ecología, al Dr. Luis Bernardo Vázquez por su ayuda en el transcurso de la realización de la tesis, su revisión y comentarios, por su participación en la coordinación de posgrado y como buen amigo además, a Miguel Ángel Castillo por su valiosa aportación, además de su participación durante mi formación en la maestría en su colaboración en el curso de Análisis geográfico, a Mario Ishiki Ishihara por sus observaciones y buena disposición en la revisión, al Dr. Duncan Golicher por su introducción al programa R en el curso Simulación de modelos ecológicos y motivar a usar los software libres.

A las autoridades y dueños de los terrenos donde se realizó el trabajo en campo por permitirnos trabajar de manera cordial y que además de manera voluntaria nos acompañaron a campo. A los técnicos por su amena y esencial compañía en campo: Pedro Girón, Henry Castañeda-Ocaña, Abril Valdivieso y sobre todo Miguel Martínez-Icó por la identificación del material en el herbario. Al ya jubilado Mario Guillén "Don Mario" que fue parte importante en la logística de las salidas de campo. A los tesisistas de Reforlan Magdiel Luis-Santiago y Nathaline Taylor-Aquino por su colaboración. A Raúl Vaca-Genuit por la elaboración del mapa.

A todos los que han desarrollado trabajos de investigación biológica en México, sobre todo en Chiapas y hacen que se siga avanzando en la comprensión del funcionamiento de esta compleja naturaleza.

A todos los que colaboraron en los cursos impartidos en la maestría que me ayudaron en mi formación en recursos naturales, y a los del área social que me permitieron ampliar mi percepción de la realidad social chiapaneca.

A todos y cada uno de mis compañeros de la generación por su aporte de conocimiento, cada uno en su área de interés y especialidad, por los buenos y enriquecedores debates, por los momentos fuera de Ecosur, los deportivos, los de fiesta, por apoyarme incondicionalmente cuando mi tendón falló, gracias "generación del mal". En especial a la banda Lore, Rodrigo y Alex por todo!, los *big* Diana, Adrián y Sinthia, a Arcángel, Gisselle, Farah, Pedro Pablo, Sonia, Yecenia, Alíed, Maggy, Servio, José Chetu, Josesote, Ruth, Felipe Ruan, Lauseles, Adrián Sarabia, Carla Gasca, Lupita P. en fin, los que me hagan falta... a todos gracias por su vibra positiva. A Yei, Yocu, Pily, Hugo y Mauro por su amistad y apoyo a pesar de los años y la distancia.

A los "Rochas y Loredos" por sus ánimos.

De manera especial a David por ser parte de mi vida, por todo lo que hemos pasado y por lo que viene! También agradezco a la familia Muñoz Zetina por su apoyo continuo.

Quiero dedicar esta tesis a mi familia para que por fin lean de qué se trataba este trabajo sobre todo a mi papá y mi mamá que me han apoyado desde mi nacimiento. A mi hermana favorita y mi hermano favorito: Isabel y Chuy, a mi cuñado favorito Dany y mi también sobrino favorito Darío para que cuando crezca sepa qué hizo su tía.

CONTENIDO	PÁGINA
RESUMEN.....	1
INTRODUCCIÓN.....	2
ANTECEDENTES.....	3
Situación actual del Bosque Tropical Seco en Chiapas.....	3
Hipótesis que explican patrones de la diversidad florística.....	6
Sucesión ecológica y grupos funcionales.....	9
OBJETIVOS.....	10
MATERIALES Y MÉTODOS.....	10
Área de estudio	10
Muestreo de la vegetación	13
Análisis de agrupación de la vegetación.....	13
Índice de Valor de Importancia (IVI).....	13
Análisis de diversidad.....	14
Índices de diversidad.....	14
Variables ambientales y análisis multivariantes.....	15
RESULTADOS.....	16
Patrones florísticos.....	16
Descripción de las asociaciones.....	20
Diversidad.....	23
Afinidad sucesional.....	24
Patrones en la diversidad y análisis multivariante.....	25
DISCUSIÓN.....	32
CONCLUSIONES.....	37
LITERATURA CITADA.....	38
ANEXO 1.....	47
ANEXO 2.....	49
ANEXO 3.....	51
ANEXO 4.....	52

Índice de cuadros		Página
Cuadro 1	Porcentajes de extensión de diferentes tipos de cobertura en Chiapas con base en los mapas de INEGI 1:250 000 en los años 1993 y 2000 y 1:1'000,000 en 1975.	9
Cuadro 2.	Cuatro hipótesis generales para explicar la diversidad taxonómica de plantas en escalas geográficas inferiores (local, paisaje, región). En la columna de la derecha se indican variables biofísicas que han sido utilizadas para evaluar la hipótesis con respecto a la diversidad de especies de árboles de Chiapas. Modificado después de González-Espinosa <i>et al.</i> 2008.	10
Cuadro 3.	Porcentaje de géneros según su afinidad geográfica en las cinco asociaciones.	25
Cuadro 4.	Índice de Jaccard entre las asociaciones vegetales.	27
Cuadro 5.	Coefficiente de correlación de Pearson para el inverso de Simpson (InvD) y las variables ambientales ** = $p \leq 0.001$ y el nivel de ajuste al modelo (r^2).	33

Índice de figuras		Página
Figura 1	Distribución del Bosque Tropical Seco en Mesoamérica en el año 2000. Tomado de Barrance <i>et al.</i> 2009.	4
Figura 2	Ubicación geográfica de la Depresión Central en Chiapas, México.	12
Figura 3	Representación gráfica del análisis Twinspan, donde se aprecian los niveles de separación de la vegetación; n representan el número de parcelas para cada división y en paréntesis se representa el valor característico de la matriz (<i>eigenvalue</i>). El significado de los acrónimos para las especies son: Asociación 1 Matopo-Tertep (<i>Matayba oppositifolia</i> - <i>Ternstroemia tepezapote</i>). Asociación 2 Bursim-Cocvit (<i>Bursera simaruba</i> - <i>Cochlospermum vitifolium</i>). Asociación 3 Queseg-Quepol (<i>Quercus segoviensis</i> – <i>Quercus polymorpha</i>). Asociación 4 Queped-Burbip (<i>Quercus peduncularis</i> – <i>Bursera bipinnata</i>) y Asociación 5 Queacu-Pinooc (<i>Quercus acutifolia</i> – <i>Pinus oocarpa</i>)	17
Figura 4.	Diagrama de caja (mediana \pm cuartil inferior y superior) con el número de especies promedio por parcela en cada una de las cinco asociaciones.	19
Figura 5.	Diagrama de caja (mediana \pm cuartil inferior y superior) para los valores de la diversidad por el índice de Simpson (<i>InvD</i>) para las cinco asociaciones.	23
Figura 6	Porcentaje de especies por estado sucesional en cada uno de las cinco asociaciones en el Bosque Tropical Seco en Chiapas.	25
Figura 7	Análisis DCA de las 97 parcelas del Bosque Tropical Seco en Chiapas. Las cruces representan las especies y con número las parcelas.	26
Figura 8	Distribución de las 97 parcelas del BTS en Chiapas a lo largo de los dos ejes de ordenación con las asociaciones vegetales obtenidas previamente con el análisis Twinspan. Separación de las asociaciones: Asociación Matopo-Tertep guión con dos puntos, Asociación Bursim-Cocvit guiones, Asociación Queseg-Quepol guión y punto, Asociación Queped-Burbip línea continua, Asociación Queacu-Pinooc, puntos.	27
Figura 9	Ordenación no métrica multidimensional en los ejes 1 y 2 de las parcelas con el ajuste de las variables ambientales y el ajuste en la superficie con las cotas altitudinales (líneas rojas) y las cotas de <i>ETRA</i> (líneas verdes). <i>ETRA</i> =evapotranspiración real anual, <i>Tmax</i> = temperatura máxima en el mes mas caliente y Altitud.	29
Figura 10	Relación entre las variables ambientales a) Altitud y b) <i>ETRA</i> = evapotranspiración real anual y <i>Tmáx</i> = temperatura máxima con la diversidad (<i>InvD</i>). Rectángulos = Asociación Matopo-Tertep. Triángulos = Asociación Bursim-Cocvit. Círculos rellenos = Asociación Queseg-Quepol. Cruces = Asociación Queped-Burbip. Guiones = Asociación Queacu-Pinooc.	31

RESUMEN

Se evaluó la diversidad de árboles en la Depresión central de Chiapas a través de un esfuerzo de muestreo de 97 inventarios forestales (parcelas circulares de 0.1 ha) distribuidas en un intervalo altitudinal entre (441 y 1740 m). Un análisis TWINSpan permitió reconocer cinco asociaciones vegetales, tres de ellas correspondientes a los bosques de *Quercus* spp. y dos al bosque tropical caducifolio (BTC). Se registraron un total de 230 especies, en 147 géneros y 59 familias botánicas, las más comunes fueron Leguminosae (32 especies), Euphorbiaceae (15) y Rubiaceae (10). La mayor riqueza de especies se registró en las asociaciones del BTC que en las de *Quercus*. La composición de especies estuvo dominada por individuos de etapas sucesionales iniciales (78%), secundarias tardías (12%) y climáticas (9%). La ordenación de las parcelas mediante un análisis no métrico multidimensional (NMDS) mostró la distribución de las parcelas en un gradiente sucesional y su relación con las variables ambientales que tuvieron una relación positiva (Pearson=0.42, $p<0.05$) de la diversidad con la temperatura y la altitud, pero no con la evapotranspiración real anual (Pearson=0.12, $p>0.05$). A pesar de que en la Depresión Central de Chiapas persiste menos del 2% de la cobertura forestal, la diversidad de árboles es relativamente alta, debido a la heterogeneidad ambiental que promueve el recambio de especies a nivel regional.

INTRODUCCIÓN

México está considerado como uno de los países con mayor diversidad de plantas vasculares (Mittermeier y Goettsch, 1992) y más del 50% restringidas solamente al territorio nacional (Rzedowski, 1991; Villaseñor, 2003).

Debido a su gran riqueza florística, Chiapas es una de las entidades federativas que ha tenido una exploración botánica intermitente y ha sido regularmente visitada por numerosos botánicos y naturalistas (por ej., Miranda, 1952; Breedlove, 1981; 1986), con el resultado de que la diversidad florística del estado es relativamente bien conocida (González-Espinosa *et al.* 2005). Sin embargo, una de las regiones menos conocidas en cuanto a composición florística es la Depresión Central (DC) (Reyes-García y Sousa, 1997; González-Espinosa *et al.* 2004). Históricamente se ha reconocido que la vegetación dominante en la región es la Selva Baja Caducifolia (SBC) y poco se han estudiado las relaciones florísticas con otros tipos de vegetación con los cuales comparte condiciones ambientales similares, como un periodo más o menos prolongado de sequía estacional (4-6 meses). Por esta característica, se considera que la DC incluye más tipos de vegetación que conforman el Bosque Tropical Seco (BTS).

El BTS es un bosque que en su estado maduro tiene un dosel cerrado y es caducifolio (a excepción de zonas de cauces de ríos), ya que al menos 50% de las especies pierden las hojas por lo menos tres meses al año, pero pueden presentar una estacionalidad marcada de hasta seis meses sin precipitación (Janzen, 1988; Murphy y Lugo, 1995; Gillespie *et al.* 2000; Barrance *et al.* 2009). En esta definición del BTS hay analogías en partes con otras denominaciones para este tipo de vegetación, tales como la Selva Baja Caducifolia, Selva Mediana Subcaducifolia, Bosque de Pino-Encino e incluso Encinares (Miranda y Hernández, 1963; Bosque de *Quercus* Rzedowski, 1978).

El BTS ha sido alterado desde épocas precolombinas de modo que los actuales eventos de fragmentación y deforestación son el resultado de la actividad humana (Janzen 1988). Se cree que muchos cultivos importantes como el maíz, frijol y calabaza fueron domesticados inicialmente en el BTS (Toledo *et al.* 1989, Maass, 1995). También es hogar de muchos árboles y arbustos ampliamente utilizados y muy versátiles que pueden servir de material durable para construcción, que son de rápido crecimiento, que proporcionan frutos, y contribuyen a la acumulación de materia orgánica al suelo (Barrance *et al.* 2009).

Dentro de la búsqueda de cambios de los patrones de distribución espacial de la diversidad, se han generado hipótesis que postulan que el principal factor que controla los gradientes de riqueza de especies a nivel global resulta directa o indirectamente de gradientes climáticos (Currie y Paquin, 1987; Currie *et al.* 2004; Hutchinson, 1959; Stephenson 1990; O'Brien, 1993; Kleidon y Mooney, 2000). A nivel local pueden influir los efectos de factores edáficos (Huston, 1993), o factores microclimáticos en gradientes de luz

y temperatura (Godefroid *et al.* 2006), o la interacción entre gradientes de intensidad de competencia y disturbio (Huston, 1979).

El presente estudio se realizó para relacionar factores ambientales que puedan explicar la diversidad del bosque seco tropical en Chiapas, el cual incluye asociaciones de la selva baja caducifolia y encinares. Se analizaron tres de las diversas hipótesis postuladas para explicar la diversidad a nivel local, de paisaje y regional (benignidad ambiental, heterogeneidad espacial y severidad de las tensiones ambientales) que se resumen en González-Espinosa *et al.* (2005, 2008; Cuadro 1).

ANTECEDENTES

Situación actual del Bosque Tropical Seco en Chiapas

Los bosques tropicales están geográficamente limitados a las áreas entre los trópicos de Cáncer y Capricornio y albergan la mayor diversidad de especies y tipos de ecosistemas en la tierra (Medina, 2007). Los bosques tropicales no sólo están constituidos por selvas húmedas, sino también incluyen a las selvas secas que se extienden hasta las regiones subtropicales (Murphy y Lugo, 1995). En Mesoamérica, el Bosque Tropical Seco (BTS) se distribuye desde Panamá, hasta Baja California Sur en México. Entre estos dos extremos, la distribución natural del BTS cubre la mayor parte de la costa del Pacífico mexicano y de América Central, muchos valles al interior, e inclusive áreas en el noroeste de la península de Yucatán en México, en Sudamérica se encuentra en el norte de Colombia y Venezuela y en el Caribe en las islas mayores del Caribe (Fig. 1).

Los árboles del BTS y el bosque en sí, son de vital importancia para los modos de vida de las personas de escasos recursos que habitan en éstas zonas rurales, proveyéndoles de productos y servicios tales como madera para construcción, leña, forrajes, frutas, medicinas, recreación y suministro de agua (Barrance *et al.* 2009). El área de distribución del BTS es centro de origen de muchas especies cultivadas que son económica y culturalmente muy importantes (Janzen 1988; Gillespie *et al.* 2000). Debido a la topografía plana de las zonas donde se establece el BTS y al valor de los cultivos que ahí se realizan, la mayoría de la cobertura forestal, incluyendo tocones, han sido removidos mecánicamente. Los árboles son prácticamente confinados a las cercas vivas donde las oportunidades de regeneración son limitadas, y en el caso de las zonas con plantaciones de caña, los árboles son dañados por fuego (Barrance *et al.* 2009) y enfrentan problemáticas que tienen que ver con la agricultura, ganadería, infraestructura de carreteras y desarrollos turísticos, entre otros. Se estima que la mitad de la superficie de los BTS en México ha sido severamente alterada o ha sufrido un cambio de uso de suelo con una consecuente pérdida de cobertura, ocasionando que este tipo de vegetación sea uno de los más amenazados en México (Trejo y Dirzo, 2002). La condición del BTS es aún más crítica en la DC de Chiapas, pues

estimaciones indican que en la actualidad persiste menos del 5% de cobertura forestal (R. Vaca-Genuit, datos no publicados). Aún en esta condición de alta fragmentación, la vegetación actual en esta región incluye varias asociaciones vegetales distribuidas a lo largo de distintos gradientes climáticos, edáficos, fisiográficos y de disturbio.

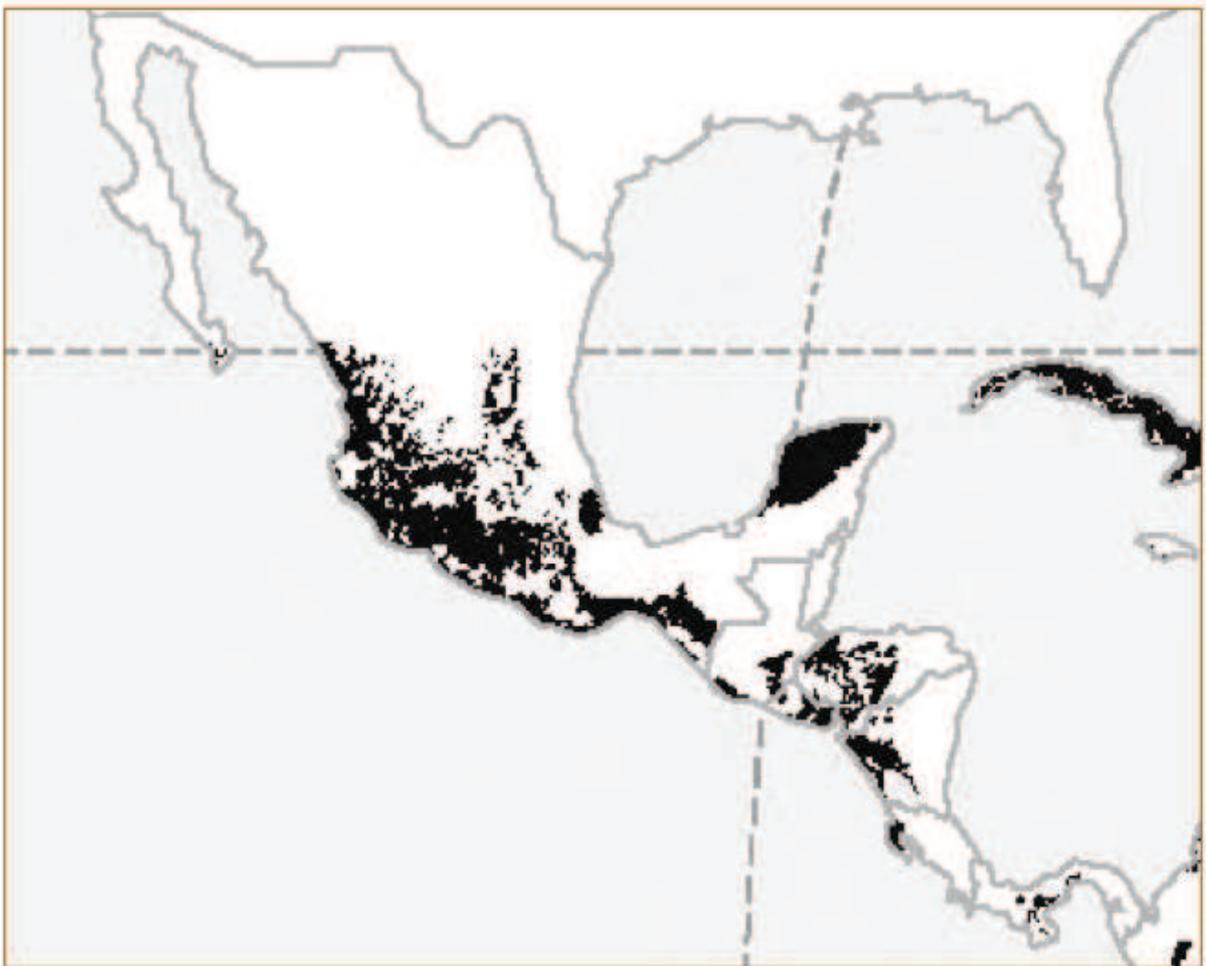


Fig. 1. Distribución del Bosque Tropical Seco en Mesoamérica en el año 2000. Tomado de Barrance *et al.* 2009.

La Depresión Central de Chiapas es un área con condiciones fisiográficas y topográficas diversas como mesetas, valles y lomeríos principalmente, con algunas llanuras. Ha sido constantemente utilizada para la producción de maíz y de ganado bovino de manera extensiva, principalmente, pero también tienen importancia la producción de hortalizas en los suelos junto a los ríos, frutales (jocote, mango, etc.), sorgo, cacahuate y pollo de engorda (Luna *et al.* 1984). Al paso de los años la cobertura forestal ha disminuido y empobrecido florísticamente.

Debido a la estacionalidad ambiental en los bosques secos, la disponibilidad de agua en el suelo es un factor limitante para el desarrollo de las plantas y otros procesos ecológicos (Murphy y Lugo 1995; Maass *et al.* 2003). Ésta disponibilidad de agua está determinada por las variables edáficas y topográficas e influye de igual manera en el recambio de las especies espacialmente (Siebe *et al.* 1996; Balvanera y Aguirre, 2006).

Como consecuencia del cambio en los patrones de uso del suelo las tasas de deforestación del BTS en el país son muy altas. Por ejemplo, en el estado de Morelos, en algunas localidades se ha estimado que la tasa de pérdida anual de la cobertura arbórea es de más de 1.4% (Trejo y Dirzo, 2002); en Colima la tasa de pérdida anual del BTS entre 1976 y 2000 fue de 1.06% (Cuevas-Arellano, 2003). Trejo y Dirzo (2002) estimaron que únicamente el 27% de la cobertura de los BTS tienen condiciones de estructura e integridad satisfactoria.

En Chiapas el cambio de uso de suelo ocurrido a partir de la época hispánica (Zebadúa, 1999) propició que áreas anteriormente arboladas se incorporaran a la producción de cultivos agrícolas y establecimiento de pastizales para el ganado vacuno y equino. Según últimos datos realizados a nivel estatal por el Instituto Nacional de Estadística, Geografía e Informática (INEGI; 1975; 1993; 2000) los pastizales cultivados y vegetación secundaria representaban 22.6% y 22.4%, de la superficie estatal, respectivamente, mientras que los bosques y selvas representan superficies no mayores al 8% y 12% de la superficie del estado, y es notable que la vegetación secundaria, represente casi el 23%. Cabe señalar que estas comparaciones de tipos de cobertura en Chiapas fueron realizadas con los mapas de vegetación de INEGI de escala 1:250 000 basados en información de los años 1993 y 2000 y 1:1'000,000 para el año de 1975; debido a la escala utilizada no se pueden apreciar detalles pero muestran a grandes rasgos el cambio de uso de suelo por medio de las coberturas en el estado (Cuadro 1).

Cuadro 1. Porcentajes de extensión de diferentes tipos de cobertura en Chiapas con base en los mapas de INEGI 1:250 000 en los años 1993 y 2000 y 1:´000,000 en 1975,

Tipo de cobertura	1975 (%)	1993 (%)	2000 (%)
Agricultura de riego	0.8	1.3	1.5
Agricultura de temporal	10.1	15.1	17.5
Bosque de coníferas	10.8	6.9	7.9
Bosque mesófilo	5.5	4.9	5.0
Bosques caducifolios	2.9	2.3	1.3
Cuerpos de agua	1.7	2.3	1.7
Diversos	1.7	1.7	1.7
Matorrales	0.0	0.0	0.0
Pastizal cultivado	15.8	18.6	22.6
Pastizales y herbazales	4.4	3.7	4.2
Selvas húmedas y subhúmedas	18.1	12.1	12.2
Selvas secas	0.5	0.1	1.5
Vegetación secundaria	27.6	30.6	22.4
Bosque cultivado	0.0	-	-
Zonas urbanas	-	0.3	0.4

Hipótesis que explican patrones espaciales de la diversidad florística

La diversidad de especies es un patrón ecológico medible a diferentes escalas espaciales; en general, una alta diversidad refleja una comunidad ecológicamente compleja (Magurran, 1988). Los estimadores de riqueza de especies se utilizan con frecuencia para determinar la riqueza de especies y la diversidad relativa de una comunidad, frecuentemente asociados con datos ecológicos que permiten describir la estructura y complejidad de la misma (Connell, 1978; Magurran, 1988).

La variación espacial de la diversidad de especies puede apreciarse a diferentes escalas espaciales, desde la global y continental (por ej., Francis y Currie, 2003; Pianka 1966; Stephenson, 1990; Rosenzweig y Abramsky, 1993; Scheiner y Rey-Benayas, 1994; Rey-Benayas y Scheiner, 2002), dentro de una región o paisaje (Alard y Poudevigne, 2000), o a escala local (Huston 1993; Pyke *et al.* 2001).

González-Espinosa *et al.* (2008) resumen cuatro hipótesis que intentan explicar la diversidad taxonómica a diversas escalas espaciales (Cuadro 2).

Cuadro 2. Cuatro hipótesis generales para explicar la diversidad taxonómica de plantas en escalas geográficas inferiores (local, paisaje, región). En la columna de la derecha se indican variables biofísicas que han sido utilizadas para evaluar la hipótesis con respecto a la diversidad de especies de árboles de Chiapas. Modificado después de González-Espinosa *et al.* 2008.

Hipótesis	Razonamiento (Referencias)	Variabes usadas para medirla
1. Benignidad ambiental	Un eje de recursos más amplio (energía, agua, nutrientes) puede permitir la existencia de un mayor número de individuos, y por tanto, de un mayor número de especies, incluso sin mayor diferenciación de nichos entre ellas ^{1, 2, 3, 4}	Evapotranspiración real o potencial Calidad/fertilidad de los suelos
2. Heterogeneidad temporal (o estabilidad climática)	Diferentes subconjuntos de especies pueden tener adaptaciones para diferentes condiciones que se presentan en cada temporada ^{5, 6}	Estacionalidad de la lluvia Estacionalidad de la evapotranspiración
3. Heterogeneidad espacial	Diferentes subconjuntos de especies están adaptados a los diferentes fragmentos que forman un mosaico ambiental ^{7, 8, 9}	Varianza del relieve Diversidad de tipos de suelos Altitud Diferencia de altitudes
4. Severidad de las tensiones ambientales	Solamente un subconjunto de las especies puede tolerar extremos ambientales ^{5, 6}	Frecuencia de heladas Temperatura máxima en el mes más caliente. Temperatura mínima en el mes más frío.

¹ Wright (1983); ² Ricklefs (1987); ³ Rosenzweig y Abramsky (1993); ⁴ Currie *et al.* (2004); ⁵ Pianka 2000; ⁶ Begon *et al.* 1990; ⁷ Ricklefs y Miller (2000); ⁸ O'Brien *et al.* (2000); ⁹ Rahbek y Graves (2001).

Desde hace 20 años Gentry (1988) intentó describir la diversidad de especies de plantas vasculares asociada a la cantidad de precipitación total anual en regiones neotropicales, encontrando a nivel local una relación positiva entre la densidad de las especies y la cantidad de lluvia (Gentry, 1982; 1988). También se han utilizado los valores extremos de precipitación pluvial (número de meses secos por año <60 mm, número de meses de lluvia con ≥ 100 mm; Trejo y Dirzo, 2002), o bien, la relación entre la precipitación en la época seca y húmeda como un índice de la estacionalidad de la precipitación (González-Espinosa *et al.* 2005). Sin embargo, se ha propuesto que otras variables climáticas derivadas de la temperatura y la precipitación pueden ofrecer una explicación con bases más biológicas, como la evapotranspiración real (Wright, 1983, González-Espinosa *et al.* 2005, 2008) o la evapotranspiración potencial (Palmer y Havens, 1958; Rivard *et al.* 2000; Trejo y Dirzo, 2002).

González-Espinosa *et al.* (2005, 2008) clasificaron a la vegetación arbórea de Chiapas asociando el número de registros de colectas de árboles (escala 1:50 000 en celdas de una rejilla de 5 minutos de latitud por 5 minutos de longitud; aproximadamente 9.29 x 8.30 km, respectivamente). De esta clasificación fue posible obtener 10 grupos ambientales que definen tipos de vegetación particular. Específicamente la Depresión Central y la Planicie Costera del Pacífico quedaron delimitadas como las regiones con los más bajos valores de precipitación y evapotranspiración real anual (*ETRA*) y mayor estacionalidad. Aunque hay localidades relativamente bien colectadas debido al bajo número de celdas con información adecuada, hay necesidad de un mayor esfuerzo de colecta e inventarios en estas regiones.

Algunos análisis multivariantes de gradientes ambientales (p. ej. Non-metric Multidimensional Distance Scaling y Detrended Correspondence Analysis) nos pueden dar una idea más amplia de los patrones y la variabilidad florística correlacionada con patrones ambientales de diversa índole (Peet, 1974; Pyke *et al.* 2001; White y Hood, 2004; Godefroid *et al.* 2006). Con base en las semejanzas de los datos los gradientes se representan en un espacio multidimensional en el que se construye un mapa en el que se dibujan las posiciones de los objetos comparados de forma que aquellos percibidos como similares están cercanos unos de otros y alejados de objetos percibidos como distintos (Figueras, 2000).

El entendimiento de los procesos que influyen sobre la riqueza de especies a diferentes escalas de la vegetación pueden ayudar a definir planes y acciones de manejo, conservación y restauración forestal (González-Espinosa *et al.* 2005). En el caso de la Depresión Central de Chiapas, el análisis de los determinantes ambientales de la riqueza arbórea nos permitirá entender cómo varía la diversidad dentro de la región y contribuye al

entendimiento de cómo establecer arreglos entre las especies para conformar comunidades óptimas en estructura y composición necesarias para la restauración forestal.

Sucesión ecológica y grupos funcionales

La sucesión ecológica es definida como el proceso de ocupación progresiva de unas especies por otras (Barbour *et al.* 1999). En un proceso de sucesión ecológica las plantas colonizadoras son las primeras en aparecer en un bosque alterado (especies pioneras). Gradualmente, estas plantas son reemplazadas por arbustos y árboles de mayor tamaño que conforme avanza el desarrollo sucesional son reemplazadas por otras tolerantes a la sombra (Pickett *et al.* 1987; González-Espinosa *et al.* 1991; Bazzaz, 1996; Maron *et al.* 2004; Ramírez-Marcial *et al.* 2005). En las primeras etapas de una sucesión las especies que colonizan un sitio recientemente perturbado presentan altas tasas de crecimiento y reproducción, y las interacciones ecológicas que se establecen cambian conforme se modifican las relaciones de dominancia entre las especies (Connell y Slatyer, 1977; González-Espinosa *et al.* 1991, 1997; Silvertown, 1982; Gerhardt y Foster, 2000). La composición y estructura de estas comunidades no sólo dependen del ambiente, sino también del tiempo de ocurrencia desde la última perturbación (Finegan 1984, 1996), además de la intensidad con la que ésta ocurra.

La necesidad de interpretar las respuestas ecofisiológicas de las especies con respecto al ambiente, ha llevado a proponer su clasificación en grupos funcionales, independientemente de su clasificación taxonómica (Cummins, 1974). Las especies se agrupan de acuerdo a su funcionalidad y a atributos relevantes con su capacidad de establecimiento y crecimiento bajo condiciones ambientales específicas (Ramírez-Marcial *et al.* 2008).

En Chiapas ha sido posible reconocer grupos funcionales para condiciones ambientales y (o) de disturbio específicas en áreas de bosque de pino-encino y bosque mesófilo de montaña (por ej., González-Espinosa *et al.* 1991, 1997; Ramírez-Marcial *et al.* 1998, Camacho-Cruz *et al.* 2000; Méndez-Dewar 2000; López-Barrera y González-Espinosa 2000; Ramírez-Marcial *et al.* 2001; Ramírez-Marcial 2003, Quintana-Ascencio *et al.* 2004, Ramírez-Marcial *et al.* 2005, 2008). Con lo anterior referido, en este estudio se propone clasificar las especies en cuatro categorías de acuerdo con su afinidad sucesional (González-Espinosa *et al.* 1991; Ramírez-Marcial, *et al.* 2005, 2008): (1) *pioneras*: especies no tolerantes a la sombra, colonizadoras de grandes claros, que forman bancos de semillas en el suelo, que tienen crecimiento muy rápido, ciclo de vida corto y madera característicamente muy ligera; (2) *secundarias iniciales*: con ciertas semejanza con las especies pioneras, sin embargo no forman banco de semillas en el suelo y presentan un ciclo de vida más largo y su establecimiento ocurre después que las pioneras dejan su lugar;

(3) *secundarias tardías*: las características del ciclo de vida son diferentes en relación a los grupos anteriores, tienen crecimiento más lento, ciclo de vida más largo, madera dura, semillas tolerantes ampliamente dispersadas por el viento; (4) *climáticas*: propias de los bosques "maduros", producen madera dura de alta densidad, muestran crecimiento muy lento, tienen un ciclo de vida muy largo, son tolerantes a la sombra y producen frutos carnosos o secos con grandes semillas, generalmente dispersadas por animales grandes (aves y mamíferos). Aunque esta clasificación no se ha realizado para el BTS en Chiapas, se considera que el atributo de la afinidad sucesional nos permitirá inferir el estado sucesional de las parcelas y por tanto de la comunidad.

OBJETIVOS

Objetivo general

Analizar la composición florística y los factores climático-ambientales que expliquen la diversidad del componente arbóreo en diferentes sitios de Bosque Tropical Seco (BTS) en la Depresión Central del estado de Chiapas.

Objetivos específicos

Establecer asociaciones arbóreas dentro de la vegetación con base en la composición y abundancia de las especies.

Describir las asociaciones arbóreas establecidas de acuerdo con la afinidad sucesional de las especies y su origen fitogeográfico.

Realizar análisis multivariados para definir patrones de agrupación y su relación con las variables climático-ambientales.

Reconocer la o las variables ambientales que mejor expliquen la distribución de la vegetación de árboles en el BTS de Chiapas.

MATERIALES Y MÉTODOS

Área de estudio

La Depresión Central (DC) de Chiapas se ubica entre los 17°59' y 14°32' de latitud norte y 90°22' y 94°14' de longitud oeste (Fig. 2) Comprende más de 200 km de largo y hasta 70 km de ancho, con variaciones altitudinales que van desde los 400-1500 msnm. La región está completamente rodeada por áreas montañosas húmedas y boscosas que le proporcionan un completo aislamiento respecto a otras regiones donde se presenta el BTS. Los estratos geológicos corresponden en su mayoría a calizas marinas y pizarras. Los suelos son fértiles en general, ya que la mayoría son de origen aluvial y profundos aunque en las zonas de lomeríos los suelos son delgados y pedregosos (INEGI 2009). De la vegetación original, dominada por selvas bajas caducifolias y medianas subcaducifolias han

sido sustituidas en su mayoría por vegetación secundaria debido al pastoreo, el manejo del fuego, el establecimiento de embalses (La Angostura y Chicoasén) y la desmedida apertura de la tierra al cultivo y centros de población humana (INEGI 2000). Únicamente en ciertas áreas protegidas como cañadas y zonas con alta pendiente se presentan reductos de vegetación con menor evidencia de la influencia humana.

El clima presenta un régimen de lluvias de verano, de carácter convectivo que definen dos tipos de clima: cálido subhúmedo ($Aw0(w)igw$) con temperatura media anual de 22.8-25.8 °C; la precipitación pluvial promedio varía entre 660 y 1051 mm anuales. El otro clima es el semicálido subhúmedo ($Aw2(w)igw$) que se encuentra en los declives de las cadenas montañosas adyacentes al valle central; la precipitación varía entre 1110 y 1267 mm anuales y temperatura debajo de los 23°C (García 1988). La mayor precipitación se concentra en los meses de junio a septiembre, y entre julio y agosto disminuye (canícula), aumentando nuevamente a finales de agosto. En la DC y zonas adyacentes la lluvia declina a partir de octubre y llega a ser muy escasa entre noviembre y abril.

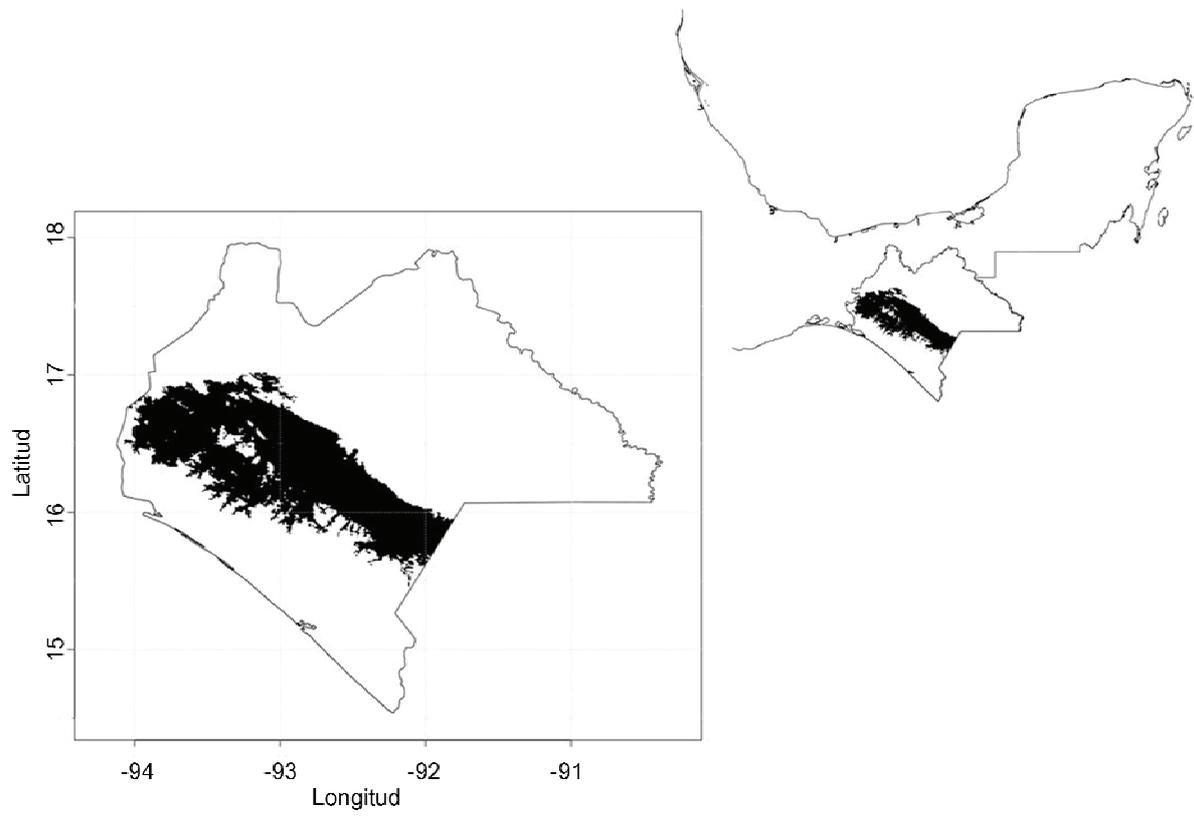


Fig. 2. Ubicación geográfica de la Depresión Central en Chiapas, México. Elaboró R. Vaca-Genuit

Muestreo de la vegetación

Se muestreó la riqueza de especies arbóreas en 97 parcelas circulares de 0.1 ha (*sensu* Ramírez-Marcial *et al.* 2001). Se registró la ocurrencia, abundancia y el diámetro a la altura del pecho (DAP) de individuos que medían ≥ 10 cm. Las parcelas fueron elegidas con una consulta previa en el programa Google Earth ® de aquellas áreas que contaran con cobertura vegetal, corroborando el estado de la misma en campo. Parte de los datos aquí analizados fueron obtenidos bajo la misma metodología como parte del proyecto Reforlan (<http://reforlan.bournemouth.ac.uk/>). Se realizó la colecta de ejemplares botánicos de los individuos que no se pudieron determinar en campo; después de ser herborizados se utilizaron para su determinación taxonómica mediante cotejo y comparación con ejemplares en el herbario de ECOSUR Unidad San Cristóbal en el cual fueron depositados. Los nombres taxonómicos fueron corroborados con la base de datos del Jardín Botánico de Missouri W3TROPICOS (www.tropicos.org).

Análisis de agrupación de la vegetación

La agrupación de los datos de las especies en grupos o comunidades de vegetación se realizó un análisis TWINSPLAN (Two Way Indicator Species Analysis; Hill, 1994) con el programa PC-ORD para Windows versión 4.17 (McCune y Mefford, 1999). El análisis presenta una matriz de dos entradas: la primera son las parcelas y las especies como variable. Al ejecutarse el programa, se agrupan o separan las diversas especies en asociaciones arbóreas en este caso, con base en la mayor similitud en la composición florística, la cual está separada por un valor característico de la matriz (*eigenvalue*) entre (0-1). Los *eigenvalues* que se muestran en el dendrograma indican el grado de separación entre grupos dicotómicos. Los valores superiores a 0.5 señalan que la separación es acentuada porque la composición florística entre las comunidades es muy diferente, mientras que los valores inferiores a 0.2 indican que la composición florística entre comunidades es similar (Lozano *et al.* 2008).

Índice de Valor de Importancia (IVI)

El IVI refleja la composición y la importancia de las especies dentro del sistema y permite evaluar el predominio de una población o especie (Magurran, 1988). Es una medida que asigna a cada especie una categoría de importancia y se obtiene de la suma de la abundancia relativa, la frecuencia relativa y la dominancia relativa (evaluada en este estudio a partir del área basal). La abundancia relativa es la proporción porcentual del número de individuos de cada especie entre el número total de los árboles presenten en la unidad de muestreo multiplicados por 100. La frecuencia relativa de una especie se obtiene a partir de la relación entre el número de subunidades de muestreo en las que aparece la especie y la

suma de las frecuencias de todas las especies multiplicada por 100. La dominancia relativa se calcula como la proporción del área basal de una especie respecto al área basal total evaluada multiplicada por 100. La suma de estos porcentajes se divide entre 3 para obtener los datos de 0 a 100 (Müller-Dombois y Ellenberg 1974).

Análisis de diversidad

Una vez realizada la agrupación de la vegetación por medio del análisis TWINSPLAN se analizaron los parámetros para medir los índices de diversidad de Simpson D , Shannon H' y Alpha de Fisher con el programa Species Diversity and Richness v. 3.2 (Pisces Conservation, 2002) graficados en el programa SPSS v15 (2005). Para calcular el índice de similitud de Jaccard se utilizó el programa EstimateS (Collwell, 2006).

Índices de diversidad

El índice de concentración de Simpson toma en cuenta qué especies son más representativas y mide el grado de equidad o uniformidad. Permite medir el grado de dominancia de unas cuantas especies en la comunidad y está influido por la importancia de las especies dominantes (Magurran, 1988). Se expresa como: $D = \frac{1}{\sum p_i^2}$ Donde: p_i = abundancia proporcional de la especie i .

El índice de Shannon H' está basado en la abundancia proporcional de especies, y está relacionado con la riqueza de especies pero también es influenciado por la distribución y abundancia de especies. Se expresa como: $H' = -\sum (p_i) * \ln (p_i)$. Donde p_i = abundancia proporcional de una especie i . Adquiere valores entre cero (una sola especie) y un valor positivo de acuerdo al número de especies que están representadas por el mismo número de individuos (Magurran, 1988).

El índice de diversidad de Alfa de Fisher asume que la abundancia de especies se ajusta a una distribución logarítmica y utiliza esta premisa para normalizar el tamaño de la muestra y la superficie siendo así un índice útil que provee la relación entre el número de individuos y el número de especies (Fisher *et al.* 1943; Rosenzweig, 1995; Hayek y Buzas, 1997). Se expresa: $S = \alpha * \ln (1 + N / \alpha)$. Donde: S = número de especies. N = número de individuos y α = el índice de diversidad.

Los índices de similitud/disimilitud expresan el grado en el que dos muestras son semejantes por las especies presentes en ellas (Magurran, 1988). Se calculó el índice de similitud de Jaccard expresado como: $J_j = c/a+b-c$ donde: a = número de especies presentes en el sitio A, b = número de especies presentes en el sitio B y c = número de especies presentes en ambos sitios, se considera una medida inversa de la diversidad beta, que se refiere al cambio de especies entre dos muestras (Magurran, 1988). El intervalo de valores

para este índice va de 0 cuando no hay especies compartidas entre ambos sitios, hasta 1 cuando los dos sitios tienen la misma composición de especies.

Variables ambientales y análisis multivariantes

Para explicar la diversidad taxonómica de plantas y sus patrones de distribución, en el presente estudio se evaluaron tres hipótesis: benignidad ambiental, heterogeneidad ambiental y severidad de las tensiones ambientales (Cuadro 1).

La hipótesis de benignidad ambiental parte del supuesto que mientras haya un amplio intervalo en la disponibilidad de recursos, hay cabida para un mayor número de individuos, y por tanto, mayor número de especies. Para probar esta hipótesis se utilizó la evapotranspiración real anual (*ETRA*) como variable explicativa, calculada para cada una de las parcelas de acuerdo con el modelo de Turc (1954): $ETRA = P / [0.9 + (P/L)^2]^{1/2}$, donde $L = 300 + 25 T + 0.05 T^3$, P = precipitación pluvial anual y T = temperatura media anual. La evapotranspiración es agua perdida a través de la evaporación o transpiración en plantas. La *ETRA* es considerada como una medida de la cantidad de agua de lluvia disponible a las plantas bajo temperaturas propicias para su crecimiento. Por tanto, se la ha considerado por mucho tiempo como un estimador relativamente adecuado de la productividad primaria (Rosenzweig 1968; 1995). Una baja *ETRA* podría ocurrir en lugares con mucha lluvia pero baja temperatura (por ej., partes altas y frías de regiones montañosas) o en sitios con alta radiación solar pero con muy escasa humedad (los desiertos). En ambas condiciones se esperaría una baja productividad primaria (González-Espinosa *et al.* 2008).

La hipótesis de heterogeneidad espacial se midió con la diferencia de altitudes (*dif.alt*) de cada parcela con respecto a la parcela más alta. En los gradientes ambientales la biota y los suelos reflejan el resultado de la interacción de múltiples factores ambientales durante largos períodos (Körner 2000; Becker *et al.* 2007) y los diferentes subconjuntos de especies se adaptan a estos cambios graduales altitudinales.

La hipótesis de la severidad de las tensiones ambientales se midió con las variables extremas de temperatura: temperatura máxima en el mes más caliente (*Tmáx*) y temperatura mínima en el mes más frío (*Tmín*), ya que solamente un grupo de especies podrá adaptarse a las condiciones extremas.

Las variables climáticas se tomaron de Worldclim-Bioclim (www.worldclim.org), que se generan por medio de interpolación de datos de estaciones meteorológicas y fueron desarrollados para todo el mundo (excepto Antártica) con una resolución espacial de 1 km² (Hijmans *et al.* 2005), por tanto no representan datos tomados directamente en campo. Las variables incluyen la precipitación mensual total y promedio mensual, temperatura mínima y máxima y 19 variables bioclimáticas derivadas de éstas.

Se utilizó el programa SPSS v. 15.0.1 (2006) para evaluar la correlación que existe entre las variables climáticas y ambientales con la diversidad, y para los análisis de χ^2 que evaluaron las diferencias estadísticas existentes entre la afinidad sucesional entre las asociaciones vegetales.

Para ver la ordenación de las parcelas de acuerdo con la abundancia de las especies se utilizó un análisis de correspondencia distendido, DCA (*Detrended Correspondence Analysis*) y para analizar el efecto que tienen las variables ambientales en la diversidad de especies, se realizó un análisis de escala no métrica multidimensional, NMDS (*Non-metric Multidimensional Distance Scaling*), el cual permite sumar las relaciones de la variable de respuesta (especies) y una o varias variables independientes (variables climáticas). Éstos análisis fueron realizados con el programa R (R Development Core Team 2009; ver comandos en Anexo 3) usando el paquete vegan, versión 1.15-4 (Oksanen *et al.* 2009).

RESULTADOS

Patrones florísticos

Se incluye un total de 97 parcelas forestales distribuidas dentro de la Depresión Central de Chiapas (Anexo 1). Las localidades muestreadas tienen una altitud que varió entre 441- 1740 m (861 m en promedio). En general, las parcelas ubicadas en altitudes más bajas tienen una mayor temperatura promedio (24°C) que las de mayor elevación (18°C; Anexo 1).

Se registraron un total de 4291 individuos de 230 especies, en 147 géneros y 59 familias botánicas (Anexo 4). Las familias con más especies fueron Leguminosae (32), Euphorbiaceae (15), Rubiaceae (10), Moraceae y Fagaceae (8), Anacardiaceae (7) y Burseraceae, Celastraceae, Lauraceae y Sapotaceae (con seis especies cada una). Nueve familias estuvieron representadas por una sola especie (Capparidaceae, Cornaceae, Ericaceae, Liliaceae, Malvaceae, Cycadaceae, Piperaceae, Thymelaceae y Violaceae).

La matriz realizada para el análisis de Twinspan se compuso de 97 parcelas muestreadas con las respectivas abundancias de las 230 especies (Anexo 2). Este análisis permitió reconocer cinco asociaciones arbóreas representadas por diferente número de parcelas (Fig. 3). Las asociaciones y formaciones vegetales serán entendidas en el sentido de Beard (1955) donde las asociaciones son un grupo florístico basado en dominancia de la misma especie o de especies relacionadas y las formaciones son un grupo de asociaciones vegetales que están agrupadas de acuerdo a su similitud fisonómica.

El primer nivel de división de grupos (*eigenvalue* = 0.812), separó a las dos grandes formaciones de vegetación, la primera correspondiente al bosque tropical seco junto con los encinares del municipio de La Trinitaria (70 parcelas en total) y la segunda correspondiente al bosque de pino-encino (27 parcelas en total) hacia las inmediaciones de la reserva de la Biósfera La Sepultura. La primera formación se subdividió en tres asociaciones (*eigenvalue* = 0.81), separando la asociación de *Quercus segoviensis* y *Quercus polymorpha*. En una tercera división, se separaron las otras dos asociaciones de Matopo-Tertep y Bursim-Cocvit (*eigenvalue* = 0.697). La segunda formación se separó en dos asociaciones plenamente reconocibles (*eigenvalue* = 0.71) que representa al bosque de pino-encino.

En general, el intervalo de riqueza por parcela varió de 2 a 24 especies (10 ± 5.9) (Fig. 4Fig.) y esta variación cambió dentro de las asociaciones ($F_{4,92} = 37.5$, $p < 0.001$).

La asociación Matopo-Tertep representó al mayor número de especies promedio por parcela (18.3 ± 2.9) y la asociación Queacu-Pinooc a la menor riqueza de especies (3.7 ± 1.2 especies por parcela; Fig. 4).

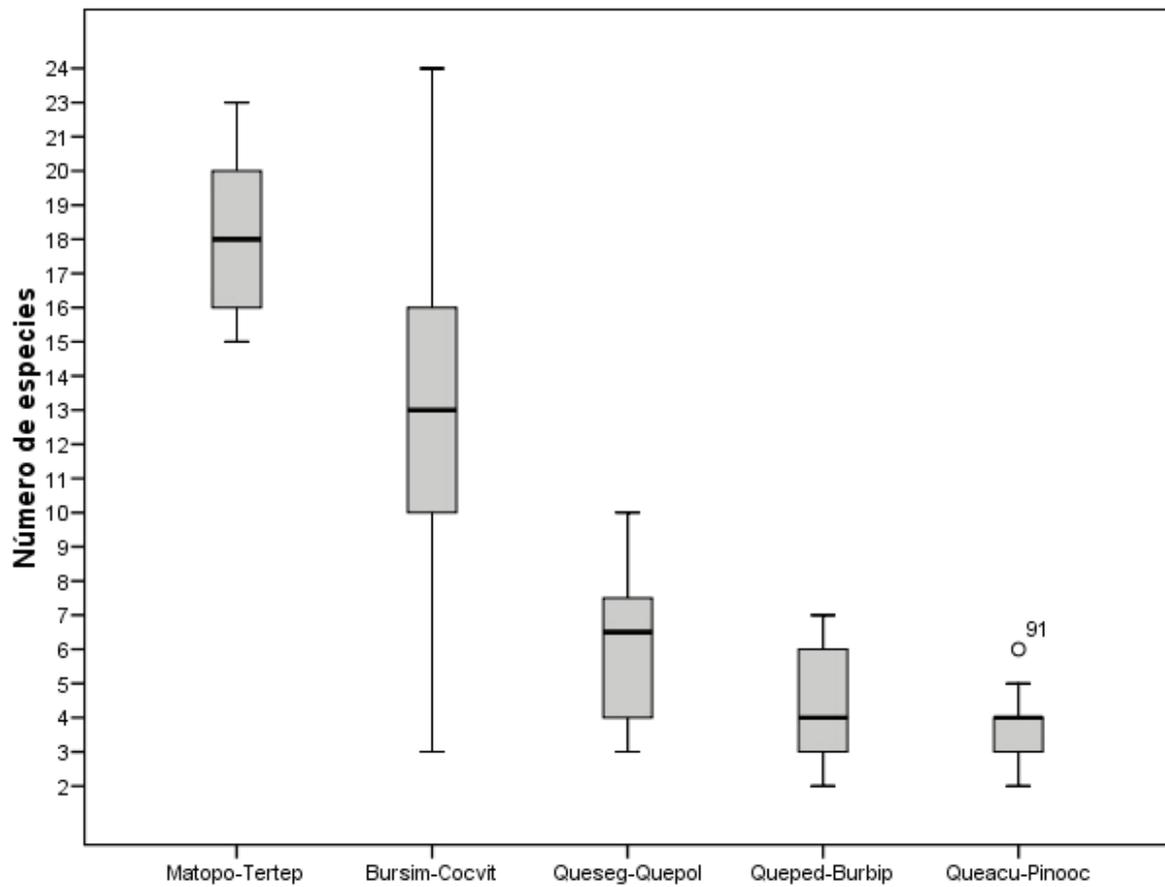


Fig. 4. Diagrama de caja (mediana \pm cuartil inferior y superior) con el número de especies promedio por parcela en cada una de las cinco asociaciones.

Descripción de las asociaciones

Asociación 1. *Matayba oppositifolia* - *Ternstroemia tepezapote* (Matopo-Tertep).

Esta asociación representada por 6 parcelas, presentó una riqueza de especies total de 54. En promedio, se encontraron 18.3 (± 2.9) especies por parcela (el más diverso de los cinco grupos). Las especies dominantes fueron *Matayba oppositifolia* con un IVI de 11%, seguida de *Ternstroemia tepezapote* (10.7%), *Tapirira mexicana* y *Bursera simaruba* (5.2% cada una). De un total de 54 especies, 27 de ellas mostraron un IVI menor de 1% (Anexo 4). El área basal para esta asociación fue de 1.9 m² (± 0.6).

El grupo tiene predominio de géneros de origen neotropical amazónico (por ej., *Matayba*, *Bursera*, *Zuelania*; 37%), seguido de las de origen pantropical (por ej., *Ficus*, *Terminalia*, *Zanthoxylum*; 35%), origen mesoamericano (*Tapirira*, *Wimmeria*, *Leucaena*; 13%), los géneros de origen del este asiático, meridional andino, y afroamericano tuvieron menor representación con 9.3, 3.7 y 1.9%, respectivamente. No hubo especies de origen holártico ni cosmopolitas.

Las parcelas de esta asociación se ubicaron en el municipio de Ocozocoautla, en la localidad de Ocuilapa de Juárez. La altitud promedio de 981 m, la parcela más baja tuvo 926 y la más alta 1022 m, con una temperatura media anual de 22.5 °C y precipitación media anual de 960 mm.

Asociación 2. *Bursera simaruba* - *Cochlospermum vitifolium* (Bursim-Cocvit)

Esta asociación presentó la mayor riqueza de especies (169), pero también la que estuvo mayormente representada en el muestreo (52 parcelas). Hubo 22 especies que no pudieron ser identificadas. En ésta asociación se ubican especies propias del Bosque Tropical Caducifolio *sensu* Rzedowski (1978). Cuenta con un promedio de 13.1 (± 4.7) especies por parcela). El género *Bursera* se encuentra bien representado (IVI=18.4%) y *B. simaruba* es la de mayor contribución al IVI (13.2%), seguida de *Cochlospermum vitifolium* (5.6%), *Calycophyllum candidissimum* (IVI=3.5%) y *Leucaena shannonii* (IVI=3.1%). Del total de especies, 144 tuvieron menos de 1% de IVI. El área basal total para esta asociación fue de 1.7 m² (± 0.8).

Lo géneros de origen neotropical amazónico *Bursera*, *Cochlospermum*, *Calycophyllum* dominan este grupo con un 53%, después los de afinidad pantropical (por ej., *Acacia*, *Caesalpinia*, *Ficus*; 20%), los de origen mesoamericano (por ej., *Leucaena*, *Heliocarpus*, *Guazuma*; 11%). En este grupo se ven menor representadas los géneros de afinidad afro-americana (por ej., *Andira*, *Tecoma*, *Annona*; 6%), del este asiático (por ej., *Prunus*, *Fraxinus*, *Spondias*; 5%), holártica (por ej., *Quercus*, *Rhamnus*, 4%) meridional andino (*Oreopanax*) y cosmopolitas (*Euphorbia*) con 1% cada uno (Cuadro 3).

Las parcelas de esta asociación se localizaron en los municipios de Tuxtla Gutiérrez, Chiapa de Corzo, Acala, Cintalapa, Jiquipilas, San Fernando, Suchiapa, Villaflores y una parcela en Comitán (Anexo 1). La variación altitudinal incluye un amplio espectro (441-1231 m), la precipitación media anual es de 1045 mm, y la temperatura media anual es de 23.7 °C.

Asociación 3. *Quercus segoviensis* - *Quercus polymorpha* (Queseg-Quepol)

Esta asociación formada por 12 parcelas se encontraron en total 32 especies (8 ± 2.23 promedio por parcela) se distingue por presentar una dominancia del género *Quercus* con un IVI de 63.8%, de los cuales *Q. segoviensis* representa al 43.9%, seguido de *Q. polymorpha* con 8.3% y *Q. crispipilis* con 6.8%. En estas parcelas se encuentran también, aunque menos representadas, especies propias del Bosque Tropical Caducifolio (*sensu* Rzedowski 1978) como *Erythrina chiapasana* (IVI=3.0%), *Acacia pennatula* (2.1%), *Lonchocarpus rugosus* (1.9%), entre otras. El área basal para ésta asociación fue de $1.5 \text{ m}^2 \pm 0.6$. La mayor representación de géneros tuvo un origen neotropical amazónico (por ej., *Lonchocarpus*, *Alvaradoa*, *Lysiloma*; 24%), seguido de los géneros de origen del este asiático (por ej., *Fraxinus*, *Pistacia*, *Prunus*) y pantropical (por ej., *Acacia*, *Erythrina*, *Eugenia*) que tuvieron 20% de representación (Cuadro 3), hubo escasa representación de flora de afinidad afro-americana y meridional andino (4%).

Las parcelas de este grupo se localizaron en los municipios de La Trinitaria y Comitán. Se encuentran desde los 1225 a los 1740 m de altitud, precipitación anual de 990 mm y temperatura media anual de 18.6°C.

Asociación 4. *Quercus peduncularis* – *Bursera bipinnata* (Queped-Burbip)

Esta asociación de 14 parcelas, presentó una riqueza total de (23 especies), 4.1 (± 1.66) especies promedio por parcela (Fig. 4). Hubo una especie que no pudo ser identificada. El género dominante fue *Quercus* (IVI=64.6%), donde *Q. peduncularis* presentó el mayor IVI (54.7%), seguido de *Bursera bipinnata* (10.0%) y *Acacia pennatula* (8.1%). Otras especies típicas del Bosque Tropical Caducifolio fueron *Leucaena collinsii* (2.2%), *Cochlospermum vitifolium* (2.1%), *Heliocarpus reticulatus* (1.7%) y *Pseudobombax ellipticum* y *Bursera excelsa* (1.5% cada una). El área basal para esta asociación fue de $1.2 \text{ m}^2 (\pm 0.35)$.

Hubo un mayor número de géneros de origen neotropical amazónico (por ej., *Bursera*, *Cochlospermum*, *Lonchocarpus*; 50%), seguidos de los de origen mesoamericano (por ej., *Guazuma*, *Heliocarpus*, *Leucaena*; 25%), los géneros de origen pantropical (*Acacia*, *Erythrina* y *Ficus*; 19%) y de origen holártico (*Quercus*, 6%). No se registraron elementos con otras afinidades de origen geográfico.

Esta asociación se distribuye en los municipios de Villaflores, Chiapa de Corzo y Comitán (Anexo 1), en un gradiente altitudinal que varía de 595 a 1373 m; una precipitación media anual de 1135 mm y temperatura media anual de 22.8 °C.

Asociación 5 *Quercus acutifolia* – *Pinus oocarpa* (Queacu-Pinooc)

En este último grupo de 13 parcelas, se registró un total de 13 especies, 3.7 (± 1.25) especies promedio por parcela. Esta asociación tuvo dominancia del género *Quercus* (IVI=63.9%) y *Pinus* (25.5%), las especies dominantes fueron *Quercus acutifolia* y *Pinus oocarpa* con un IVI de 38.8% y 24.2% respectivamente. El área basal fue de 1.4 m²(± 0.4).

Al igual que la asociación 4 (Queped-Burbip), hay una mayor dominancia de géneros de afinidad neotropical amazónica (*Bursera*, *Byrsonima* y *Diphyssa*, 33.3%), seguido por los de afinidad pantropical (*Acacia* y *Erythrina*, 22.2%) y holártica (*Quercus* y *Pinus*, 22%).

Las parcelas se ubican principalmente en el municipio de Villaflores en la reserva de La Sepultura, en una zona de transición entre el bosque tropical caducifolio y el bosque de pino-encino en un intervalo altitudinal de 810-1064 m; una precipitación media anual de 999.7 mm y temperatura media anual de 22.9 °C.

Cuadro 3. Porcentaje de géneros según su afinidad geográfica en las cinco asociaciones.

Origen geográfico	Matopo-Tertep	Bursim-Cocvit	Queseg-Quepol	Queped-Burbip	Queacu-Pinooc
Afro-americana	4	6	4	0	0
Cosmopolita	0	1	0	0	0
Este Asiático	9	5	20	0	11
Holártica	0	4	12	6	22
Meridional andina	2	1	4	0	0
Mesoamérica	13	11	16	25	11
Neotropical amazónica	37	53	24	50	33
Pantropical	35	20	20	19	22
Total	100	100	100	100	100

Diversidad

Se calcularon los índices de concentración de Simpson (D), el inverso de Simpson ($\text{Inv}D = 1/D$), índice de Shannon H' y alfa de Fisher; debido a que todos ellos fueron consistentes en sus resultados, se optó por presentar solamente los resultados del $\text{Inv}D$, en el sentido de lo que sugiere Rosenzweig (1995). De acuerdo con esto, la diversidad es estadísticamente diferente entre las asociaciones ($F_{4, 92} = 31.7, p \leq 0.001$). La asociación Matopo-Tertep es la más equitativa ($\text{Inv}D = 0.09 \pm 0.04$), seguido de la asociación Bursim-Cocvit (0.16 ± 0.11), mientras que la asociación Queacu-Pinooc fue la menos equitativa (0.6 ± 0.17 ; Fig.5).

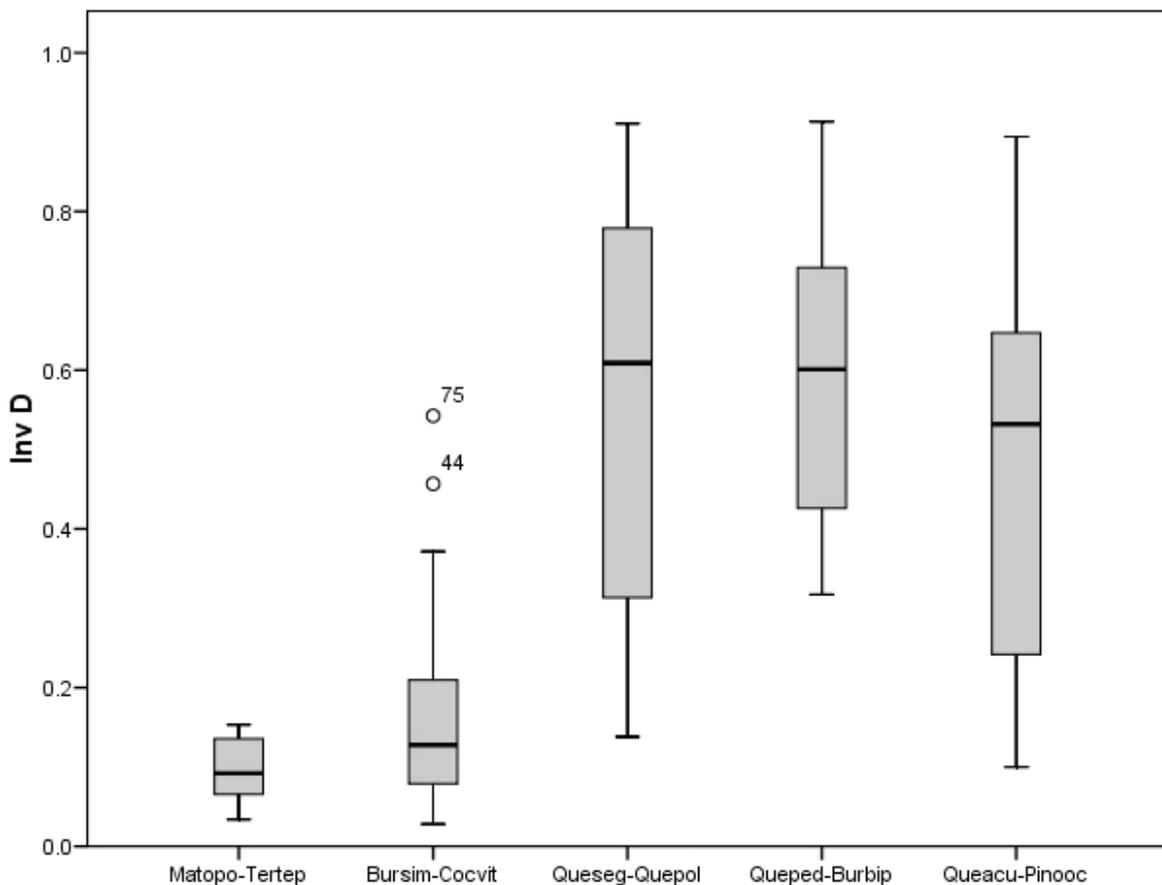


Fig. 5. Diagrama de caja (mediana \pm cuartil inferior y superior) para los valores de la diversidad por el índice de Simpson ($\text{Inv}D$) para las cinco asociaciones.

Se calculó el índice de similitud de Jaccard (I_j) para cada combinación de parcelas dentro de las asociaciones vegetales. Hubo asociaciones que no compartieron especies (Matopo-Tertep y Queacu-Pinooc) hasta las que tuvieron un 7% de similitud (Queped-Burbip y Queacu-Pinooc; Cuadro 4). En general el índice de Jaccard fue muy bajo, lo que indica que las asociaciones vegetales albergan una composición diferida de especies (Cuadro 4), por lo tanto las asociaciones vegetales tiene una alta complementariedad.

Cuadro 4. Índice de Jaccard entre las asociaciones vegetales.

	Bursim-Cocvit	Queseg-Quepol	Queped-Burbip	Queacu-Pinooc
Matopo-Tertep	0.035	0.013	0.002	0
Bursim-Cocvit		0.011	0.036	0.005
Queseg-Quepol			0.036	0.007
Queped-Burbip				0.078

Afinidad sucesional

La identificación de las especies por su afinidad sucesional ayuda a inferir el estado de desarrollo de una comunidad vegetal y va más allá de solo registrar la diversidad numérica representada dentro de las parcelas. En general, la composición de las parcelas varió en su representatividad de especies con distinta afinidad sucesional y fue estadísticamente significativa entre las asociaciones ($\chi^2 = 2339.24$; $gl = 12$; $p \leq 0.001$). Se registró una mayor frecuencia de especies secundarias iniciales (46%), seguido por especies pioneras (26%), especies secundarias tardías (17%) y climácicas (11%).

Las especies secundarias iniciales dominan tres de las cinco asociaciones (Fig. 6). En la asociación Queped-Burbip y Queacu-Pinooc las especies climácicas no estuvieron representadas, en cambio la asociación Matopo-Tertep estuvo representada por una mayor composición de especies climácicas, lo que indica un estado sucesional tardío de las parcelas muestreadas en la región (Fig. 6).

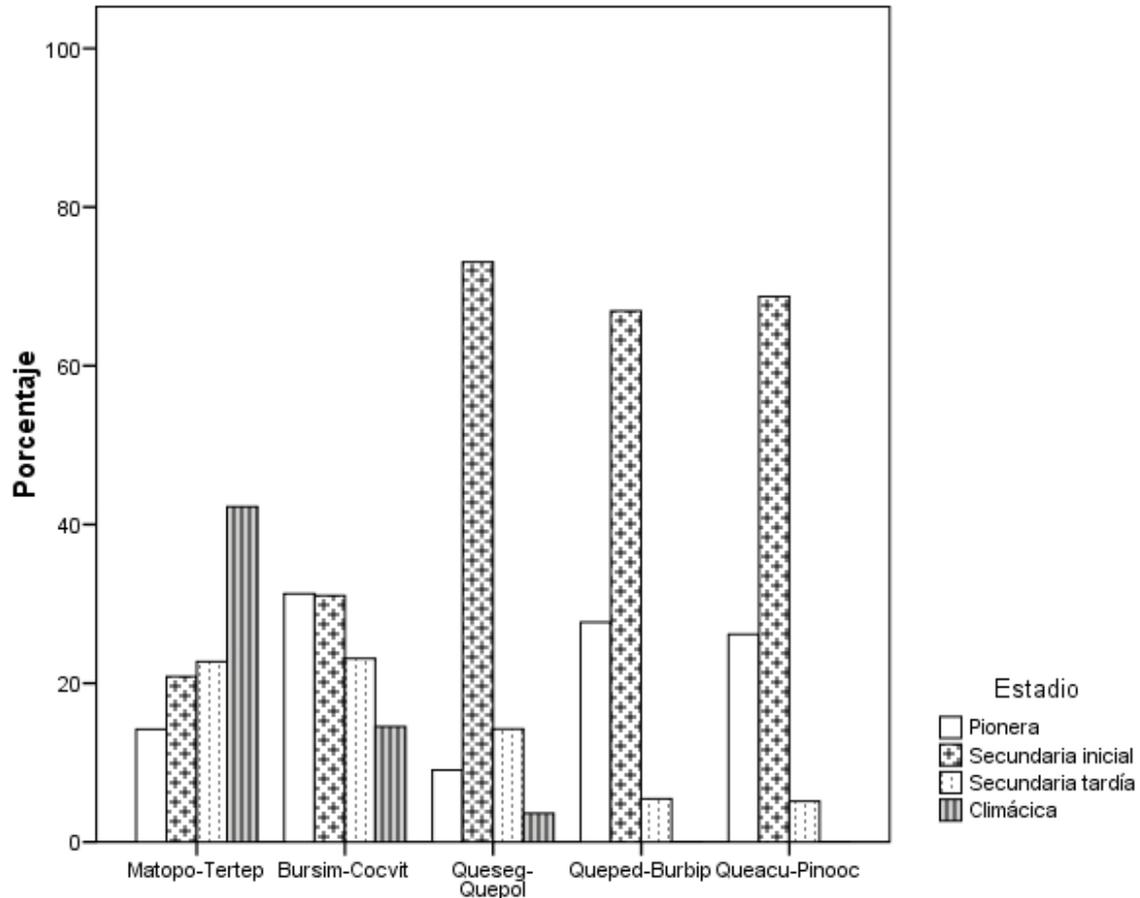


Fig. 6. Porcentaje de especies por estado sucesional en cada uno de las cinco asociaciones en el Bosque Tropical Seco en Chiapas.

Patrones en la diversidad y análisis multivariante

El análisis DCA mostró un gradiente amplio en la ordenación de las parcelas en los dos ejes principales (Fig. 7). Los eigenvalues para los dos primeros ejes del DCA fueron (0.916 y 0.864). Los datos muestran un efecto de “arco” propio de distribuciones que muestran una alta heterogeneidad (Oksanen, 2008). Los coeficientes de determinación para las correlaciones entre las distancias de ordenación para los tres ejes tuvieron una r^2 acumulada de 0.456, el eje 1 con una r^2 de 0.25, el eje 2 con 0.16 y 0.05 el tercer eje. La parcela 44 se encuentra aislada de las demás parcelas lo cual hace que el eje 1 se distienda más. En la ordenación se reconocen las cinco asociaciones obtenidas previamente con el análisis Twinspan (Fig. 8). La asociación Queped-Burbip y Queacu-Pinooc se encuentran más cercanos en el eje 2, mientras que la asociación Matopo-Tertep se encuentra bien separada en el eje 2; la asociación Queseg-Quepol se separa de los demás en el eje

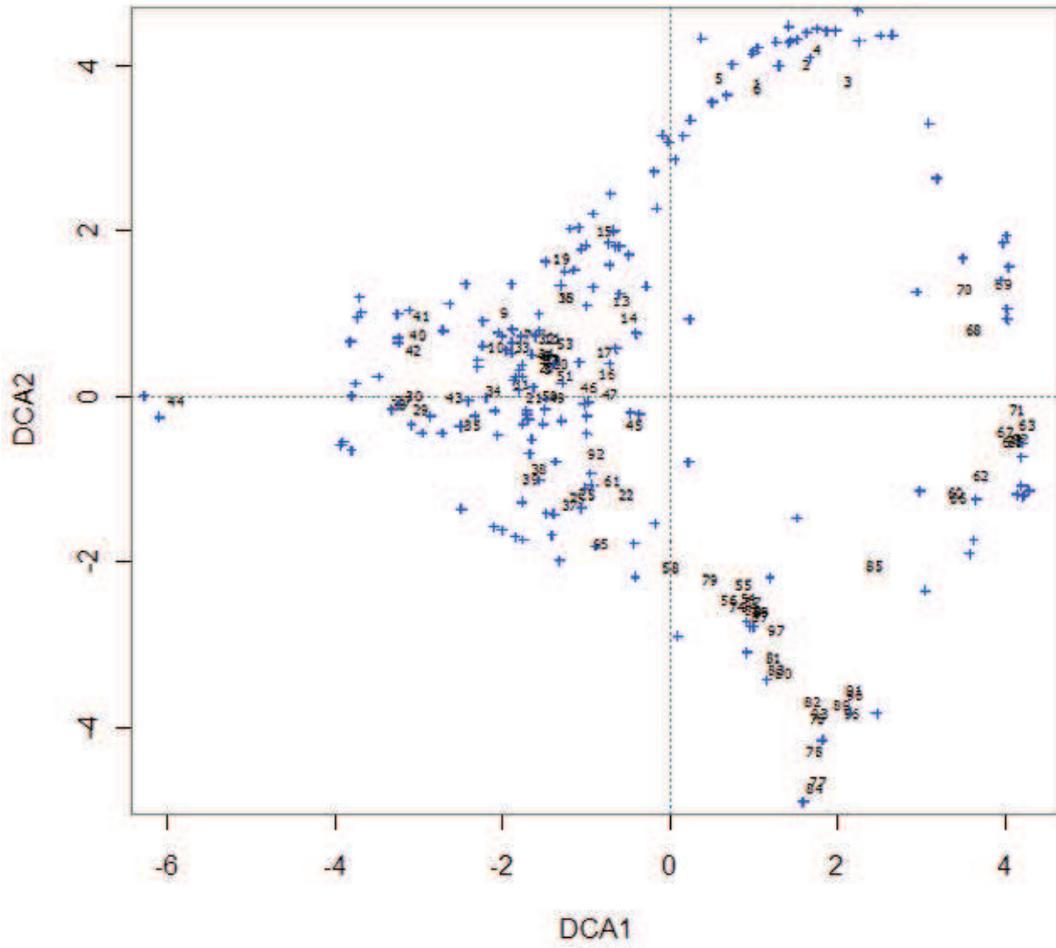


Fig. 7. Análisis DCA de las 97 parcelas del Bosque Tropical Seco en Chiapas. Las cruces representan las especies y con número las parcelas.

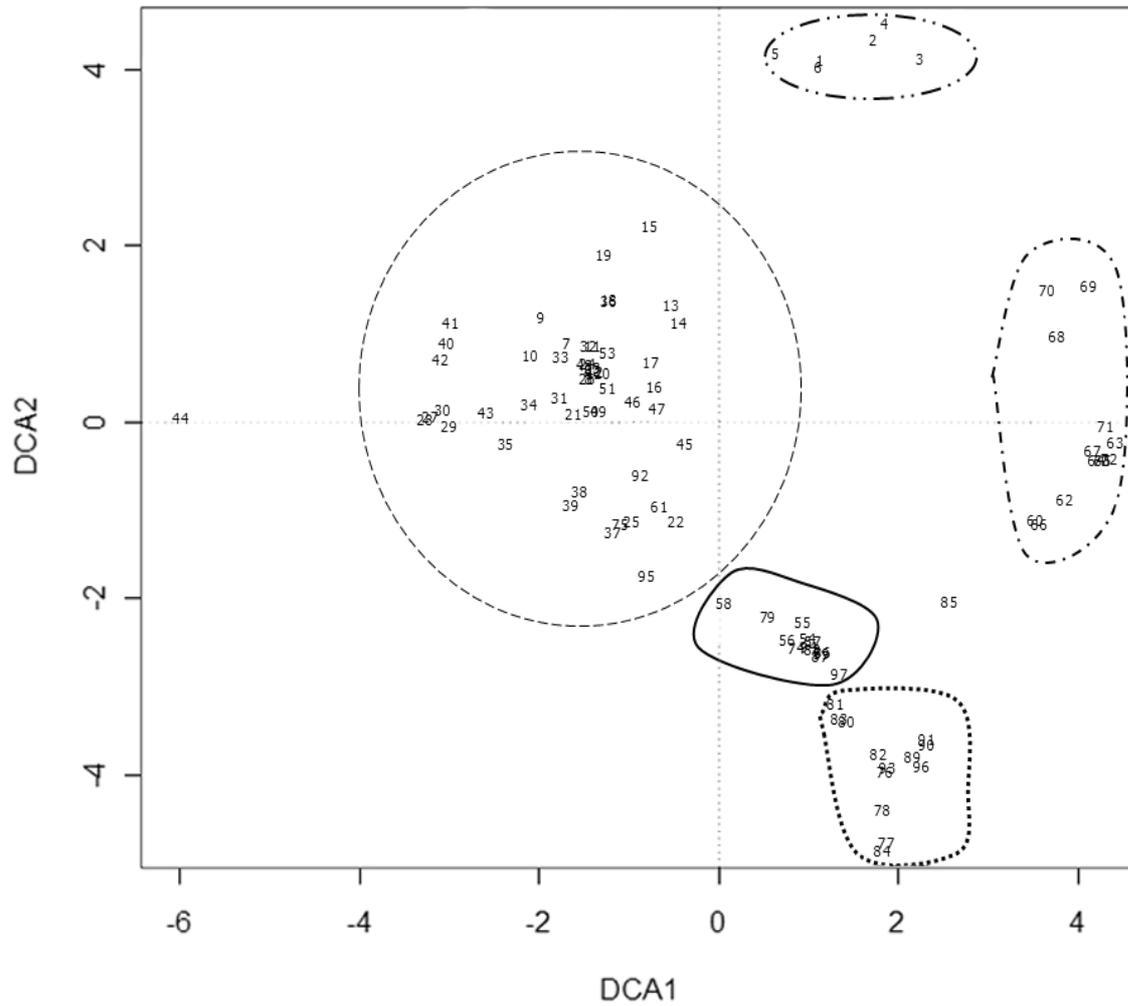


Fig. 8. Distribución de las 97 parcelas del BTS en Chiapas a lo largo de los dos ejes de ordenación con las asociaciones vegetales obtenidas previamente con el análisis Twinspan. Separación de las asociaciones: Asociación Matopo-Tertep guión con dos puntos, Asociación Bursim-Cocvit guiones, Asociación Queseg-Quepol guión y punto, Asociación Queped-Burbip línea continua, Asociación Queacu-Pinooc, puntos.

El análisis de ordenación con el método NMDS mostró que las parcelas se distribuyen de manera muy regular a lo largo de los dos. Se realizó un ajuste de las cotas altitudinales y de *ETRA* para representarlas en el gradiente de la ordenación (Fig. 9). Las variables *T_{máx}* y *T_{mín}* se vuelven redundantes en el análisis, por tanto se redujo el modelo y se omite la *T_{mín}*. La mayoría de las parcelas se encuentran en las cotas de más de 860 mm de *ETRA*. Las parcelas pertenecientes a la asociación Queseg-Quepol son las más altas, y las que cuentan con una *ETRA* más baja. Las asociaciones Queped-Burbip y Queacu-Pinooc tienen altitudes medias y se agrupan en la parte positiva del eje 1 (Fig. 9). La *ETRA*, *T_{máx}* y altitud explican la ordenación de las parcelas en el eje 2 y la ubicación de las parcelas en el eje 1 tiene relación con la composición de especies de acuerdo a su afinidad sucesional (Fig. 9), ya que en extremo positivo del eje 1 y entre los valores de 0 a -1 en el eje 2 se encuentran las parcelas de la asociación Queacu-Pinooc y Queped-Burbip, las cuales no cuentan con especies climácicas y tienen un alto porcentaje de especies secundarias iniciales (Fig. 6) y las parcelas que pertenecen a las asociaciones Matopo-Tertep y Bursim-Cocvit se encuentran en los valores negativos del eje 1 a todo lo largo del eje 2.

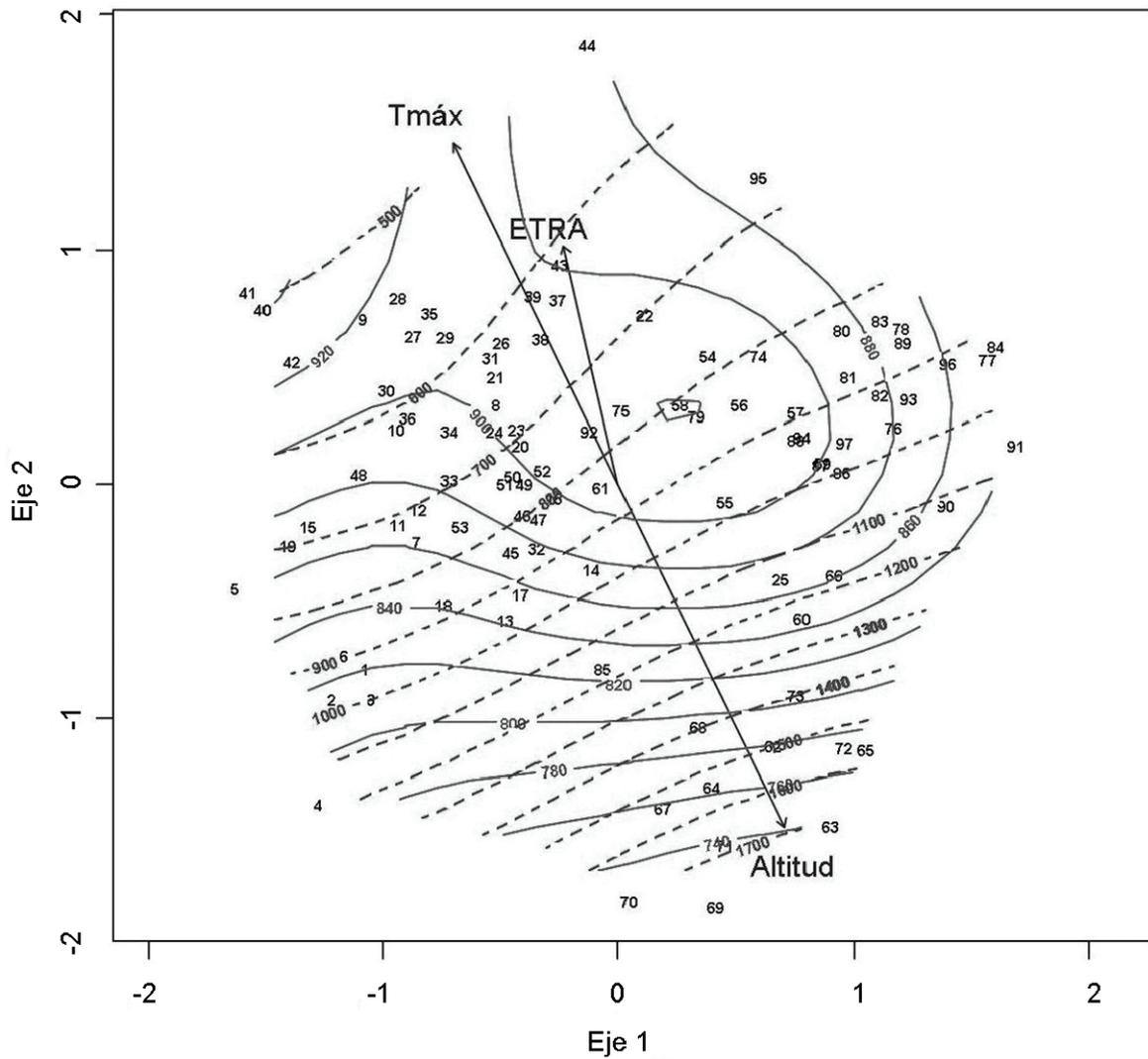


Fig. 9. Ordenación no métrica multidimensional en los ejes 1 y 2 de las parcelas con el ajuste de las variables ambientales y el ajuste en la superficie con las cotas altitudinales (líneas discontinuas) y las cotas de ETRA (líneas contiunas). ETRA=evapotranspiración real anual, Tmáx= temperatura máxima en el mes mas caliente y Altitud.

Para analizar la correlación de las variables ambientales con la diversidad de las parcelas, se realizaron correlaciones bivariadas con el coeficiente de correlación de Pearson (Cuadro 5), excepto para la $T_{mín}$ debido a que está altamente correlacionada con la $T_{máx}$. Hubo relación entre la $T_{máx}$ y la diversidad, mientras más temperatura haya, mayor será la diversidad. La altitud y la diferencia de altitudes ($dif.alt$) tienen una correlación inversa con la diversidad, es decir que es más probable que la diversidad sea mayor en tanto las parcelas se distribuyan en bajas altitudes (Cuadro 5 y Fig. 10a). La $ETRA$ no fue significativa pues hubo valores altos y bajos para un mismo valor de $ETRA$ (Fig. 10b) por lo tanto no fue posible establecer una tendencia clara. Si bien los valores de r^2 son bajos (Cuadro 5), éstos explican parte de la diversidad existente (Fig. 10 y 11)

Cuadro 5. Coeficiente de correlación de Pearson para el inverso de Simpson ($InvD$) y las variables ambientales ** = $p \leq 0.001$ y el nivel de ajuste al modelo (r^2).

	$T_{máx}$.	$ETRA$	$altitud$	$dif.alt$
Correlación de Pearson	-0.421	-0.125	0.431	-0.431
p	0.000**	0.224	0.000**	0.000**
r^2	0.18	0.016	0.19	0.19

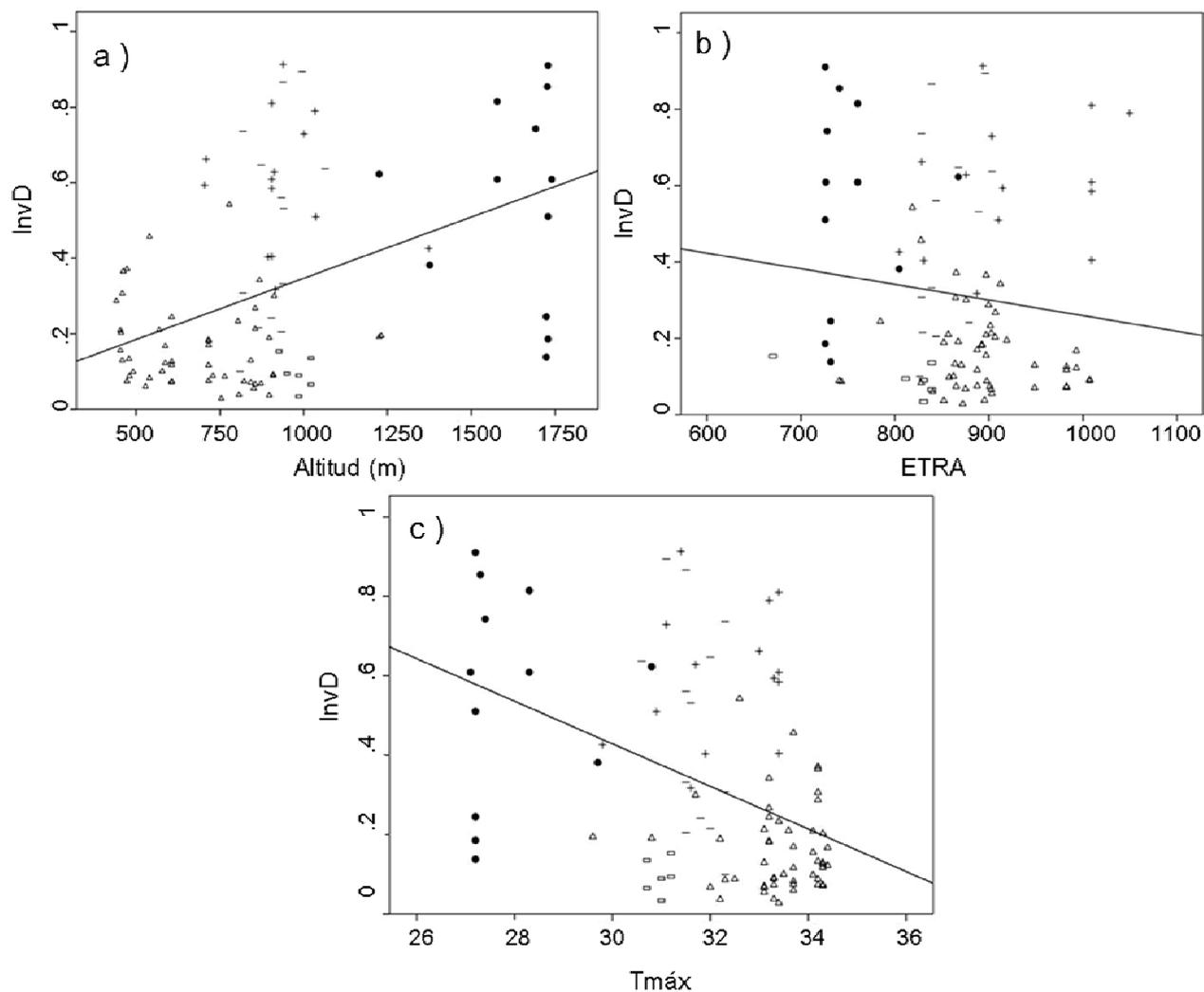


Fig.10. Relación entre las variables ambientales a) Altitud y b) ETRA = evapotranspiración real anual y c) Tmáx = temperatura máxima con la diversidad (InvD). Rectángulos = Asociación Matopo-Tertep. Triángulos = Asociación Bursim-Cocvit. Círculos rellenos = Asociación Queseg-Quepol. Cruces = Asociación Queped-Burbip. Guiones = Asociación Queacu-Pinooc.

DISCUSIÓN

Diferentes autores han hecho distintos esfuerzos de clasificación de la vegetación del bosque tropical seco y su delimitación geográfica en México; por ejemplo Rzedowski (1978), Trejo y Dirzo (2002), Becerra (2005), para Mesoamérica, Barrance *et al.* (2009) y para el continente Americano Pennington *et al.* (2009), entre otros. Las asociaciones vegetales obtenidas en este estudio corresponden geográficamente a la clasificación de estos autores. Aunque en nuestro caso, se han incluido dos asociaciones cuya composición está dominada por especies con afinidad holártica, climáticamente comparten los mismos atributos del bosque seco y este criterio ha sido utilizado en sentido amplio para denotar a los bosques tropicales secos estacionales (Pennington *et al.* 2009).

Florísticamente hablando, en la vegetación muestreada la familia con mayor número de especies fue Leguminosae, lo cual coincide con los resultados de otros estudios en bosques secos en otras regiones en México a nivel local como la estación biológica de Chamela en Jalisco (Lott *et al.* 1987), Colima (Salinas-Melgoza, 2007), la cuenca del Balsas en Guerrero (Pineda-García *et al.* 2007), la sierra de Nizanda en Oaxaca (Pérez-García *et al.* 2001) y haciendo una sumatoria de trabajos en el Bosque Tropical Seco a nivel continental se repite éste patrón (Pennington *et al.* 2009). Sin embargo, en términos de la contribución del Índice de Valor de Importancia (IVI), la familia Fagaceae fue la más representativa (IVI= 38.3%), a pesar de estar ausente en dos de las cinco asociaciones, seguido de Leguminosae (10.4%) y Burseraceae (8%). Asimismo, en general, el género *Quercus* fue el que dominó (IVI=38.4%), seguido de *Bursera* (IVI=7.2%); ambos géneros pertenecientes a diferente origen fitogeográfico que permiten reconocer fisonómicamente a los bosques secos de montaña (dominados por *Quercus*) y los bosques cálido-secos (representados por *Bursera*).

La vegetación de la Depresión Central de Chiapas a pesar de ser considerada convencionalmente como una sola identidad florística (por ej., Reyes-García y Souza, 1997; Rzedowski, 1978; Breedlove, 1981; González-Espinosa *et al.* 2005), en realidad es un conjunto de diversas asociaciones de vegetación representadas en al menos cinco grupos definidos por el análisis de Twinspan. Hay que recordar las analogías y similitudes fisonómicas entre diferentes comunidades vegetales como la Selva Baja Caducifolia, Selva Mediana Subcaducifolia, Bosque de Pino-Encino, e incluso Encinares (Miranda y Hernández, 1963; Bosque de *Quercus* Rzedowski, 1978).

Entre las cinco asociaciones obtenidas se encontró que la diversidad de especies arbóreas fue mayor en la asociación Matopo-Tertep; está formada por varias especies que no aparecen en las demás asociaciones. Por su ubicación, el ambiente es más húmedo y favoreció una mayor representación de especies típicamente encontrados en bosques húmedos y en estadio sucesional climácico, como *Nectandra salicifolia* y *N. reticulata*,

Persea liebmannii, *Terminalia oblonga*. Esta localidad se encuentra en el límite entre la región cálido-húmeda en la reserva de El Ocote y la región propiamente cálido seca de la Depresión Central de Chiapas.

En la asociación Bursim-Cocvit la especie *Bursera simaruba* fue la más abundante, lo cual concuerda como rasgo característico de las selvas bajas caducifolias de otras regiones de México (Rzedowski 1978; Pineda-García *et al.* 2007, Pennington *et al.* 2009) Esta asociación florísticamente se asocia con el Bosque Tropical Caducifolio, *sensu* Rzedowski (1978). La parcela número 61 ubicada en Comitán, si bien geográficamente se encuentra localizada más cercanamente a las parcelas del grupo Queseg-Quepol, por la presencia y abundancia de especies como *Thevetia ovata* y *Bursera bipinnata* tiene también mayores afinidades con ésta asociación.

Por otro lado, la asociación Queped-Burbip representa una zona de transición de los bosques estacionales caducifolios, por un lado los encinares secos a mayores elevaciones y el bosque tropical caducifolio a altitudes menores. De ahí la codominancia de *Quercus* y *Bursera* y conforme el aumento de la altitud, la dominancia de *Quercus* se hace más evidente (Queseg-Quepol y Queacu-Pinooc). Por el régimen climático compartido entre estas asociaciones, se considera que son un tipo de vegetación que se ha ajustado a climas cálido-fríos y resguardan especies de diferentes afinidades geográficas.

La alta complementariedad entre las asociaciones vegetales tiene implicaciones desde el punto de vista de la conservación. Al haber un recambio importante de especies, se vuelve necesaria la conservación de diferentes unidades de bosque, para así asegurar la conservación de un mayor número de especies. Una alta diversidad beta significa que la composición de especies varía de un sitio a otro y que por lo tanto una reserva establecida en un sitio no necesariamente incluirá a las especies que se encuentren en otros sitios (Rodríguez y Arita, 2004). Éste concepto ha surgido en el contexto del diseño de reservas (Margules *et al.* 1988; Pressey *et al.* 1993) y para fines de conservación para diferentes grupos taxonómicos como mamíferos (Arita *et al.* 1997), aves (Blackburn y Gaston 1996; Williams *et al.* 1999), anfibios (Poynton y Boycott 1996).

El estudio de Castillo-Campos y colaboradores (2008) sugieren que es necesaria entonces la conservación de bosques secundarios y primarios pues complementan la diversidad total, ya que difieren en composición, lo cual se confirma en este estudio pues a nivel local existen asociaciones de especies que no se repiten en otros sitios y no hubo una sola especie que estuvo presente en todos los sitios de muestreo.

Las etapas sucesionales de las plantas han sido utilizadas como una buena herramienta para clasificar ecológicamente a la vegetación (González-Espinosa *et al.* 1991). En el entendido de que las especies tienen un tiempo en el cual se incorporan dentro de la composición de una comunidad dada, la representación proporcional de especies que

comparten una misma etapa sucesional nos indica la edad o madurez de dicha comunidad. En este caso, la vegetación en la Depresión Central está preponderantemente representada por las especies secundarias iniciales, pero la composición difiere entre las asociaciones (Fig. 6). La excepción es la asociación Matopo-Tertep la cual está dominada por especies climácicas, lo que indica un estado de sucesión más avanzado y de conservación mayor debido también por la menor incidencia antrópica en ésta zona.

Los grupos Queped-Burbip y Queacu-Pinooc no cuentan con representación de especies climácicas en su composición (Fig. 6), lo que indica que se trata de parcelas en estado de sucesión inicial o son el resultado de comunidades perturbadas, éste es un patrón encontrado en los bosques secos en México Trejo y Dirzo (2002) que según el trabajo de éstos autores menos del 27% de los bosques secos permanecen en buen estado.

La distribución actual de los bosques secos en México representa sólo una fracción de su cobertura original, en su mayoría, en su mayoría debido a la conversión a agricultura o a otros usos del suelo (Maass, 1995; FAO, 2007). En campo se trató de seleccionar sitios conservados o con cobertura densa, pero lo cierto es que la región central de Chiapas, ha sufrido un cambio de uso de suelo constante a través de las décadas y aún siglos (Zebadúa, 1999). La vegetación más conservada se encuentra en las laderas con pendiente donde es menos propicio el cultivo de maíz y frijol, entre otros cultivos, aunque si se destinan al pastoreo itinerante. La agricultura de temporal y la agricultura de riego ha ido en aumento dentro de la cobertura de Chiapas (Cuadro 2).

En la actualidad, la mayoría de los paisajes de BTS son mosaicos de tierras agrícolas, vegetación secundaria, y parches de vegetación primaria relativamente conservada (Castillo-Campos *et al.* 2008). El constante cambio de uso de suelo da como consecuencia un mosaico complejo a nivel de paisaje, que se ve influenciado por actividades humanas, mismas que no fueron evaluadas directamente en el presente trabajo, pero si se tuvo una evidencia indirecta por medio de la composición de especies en las parcelas de acuerdo a su estadio sucesional.

El disturbio antrópico resulta ser vital para la explicación de la distribución de la diversidad arbórea a escalas de paisaje y ha sido utilizado para evaluar el efecto que tiene sobre la diversidad del bosque mesófilo (Ramírez-Marcial *et al.* 2001; Cayuela *et al.* 2006) pero hay pocos estudios que evalúen este factor para el bosque tropical seco, por ejemplo el de Lebrija-Trejos *et al.* (2008) donde encuentran que sitios más maduros cuentan con una mayor cantidad y densidad de especies. La ordenación de las parcelas a lo largo del eje 1 en el NMDS (Fig. 9) muestra el efecto del disturbio antrópico en la composición de las parcelas de acuerdo a su estadio sucesional y hace que las parcelas se ubiquen distintivamente en un gradiente de comunidades sucesionales tardías a iniciales a lo largo del eje 1.

El análisis DCA distribuye a las parcelas en un eje 1 muy amplio (9.72), pues la parcela 44 se encuentra aislada a la izquierda., esto porque sólo tiene tres especies (*Guazuma ulmifolia*, *Mimosa tenuiflora* y *Cordia alliodora*) y *M. tenuiflora* fue particularmente abundante en esta parcela y sólo la comparte con la parcela 43 que se encuentra en la misma asociación vegetal.

Al correlacionar las variables ambientales con la diversidad se pudieron evaluar las hipótesis de diversidad planteadas de heterogeneidad ambiental (altitud, diferencia de altitudes), severidad de las tensiones ambientales ($T_{máx}$ y $T_{mín}$) y la benignidad ambiental (*ETRA*). Sin embargo estas variables no fueron suficientes para sugerir una relación de causa-efecto en el aumento o disminución de la diversidad total, pues los modelos muestran una muy baja resolución o capacidad predictiva. Sin embargo, si hubo evidencia de que existe una relación entre la diversidad y la altitud, la temperatura mínima en el mes más frío y temperatura máxima en el mes más caliente (Cuadro 4).

González-Espinosa *et al.* (2008, pág. 149) mencionan que a menudo se estudian los patrones de los principales factores determinantes de la riqueza de especies “con estrategias de modelación que pueden adolecer de claridad debido a: (1) uso de un enorme número de variables del ambiente físico sin atención a su posible correlación (y por tanto, su redundancia) ni a su relevancia biológica explícita dentro de un conjunto de hipótesis generales, (2) intentos por relacionar una única variable ambiental (generalmente limitada por los datos disponibles) para después proponerla como la principal causa de la diversidad sólo debido a que ha rendido una correlación significativa, y (3) escasa consideración a la relación entre los factores limitantes y los atributos morfo-fisiológico particulares de diferentes grupos de organismos (por ej., las propiedades del suelo pueden no ser tan limitantes para las epífitas como para los árboles que las sostienen; la temperatura por sí misma puede ser más limitante para animales ectotérmicos que para aves y mamíferos, etc.)”.

La *ETRA* se encontró útil para explicar la variación espacial de la diversidad de árboles de Chiapas en un estudio previo (González-Espinosa *et al.* 2004), sin embargo en el presente estudio ésta variable no mostró un poder explicativo ($p=0.309$; Fig. 10), posiblemente debido a que se analizó en una región mas pequeña en un intervalo de heterogeneidad menor, pues esta variable tuvo un intervalo relativamente pequeño (670 mm a 1049 mm), comparado con el estudio citado que incluyó una variación de 860 a 1500. No fue una variable suficientemente robusta para explicar la diversidad con precisión, pues en niveles bajos de *ETRA* el valor de equidad ($InvD$) puede ser igualmente alto o bajo (Fig. 10b), lo cual muestra una complejidad en el sistema de la Depresión Central donde hay respuestas muy heterogéneas y no es posible encontrar una respuesta lineal general a esta escala.

Hay evidencia entonces de que aunque se presenten las condiciones ideales para que exista una mayor cantidad de especies por sus condiciones climáticas, tal benignidad ambiental se ve mermada por el disturbio antrópico, o puede ocurrir lo contrario, sitios relativamente pobres de especies pudieron haber estado bien conservados y por eso fueron considerados en el censo. Entonces por estas perturbaciones no medidas los modelos predictivos tienen discrepancias con lo que puede pasar en campo (Golicher *et al.* 2008).

El uso de variables ambientales en las evaluaciones de diversidad biológica es un tema controvertido, ya que los resultados aportados por las diferentes variables usadas (p. ej. la temperatura, la precipitación, el tipo de suelo, la geología, el relieve del terreno, la inclinación de la pendiente o la exposición solar) se encuentran fuertemente determinadas por la escala del estudio (Francis y Currie 2003; Pianka, 1966; Stephenson 1990; Rosenzweig y Abramsky, 1993; Scheiner y Rey-Benayas 1994; Huston, 1999; Alard y Poudevigne, 2000; Pyke *et al.* 2001; Rey-Benayas y Scheiner 2002). En este tipo de ejercicios, donde existen limitantes logísticas, la elección de una variable particular depende en gran medida de su disponibilidad a una buena escala

La base de datos de Worldclim-Bioclim tiene una resolución más alta, y un mayor número de estaciones meteorológicas que otras bases de datos anteriores disponibles (New *et al.* 2002), sin embargo se asume que existe una baja densidad de estaciones meteorológicas disponibles, y repercute en la calidad de la información en superficies con una variabilidad climática considerable y con cambios altitudinales abruptos y no se capturan todas las variaciones que pueden ocurrir con una resolución de 1 km en particular de las precipitaciones en las zonas montañosas, pero este fenómeno sucede sobre todo en altitudes mayores a las registradas en el presente trabajo (Hijmans *et al.* 2005), éstos modelos de interpolación resultan vitales en zonas donde se carece de datos climáticos tomados directamente de campo como en este caso, pues es información disponible

CONCLUSIONES

Se concluye que el sistema del bosque seco tropical de la Depresión Central de Chiapas es complejo y heterogéneo en altitud, exposiciones de laderas, pendientes, temperatura, humedad y disturbio antrópico, por ello no es posible derivar una respuesta lineal en este gradiente, sino que tiene múltiples funciones de acuerdo a la combinación de elementos ambientales y antrópicos, sino que tiene múltiples funciones de acuerdo a la combinación de elementos ambientales y antrópicos.

Es difícil detectar patrones predictivos de la distribución taxonómica de acuerdo a un conjunto de variables que ocurren en tiempo y espacio diferente bajo condiciones locales muy distintas una de la otra

La composición florística de acuerdo a su funcionalidad ambiental, es decir su estadio sucesional, difirió a lo largo de los grupos de vegetación, lo que permite establecer los diferentes escenarios sucesionales.

Las asociaciones vegetales son muy disímiles entre sí, lo que implica que para propuestas de conservación se vuelve necesario el abarcar la conservación de diferentes unidades de bosque, para así asegurar la conservación de un mayor número de especies.

Con este trabajo se ha podido vislumbrar la composición florística en la Depresión Central y su asociación con algunas variables ambientales y la compleja heterogeneidad del sistema y de las especies que lo componen.

LITERATURA CITADA

- Alard D. y Poudevigne I. 2000. Diversity patterns in grasslands along a landscape gradient in Northwestern France. *Journal of Vegetation Science* **11**: 287-294.
- Arita W.H.T., Figueroa F., Frisch A., Rodríguez P. y Santos-del Prado K. 1997. Geographical range sizes and the conservation of Mexican mammals. *Conservation Biology* **11**: 92-100.
- Balvanera P. y Aguirre E. 2006. Tree diversity, environmental heterogeneity, and productivity in a Mexican tropical dry forest. *Biotropica* **38**: 479–491.
- Barbour M.G., Burk J.H., Pitts W.D., Gilliam F.S., y Schwartz M.W. 1999. *Terrestrial Plant Ecology*. 3a ed. Addison Wesley Longman Inc. EUA. 649 p
- Barrance A., Schreckenber K. y Gordon J. 2009. Conservation through use: lessons from the Mesoamerican dry forest. Overseas Development Institute. Reino Unido 124 p.
- Bazzaz F.A. 1996. *Plants in changing environments*. Cambridge University Press. Reino Unido. 264 p.
- Beard J.S. 1955. The classification of tropical American vegetation types. *Ecology* **36**:89-100
- Becerra J. X. 2005. Timing the origin and expansion of the Mexican tropical dry forest. *Proceedings of the National Academy of Sciences* **102**:10919-10923.
- Becker A, Körner C., Brun J.J., Guisan A., y Tappeine U. 2007. Ecological and land use studies along elevational gradients. *Mountain Research and Development* **27**:58–65.
- Begon M., Harper J.L. y Townsend C.R. 1990. *Ecology: individuals, populations and communities*. 2da ed. Blackwell publishing. Reino Unido. 738 p.
- Blackburn T.M y Gaston K.J. 1996. The distribution of bird species in the New World: patterns in species turnover. *Oikos* **77**:146-152
- Breedlove D. 1981. *Flora of Chiapas. Part I: Introduction to the flora of Chiapas*. California Academy of Sciences. EUA. 35 p.
- Breedlove D. 1986. *Listados florísticos de México. IV. Flora de Chiapas*. Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México, México. 246 p.
- Camacho-Cruz A., González-Espinosa M., J.H.D. Wolf y de Jong B.H.J. 2000. Germination and survival of tree species in disturbed forests of the highlands of Chiapas, México. *Canadian Journal of Botany* **78**: 1309-1318.
- Castillo-Campos G., Halffter G. y Moreno C.E. 2008. Primary and secondary vegetation patches as contributors to floristic diversity in a tropical deciduous forest landscape. *Biodiversity and Conservation* **17**:1701–1714.
- Cayuela, L., Golicher D., Rey-Benayas J.M., González-Espinosa M. y Ramírez-Marcial N. 2006. Fragmentation, disturbance and tree diversity conservation in tropical montane forests. *Journal of Applied Ecology* **43**:1172–1181.

- Colwell R.K. 2006. EstimateS: Statistical estimation of species richness and shared species from samples. Version 8. Persistent URL <purl.oclc.org/estimates>
- Connell J.H. 1978. Diversity in tropical rainforests and coral reefs. *Science* **199**:1302-1310
- Connell J.H. y Slatyer R.O. 1977. Mechanisms of succession in natural communities and their role in community stability and organization. *American Naturalist* **111**:1119-1144.
- Cuevas-Arellano H.B. Cambio de la cobertura y del uso de suelo en el estado de Colima (1976-1993-2001). Tesis de licenciatura, Facultad de Biología, Universidad Michoacana de San Nicolás de Hidalgo, Morelia, México. 205 pp.
- Cummins K.W. 1974. Structure and function of stream ecosystems. *Bioscience* **24**: 631-641.
- Currie D.J., Mittelbach G.G., Cornell H.V., Field R., Guégan J., Hawkins B.A., Kaufman D.M., Kerr J.T., Oberdorff T., O'Brien E. y Turner J.R.G. 2004. Predictions and tests of climate-based hypotheses of broad-scale variation in taxonomic richness. *Ecology Letters* **7**: 1121–1134.
- Currie D.J. y Paquin V. 1987. Large-scale biogeographical patterns of species richness in trees. *Nature* **329**: 326–327.
- FAO. 2007. State of the world's forests 2007. FAO, Roma, Italia.
- Figueras S.M. 2000. Introducción al Análisis Multivariante. 5campus.com. Estadística. <http://www.5campus.com/leccion/anamul> consultado: 12 Diciembre 2009.
- Finegan B. 1984. Forest succession. *Nature* **312**:109-114.
- Finegan B. 1996. Pattern and process in neotropical secondary rain forest: The first 100 years of succession. *Tree* **11**:119-124.
- Fisher R.A., Corbett A.S. y Williams C. B. 1943. The relationship between the number of species and the number of individual in a random sample of an animal population. *Journal Animal Ecology* **12**:42-58.
- Francis A.P. y Currie D.J. 2003. A globally consistent richness-climate relationship for angiosperms. *The American Naturalist* **161**:523-536.
- Gentry A. H. 1982. Patterns of Neotropical plant species diversity. *Evolutionary Biology* **15**:1-4.
- Gentry A.H. 1988. Changes in plant community diversity and floristic composition on environmental and geographical gradients. *Annals of the Missouri Botanical Garden* **75**:1–34.
- Gerhardt F. y Foster D.R. 2000. Physiographical and historical effects on forest vegetation in Central New England, USA. *Journal of Biogeography* **29**:1421-1437.
- Gillespie T.W., Grijalva A. y Farris C.N. 2000. Diversity, composition, and structure of tropical dry forests in Central America. *Plant Ecology* **147**:37–47.

- Godefroid S., Rucquoj S. y Koedam N. 2006. Spatial variability of summer microclimates and plant species response along transects within clearcuts in a beech forest. *Plant Ecology* **185**:107–121
- Golicher D., Cayuela L., Alkemade R., González-Espinosa M. y Ramírez-Marcial N. 2008. Applying climatically associated species pools to the modelling of compositional change in tropical montane forests. *Global Ecology and Biogeography* **17**:262–273
- González-Espinosa M., Quintana-Ascencio P.F., Ramírez-Marcial N. y Gaytán-Guzmán P. 1991. Secondary succession in disturbed *Pinus-Quercus* forests of the highlands of Chiapas, México. *Journal of Vegetation Science* **2**:351-360.
- González-Espinosa M., Ochoa-Gaona S., Ramírez-Marcial N., y Quintana-Ascencio P.F. 1997. Contexto vegetacional y florístico de la agricultura. En: Parra M. y Díaz Hernández B.M. Eds. Los Altos de Chiapas: agricultura y crisis rural. El Colegio de la Frontera Sur. México. 85-117.
- González-Espinosa M., Rey-Benayas J.M., Ramírez-Marcial N., Huston M.A. y Golicher D.. 2004. Tree diversity in the northern Neotropics: regional patterns in highly diverse Chiapas, Mexico. *Ecography* **27**:741-756.
- González-Espinosa M., Ramírez-Marcial N., Méndez-Dewar G., Galindo-Jaimes L. y Golicher D. 2005. Riqueza de especies de árboles en Chiapas: variación espacial y dimensiones ambientales asociadas a nivel regional. En: González-Espinosa, M., Ramírez-Marcial N., Ruiz Montoya L. Coord. Diversidad biológica en Chiapas. Plaza y Valdés, México. 81-126
- González-Espinosa M., Ramírez-Marcial N. y Rey-Benayas J.M. 2008. Variación espacial de la diversidad arbórea de Chiapas: patrones regionales y jerarquía de factores determinantes. En: Sánchez-Velázquez L.R., Galindo-González J. y Díaz-Fleischer F. Eds. Ecología, Manejo y Conservación de los Ecosistemas de Montaña en México. Mundi-Prensa. México. 147-166.
- Hayek L. A. y Buzas M.A. 1997. Surveying natural populations. Columbia University Press. E.U.A. 563 p.
- Hijmans R.J., Cameron S.E., Parra J.L., Jones P.G. y Jarvis A. 2005. Very high resolution interpolated climate surfaces for global land areas. *International Journal of Climatology* **25**:1965-1978.
- Hill M.O. 1994. DECORANA and TWISPAN, for ordination and classification of multivariate species data: a new edition, together with supporting programs, in FORTRAN 77. Reino Unido. 58 p.
- Huston M.A. 1979. A general hypothesis of species diversity. *American Naturalist* **113**:81-101.
- Huston M.A. 1993. Biological diversity, soils, and economics. *Science* **262**:1676-1680

- Huston M.A. 1999. Local processes and regional patterns: appropriate scales for understanding variation in the diversity of plants and animals. *Oikos* **86**:393-401.
- Hutchinson G.E. 1959. Homage to Santa Rosalia, or why are there so many kinds of animals? *American Naturalist* **93**: 145-159.
- INEGI 1975. Vegetación 1975 conjunto de datos del ordenamiento territorial estatal. Escala 1:1'000,000 Serie I.
- INEGI 1993. Vegetación 1993 conjunto de datos del ordenamiento territorial estatal. Escala 1:250,000. Serie II.
- INEGI 2000. Uso del Suelo y Vegetación 2000 conjunto de datos del ordenamiento territorial estatal. Escala 1:250,000.
- Janzen D. 1988. Management of habitat fragments in a tropical dry forest: growth. *Annals Missouri Botanical Garden* **75**: 105–116.
- Kleidon A. y Mooney H.A. 2000. A global distribution of biodiversity inferred from climatic constraints: results from a process-based modeling study. *Global Change Biology* **6**:507-523.
- Körner C. 2000. Why are there global gradients in species richness? Mountains may hold the answer. *Trends in Ecology and Evolution* **15**:513–514.
- Lebrija-Trejos E. y Bongers F., Pérez-García E.A. y Meave J.A. 2008. Successional change and resilience of a very dry tropical deciduous forest following shifting agriculture. *Biotropica* **40**:422-431.
- López-Barrera F. y González-Espinosa M.. 2000. Influence of litter on emergence and early growth of *Quercus rugosa*: a laboratory study. *New Forests* **21**:59-70.
- Lott E.J., Bullock S.H., Solís-Magallanes A. 1987. Floristic diversity and structure of upland and arroyo forests of Coastal Jalisco. *Biotropica* **19**:228-235
- Lozano P., Busmann R., Kupers M., Lozano D. 2008. Deslizamientos naturales y comunidades pioneras de ecosistemas montanos al Occidente del Parque Nacional Podocarpus (Ecuador). *Caldasia* **30**:1-19.
www.unal.edu.co/icn/publicaciones/caldasia.htm
- Luna C.M., Plascencia H., Díaz B., Catalán F. 1984. La producción agrícola en la subregión Tuxtla. En: Producción agrícola y desarrollo rural en Chiapas (Los Altos, Valles Centrales y Selva Lacandona) : resúmenes de ponencias. Centro de Investigaciones Ecológicas del Sureste. Área socioeconómica. San Cristóbal de Las Casas, México. 6-7
- Maass J.M. 1995. Conversion of tropical dry forest to pasture and agriculture. En: Bullock S.H., Mooney H.A. y Medina E. Eds. Seasonally Dry Topical Forests. Cambridge University Press. Reino Unido. 399-418

- Maass J.M., Jaramillo V., Martínez-Yrizar A., García-Oliva F., Pérez-Jiménez A. y Sarukhán J. 2003. Aspectos funcionales del ecosistema de selva baja caducifolia en Chamela, Jalisco. En: Noguera F., Ayala R., Quezada M., Vega J. y García Alderete N. Eds. Historia natural de Chamela.. Instituto de Biología, UNAM, México. 525–542
- Magurran A.E. 1988. Ecological diversity and its measurement. Princeton University, Princeton. E.U.A. 192 p.
- Margules C.R., Nicholls A.O. y Pressey R.L.. 1988. Selecting networks of reserves to maximise biological diversity. *Biological Conservation* **43**:63-76.
- Maron J.L., Vilá M., Bommarco R., Elmendorfe S. y Beardsley P. 2004. Rapid evolution of an invasive plant. *Ecological Monographs* **74**:261-280.
- McCune B y Mefford M.J. 1999. Multivariate analysis for ecological data. Versión 4.17. MjM Software, Gleneden Beach. E.U.A. Copyright © 1995-1999.
- Medina E. 2007. Tropical Forest: Diversity and Function of Dominant Life-Forms. En: Pugnaire F. y Valladares F. Eds. Functional Plant Ecology. 2da Ed. CRC Press y Taylor & Francis Group. EUA. 313-350
- Méndez-Dewar G. 2000. Contrastes espaciales de luz en claros, bordes y hábitats perturbados en Los Altos de Chiapas, México. Tesis de Maestría, El Colegio de la Frontera Sur, San Cristóbal de Las Casas, México. 29 p.
- Miranda F. 1952. Vegetación de Chiapas, Volumen 1. Ediciones del Gobierno del Estado. Tuxtla Gutiérrez, México. 324 p.
- Miranda F. y Hernández X. 1963. Los tipos de vegetación de México y su clasificación. *Boletín de la Sociedad Botánica de México* **29**: 29-179.
- Mittermeier R.A. y Goettsch M.C. 1992. La importancia de la diversidad biológica de México. En: Sarukhán J. y Dirzo R. Comps. México ante los retos de la biodiversidad. Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad. México. 63-73.
- Müller-Dombois, D. y Ellenberg H. 1974. Aims and methods of vegetation ecology. John: Wiley. E.U.A. 547 p.
- Murphy P.G y Lugo A.E. 1986. Ecology of tropical dry forest. En: Johnson R. F., Frank P.W., Micherner C.D. Eds. Annual review of ecology and systematics. Annual Reviews Inc. Vol. 17. E.U.A. 67-88.
- Murphy P.G y Lugo A.E. 1995. Dry forest of Central America and the Caribbean. En: Bullock S.H., Mooney H.A. y Medina E. Eds. Seasonally Dry Tropical Forests. Cambridge University Press. Reino Unido 9–34.
- New M, Lister D, Hulme M y Makin I. 2002. A high-resolution data set of surface climate over global land areas. *Climate Research* **21**:1–25.

- O'Brien E.M. 1993. Climate gradients in woody plant richness: towards an explanation based on an analysis of southern Africa's woody flora. *Journal of Biogeography* **20**: 181-198.
- O'Brien E.M., Field R. y Whittaker R.J. 2000. Climatic gradients in woody plant (tree and shrub) diversity: water-energy dynamics, residual variation, and topography. *Oikos* **89**:588-600.
- Oksanen J. 2008. Multivariate analysis of ecological communities in R: vegan tutorial.
<http://cc.oulu.fi/~jarioksa/opetus/metodi/vegantutor.pdf>
- Oksanen J., Kindt R., Legendre P., O'Hara B., Simpson G. L., Solymos P., Stevens M. H. y Wagner H. 2009. vegan: Community Ecology Package. R package version 1.15-4.
<http://CRAN.R-project.org/package=vegan>
- Palmer W.C. y Havens A.V. 1958. A graphical technique for determining evapotranspiration by the Thornthwaite method. *Monthly weather review* **86**:123-158
- Peet R.K. 1974. The measurement of species diversity. *Annual Review of Ecology and Systematics* **5**:285-307.
- Pennington T., Lavin M. y Oliveira-Filho A. 2009. Woody plant diversity, evolution, and ecology in the tropics: Perspectives from seasonally dry tropical forests. *The Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* **40**:437-457.
- Pérez-Gacía E.A., Meave J. y Gallardo C.. 2001. Vegetación y flora de la región de Nizanda, Istmo de Tehuantepec, Oaxaca, México. *Acta Botánica Mexicana* **56**:19-88.
- Pianka E.R. 1966. Latitudinal gradients in species diversity: a review of concepts. *The American Naturalist* **100**:33-46.
- Pineda-García F., Arredondo-Amezcu L. y Ibarra-Manríquez G. 2007. Riqueza y diversidad de especies leñosas del bosque tropical caducifolio El Tarimo, Cuenca del Balsas, Guerrero. *Revista Mexicana de Biodiversidad* **78**:129-139.
- Pianka E.R. 1966. Latitudinal gradients in species diversity: a review of concepts. *American Naturalist* **100**:33-46.
- Pickett S.T.A., Collins S.L. y Armesto J. 1987. Models, mechanisms, and pathways of succession. *Botanical Review* **53**:335-371.
- Pisces Conservation Ltd. 2002. IRC House, Pennington, Lymington, S041 8GN, Reino Unido.
- Poynton J.C. y Boycott R.C. 1996. Species turnover between Afromontane and eastern African lowland faunas: patterns shown by amphibians. *Journal of Biogeography* **23**:669-680.

- Pressey, R.L., Humphries C.J., Margules C.R., Vane-Wright R.Y. y Williams P.H. 1993. Beyond opportunism: key principles for systematic reserve selection. *Trends in Ecology and Evolution* **8**:124-128.
- Pyke C.R., Condit R., Aguilar S. y Lao S. 2001. Floristic composition across a climatic gradient in a Neotropical lowland forest. *Journal of Vegetation Science* **12**:553-566.
- Quintana-Ascencio P.F., González-Espinosa M. y Ramírez-Marcial N. 1992. Acorn removal, seedling survivorship, and seedling growth of *Quercus crispipilis* in successional forests of the highlands of Chiapas, México. *Bulletin of the Torrey Botanical Club* **119**:6-18.
- Quintana-Ascencio P.F., Ramírez-Marcial N., González-Espinosa M. y Martínez-Icó M. 2004. Sapling survival and growth of conifer and broad-leaved trees in successional habitats in the highlands of Chiapas, México. *Applied Vegetation Science* **7**:81-88.
- R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. ISBN 3-900051-07-0, URL <http://www.R-project.org>.
- Rahbek C. y Graves G.R. 2001. Multiscale assessment of patterns of avian species richness. *Proceedings of the National Academy of Sciences* **98**:4534-4539.
- Ramírez-Marcial N., Ochoa-Gaona S., González-Espinosa M., y Quintana-Ascencio P.F.. 1998. Análisis florístico y sucesional en la estación biológica Cerro Huitepec, Chiapas, México. *Acta Botánica Mexicana* **44**:59-85.
- Ramírez-Marcial N., Gonzalez-Espinosa M. y Williams-Linera G. 2001. Anthropogenic disturbance and tree diversity in Montane Rain Forests in Chiapas, Mexico. *Forest Ecology and Management* **154**:311-326.
- Ramírez-Marcial N. 2003. Survival and growth of tree seedlings in anthropogenically disturbed Mexican montane rain forests. *Journal of Vegetation Science* **14**:881-890.
- Ramírez-Marcial N., Camacho-Cruz A., González-Espinosa M. 2005. Potencial florístico para la restauración de bosques en Los Altos y Montañas del Norte de Chiapas. En González-Espinosa M., Ramírez-Marcial N., Ruiz Montoya L. Coord. Diversidad biológica en Chiapas. Plaza y Valdés, México. 325-369.
- Ramírez-Marcial N., Camacho-Cruz A. y González-Espinosa M. 2008. Clasificación de grupos funcionales vegetales para la restauración del bosque mesófilo de montaña. En: Sánchez-Velázquez L.R., Galindo-González J. y Díaz-Fleischer F. Eds. Ecología, manejo y conservación de los ecosistemas de montaña en México. Editorial Mundi-Prensa. México. 1-23.
- Rey-Benayas J. M. y Scheiner S.M. 2002. Plant diversity, biogeography, and environment in Iberia: patterns and hypothesized causal factors. *Journal of Vegetation Science* **13**:245-258.

- Reyes-García A. y Sousa M. 1997. Depresión Central de Chiapas, la Selva Baja Caducifolia. Listados Florísticos de México XVII. Instituto de Biología. Universidad Nacional Autónoma de México. 41 p.
- Ricklefs R.E. 1987. Community diversity: relative roles of local and regional processes. *Science* **235**:167-171.
- Ricklefs R.E. y Miller G.L. 2000. Ecology. 4ª Ed. Freeman. EUA. 822 p.
- Rivard D.H., Poitevon J., Plasse M., Carleton M. y Currie D.J. 2000. Changing species richness and composition in Canadian National Parks. *Conservation Biology* **14**:1099-1109.
- Rodríguez P. y Arita H. 2004. Beta diversity and latitude in North American mammals: testing the hypothesis of covariation. *Ecography* **27**: 547-556.
- Rosenzweig M. L. 1968. Net primary productivity of terrestrial environments: predictions from climatological data. *The American Naturalist* **102**: 67-84.
- Rosenzweig M.L. 1995. Species diversity in space and time. Cambridge University Press. Reino Unido. 436 p.
- Rosenzweig M.L. y Abramsky Z. 1993. How are diversity and productivity related? En: Ricklefs R.E. y Schluter D. Eds. Species diversity in ecological communities: historical and geographical perspectives. University of Chicago Press. EUA. 52-65.
- Rzedowski J. 1978. Vegetación de México. Ed. Limusa. México, DF. 432 p.
- Rzedowski J. 1991. El endemismo en la flora fanerogámica mexicana: una apreciación analítica preliminar. *Acta Botánica Mexicana* **15**:47-64.
- Salinas-Melgoza M.A. 2007. Patrones de variación de la diversidad de especies arbóreas con otras formas de crecimiento en las selvas bajas caducifolias de Colima. Tesis de Maestría. Centro de Investigaciones en Ecosistemas. Universidad Nacional Autónoma de México. 72 p.
- Scheiner S.M. y Rey-Benayas J.M. 1994. Global patterns of plant diversity. *Evolutionary Ecology* **8**:331-347.
- Siebe C., Jahn R. y Stahr K. 1996. Manual para la descripción y evaluación de suelos en el campo. Publicación Especial 4. Sociedad Mexicana de la Ciencia del Suelo, A.C. Chapingo, México.
- Silvertown J.W. 1982. Introduction to plant population ecology. Reino Unido. 209 p.
- Stephenson N.L. 1990. Climatic control of vegetation distribution: the role of the water balance. *The American Naturalist* **135**: 649-670.
- SPSS for Windows Rel. 15.0.1 2006. Chicago: SPSS Inc.
- Toledo V.M., Carabias J., Toledo C. y González-Pacheco C. 1989. La producción rural en México: alternativas ecológicas. Fundación Universo XXI, Mexico. 115 p.

- Trejo V.I. y Dirzo R. 2002. Floristic diversity of Mexican seasonally dry tropical forests. *Biodiversity and Conservation* **11**:2063-2048.
- Turc L. 1954. Le bilan d'eau des sols: relations entre les precipitation, l'évaporation et l'écoulement. *Annales Agronomiques* **5**:491-596.
- Villaseñor J.L. 2003. Diversidad y distribución de las Magnoliophyta de México. *Interciencia* **28**:160-167.
- White D.A. y Hood C.S. 2004. Vegetation patterns and environmental gradients in tropical dry forests of the northern Yucatan Peninsula. *Journal of Vegetation Science* **15**:151-160.
- Williams P. H., de Klerk H.M. y Crowe T.M. 1999. Interpreting biogeographical boundaries among Afrotropical birds: spatial patterns in richness gradients and species replacement. *Journal of biogeography*. **26**:459-474.
- Wright D.H. 1983. Species-energy theory: an extension of species-area theory. *Oikos* **41**:496-506.
- Zebadúa G.E. 1999. Breve historia de Chiapas. Fondo de Cultura Económica y El Colegio de México. México.
- de Chiapas. Fondo de Cultura Económica y El Colegio de México. México.

Anexo 1. Anexo 1. Características de las 97 parcelas muestreadas. (*T_{máx}*= Temperatura máxima en el mes mas caliente, *T_{mín}*= Temperatura mínima en el mes más frio, *dif alt*= diferencia altitudes entre las parcelas, *ETRA*= Evapotranspiración real anual total.

Asociación	Parcela	Latitud	Longitud	<i>T_{max}</i>	<i>T_{min}</i>	<i>Altitud</i>	<i>dif alt</i>	<i>ETRA</i>
Matopo-Tertep	1	16.86608	93.41697	31.2	13.9	926	814	670.2
Matopo-Tertep	2	16.86162	93.44462	30.7	13.4	1022	718	839.2
Matopo-Tertep	3	16.85997	93.44429	30.7	13.4	1022	718	839.2
Matopo-Tertep	4	16.87252	93.43150	31	13.6	985	755	830.4
Matopo-Tertep	5	16.87069	93.43093	31	13.6	985	755	830.4
Matopo-Tertep	6	16.85043	93.41277	31.2	13.8	950	790	811.3
Bursim-Cocvit	7	16.75339	92.97186	33.1	13.3	842	898	948.6
Bursim-Cocvit	8	16.75090	92.97224	33.1	13.3	842	898	948.6
Bursim-Cocvit	9	16.75434	92.97438	33.2	13.6	716	1024	892.5
Bursim-Cocvit	10	16.75246	92.97418	33.2	13.6	716	1024	892.5
Bursim-Cocvit	11	16.74966	92.97440	33.6	14	569	1171	856.7
Bursim-Cocvit	12	16.74869	92.96576	33.5	14	578	1162	862.2
Bursim-Cocvit	13	16.66530	93.05878	33.3	13.3	807	933	895.3
Bursim-Cocvit	14	16.67016	93.06410	33.3	13.3	822	918	900.9
Bursim-Cocvit	15	16.67114	93.06606	33.4	13.5	754	986	872.1
Bursim-Cocvit	16	16.68740	93.07621	33.1	13.3	851	889	903.1
Bursim-Cocvit	17	16.68245	93.07465	33.1	13.2	855	885	902.5
Bursim-Cocvit	18	16.67994	93.07529	33.1	13.2	855	885	902.5
Bursim-Cocvit	19	16.62723	93.03218	34.1	14.1	491	1249	857.7
Bursim-Cocvit	20	16.62031	93.03416	34.2	14.2	479	1261	863.8
Bursim-Cocvit	21	16.61384	93.03199	34.3	14.3	459	1281	870.6
Bursim-Cocvit	22	16.54060	93.07813	33.4	12.9	804	936	901.4
Bursim-Cocvit	23	16.51490	93.10854	33.2	12.8	855	885	906.9
Bursim-Cocvit	24	16.51008	93.10279	33.2	12.7	868	872	912.0
Bursim-Cocvit	25	16.53483	92.91456	34.2	13.9	462	1278	897.0
Bursim-Cocvit	26	16.53647	92.91667	34.2	13.9	480	1260	897.6
Bursim-Cocvit	27	16.53555	92.88884	34.2	14.1	441	1299	899.6
Bursim-Cocvit	28	16.52162	92.89251	34.3	13.9	455	1285	906.6
Bursim-Cocvit	29	16.53355	92.89227	34.1	14	453	1287	897.0
Bursim-Cocvit	30	16.53564	92.89315	34.1	14	453	1287	897.0
Bursim-Cocvit	31	16.53356	93.06328	33.7	13.2	716	1024	887.6
Bursim-Cocvit	32	16.53547	93.06169	33.7	13.2	716	1024	887.6
Bursim-Cocvit	33	16.53741	93.05936	33.7	13.2	716	1024	887.6
Bursim-Cocvit	34	16.62517	93.02401	34.2	14.2	459	1281	864.5
Bursim-Cocvit	35	16.62242	93.02459	34.2	14.2	473	1267	865.1
Bursim-Cocvit	36	16.62153	93.03055	34.2	14.2	473	1267	865.1
Bursim-Cocvit	37	16.19965	93.30196	34.3	13	606	1134	982.6
Bursim-Cocvit	38	16.19858	93.30099	34.3	13	606	1134	982.6
Bursim-Cocvit	39	16.19790	93.30128	34.3	13	606	1134	982.6
Bursim-Cocvit	40	16.19980	93.30601	34.3	13	606	1134	982.6
Bursim-Cocvit	41	16.20148	93.30436	34.4	13.1	587	1153	992.9
Bursim-Cocvit	42	16.20247	93.30450	34.4	13.1	587	1153	992.9
Bursim-Cocvit	43	16.63150	93.57427	33.7	15.3	540	1200	827.8
Bursim-Cocvit	44	16.63246	93.57381	33.7	15.3	540	1200	827.8
Bursim-Cocvit	45	16.63386	93.57597	33.7	15.4	528	1212	840.2
Bursim-Cocvit	46	16.70724	93.54050	33.2	15.2	606	1134	784.5

Bursim-Cocvit Grupo	47 Parcela	16.70844 Latitud	93.53979 Longitud	32.5 <i>Tmáx</i>	14.7 <i>Tmín</i>	729 <i>Altitud</i>	1011 <i>dif alt</i>	740.6 <i>ETRA</i>
Bursim-Cocvit	48	16.71733	93.52261	32.3	14.6	764	976	743.1
Bursim-Cocvit	49	16.71828	92.91558	33.3	13	909	831	1007.1
Bursim-Cocvit	50	16.71994	92.91663	33.3	13	909	831	1007.1
Bursim-Cocvit	51	16.72066	92.91856	33.3	13	909	831	1007.1
Bursim-Cocvit	52	16.80549	93.18751	32.2	13.5	897	843	852.0
Bursim-Cocvit	53	16.80004	93.18780	32.2	13.5	897	843	852.0
Bursim-Cocvit	61	16.1524	92.19462	30.8	11.1	1225	515	867.3
Bursim-Cocvit	75	16.33614	93.59160	32.6	13.7	778	962	818.5
Bursim-Cocvit	85	16.33892	93.66016	29.6	11.7	1231	509	918.9
Bursim-Cocvit	92	16.27137	93.62556	32	13.3	872	868	874.9
Bursim-Cocvit	95	16.27195	93.61852	31.7	13.1	912	828	875.6
Queseg-Quepol	97	16.26737	93.62236	31.7	13.1	912	828	875.6
Queseg-Quepol	60	16.15081	92.19559	30.8	11.1	1225	515	867.3
Queseg-Quepol	62	16.17013	92.19786	29.7	10.2	1376	364	804.7
Queseg-Quepol	63	16.10748	92.06657	27.3	8.8	1727	13	740.9
Queseg-Quepol	64	16.11191	92.06493	28.3	9.5	1577	163	760.3
Queseg-Quepol	65	16.11317	92.06474	28.3	9.5	1577	163	760.3
Queseg-Quepol	67	16.12972	92.09916	27.1	8.6	1740	0	726.4
Queseg-Quepol	68	16.13027	92.0955	27.2	8.7	1724	16	731.6
Queseg-Quepol	69	16.12644	92.09586	27.2	8.7	1724	16	731.6
Queseg-Quepol	70	16.12969	92.11042	27.2	8.7	1729	11	725.8
Queseg-Quepol	71	16.12956	92.1079	27.2	8.7	1729	11	725.8
Queseg-Quepol	72	16.1333	92.11475	27.2	8.7	1729	11	725.8
Queacu-Pinooc	73	16.13461	92.11391	27.4	8.8	1692	48	727.9
Queped-Burbip	96	16.27593	93.61539	32	13.3	873	867	867.5
Queped-Burbip	54	16.7067	92.90558	33.4	13	905	835	1009.4
Queped-Burbip	55	16.7058	92.90661	33.4	13	905	835	1009.4
Queped-Burbip	56	16.7059	92.90733	33.3	13.5	704	1036	914.7
Queped-Burbip	57	16.7061	92.89989	33.4	13	905	835	1009.4
Queped-Burbip	58	16.7081	92.89901	33.4	13	905	835	1009.4
Queped-Burbip	59	16.7044	92.89551	33.2	12.6	1034	706	1049.6
Queped-Burbip	66	16.16486	92.19808	29.8	10.3	1373	367	804.7
Queped-Burbip	74	16.33071	93.58119	33	13.9	709	1031	828.5
Queped-Burbip	79	16.33351	93.61349	31.9	13.2	894	846	830.6
Queped-Burbip	86	16.25760	93.65176	31.1	12.7	1001	739	903.0
Queped-Burbip	87	16.25997	93.66774	31.4	13.1	938	802	893.4
Queped-Burbip	88	16.25772	93.65760	30.9	12.6	1036	704	910.1
Queped-Burbip	94	16.25861	93.65620	31.6	13.1	915	825	887.4
Queacu-Pinooc	76	16.32762	93.60092	32.3	13.6	810	930	826.6
Queacu-Pinooc	77	16.32959	93.60693	32.3	13.5	819	921	828.0
Queacu-Pinooc	78	16.33107	93.61280	32.3	13.5	819	921	828.0
Queacu-Pinooc	80	16.33440	93.61614	32	13.4	865	875	829.3
Queacu-Pinooc	81	16.33802	93.62777	31.5	13.1	934	806	843.8
Queacu-Pinooc	82	16.33600	93.62813	31.5	13.1	934	806	843.8
Queacu-Pinooc	83	16.34226	93.63723	31.5	13.1	938	802	838.9
Queacu-Pinooc	84	16.34600	93.63700	31.5	13.1	938	802	838.9
Queacu-Pinooc	89	16.26588	93.63943	31.6	13	940	800	889.0
Queacu-Pinooc	90	16.27280	93.66320	31.1	12.8	995	745	896.2
Queacu-Pinooc	91	16.27575	93.67473	30.6	12.5	1064	676	903.3
Queacu-Pinooc	93	16.26666	93.61978	31.8	13.2	904	836	878.9

Anexo 2. Matriz de Twinspan con las 97 parcelas muestreadas (columnas) y el cruce con las abundancias de las especies (filas). Ver nombres de los acrónimos en anexo 3.

	66766766667	8111112	1111122223333444455556923337922233444244555577899558868878897788999	020452337891523416534589678901267013412346567890123125785578909012534456849847796763081236749016								
140 Leudiv	12	-2	-3	-23	-4	-1	00000					
108 Eugaca	-1	-4	-2	-4	-1	-21	00010					
118 Frapou	1	-4	-1	-221	-13	-1	00010					
242 Zanagu	-1	-1	-1	-1	-1	-1	00010					
13 Amyele	-2	-2	-1	-1	-1	-1	00011					
16 Arbxal	-1	-1	-1	-1	-1	-1	00011					
43 Chialb	-1	-1	-1	-1	-1	-1	00011					
45 Cinsp	-1	-1	-1	-1	-1	-1	00011					
76 Erychri	-3	-12	-3	-1	-1	-1	00011					
109 Eugcap	-3	-1	-4	-1	-1	-1	00011					
119 Garlau	-3	-1	-1	-1	-1	-1	00011					
128 Hauele	-3	-1	-1	-1	-1	-1	00011					
151 Lysaca	-2	-2	-1	-1	-1	-1	00011					
163 Myrcor	-2	-2	-1	-1	-1	-1	00011					
169 Ofecap	-2	-1	-1	-1	-1	-1	00011					
172 Peraga	-2	-1	-1	-1	-1	-1	00011					
190 Pruser	-11	-11	-11	-11	-11	-11	00011					
197 Quecris	-11	-32342	-11	-11	-11	-11	00011					
200 Quesap	-34	-34	-34	-34	-34	-34	00011					
210 Schsch	-3	-3	-3	-3	-3	-3	00011					
211 Sebcrui	-3	-3	-3	-3	-3	-3	00011					
227 Tertep	-12	-1	-451	-24433	-12	-12	00011					
234 Ver232	2	2	2	2	2	2	00011					
235 Verlei	-2	-312	-2	-2	-2	-2	00011					
21 Berint	-3	-2	-1	-1	-1	-21	00100					
111 Eugorig	-1	-1	-1	-1	-1	-1	00100					
144 L'icau	-1	-1	-1	-1	-1	-1	00100					
7 Acopan	-1	-1	-1	-1	-1	-1	00101					
8 Alcd30	-3	-3	-3	-3	-3	-3	00101					
9 Alclat	-2	-2	-2	-2	-2	-2	00101					
11 Allcam	-111	-2	-111	-2	-111	-2	00101					
17 Ardbre	-1	-1	-1	-1	-1	-1	00101					
60 Cousp	-3	-3	-3	-3	-3	-3	00101					
63 Crocar	-1	-1	-1	-1	-1	-1	00101					
64 Crogla	-1321	-1321	-1321	-1321	-1321	-1321	00101					
65 Croref	-3	-3	-3	-3	-3	-3	00101					
110 Eugoer	-2	-2	-2	-2	-2	-2	00101					
117 Ficyop	-21	-2	-1	-1	-1	-1	00101					
123 Guescom	-1	-421	-1	-1	-1	-1	00101					
124 Gymton	-4	-4	-4	-4	-4	-4	00101					
139 Laetha	-131	-131	-131	-131	-131	-131	00101					
145 Lipmyr	-2	-2	-2	-2	-2	-2	00101					
159 Matopp	-12	-454	-12	-12	-12	-1	00101					
162 Mosjam	-2	-2	-2	-2	-2	-2	00101					
164 MyrFra	-12	-12	-12	-12	-12	-12	00101					
166 Necret	-1	-1	-1	-1	-1	-1	00101					
167 Necsai	-222	-31	-2	-1	-1	-1	00101					
170 Oregem	-1221	-1221	-1221	-1221	-1221	-1	00101					
171 Ortmal	-2	-2	-2	-2	-2	-2	00101					
173 Perlie	-12	-2	-12	-12	-12	-12	00101					
176 Physacu	-11	-1	-1	-1	-1	11	00101					
178 Pindio	-1	-1	-1	-1	-1	-1	00101					
187 Procop	-2222	-2	-2	-2	-2	-2	00101					
192 Psespu	-321	-321	-321	-321	-321	-1	00101					
193 Psylim	-111	-111	-111	-111	-111	-111	00101					
207 Rolmem	-2	-2	-2	-2	-2	-1	00101					
212 Sebsp	-3	-3	-3	-3	-3	-3	00101					
224 Tapmex	-23232	-23232	-23232	-23232	-23232	-23232	00101					
232 Taimex	-3	-3	-3	-3	-3	-3	00101					
244 Zuegui	-2	-23	-11	-1	-1	-1	00101					
36 Cecobt	-1	-2	-2	-2	-2	-1	00011					
52 Cocf10	-44	-2	-2	-2	-1	-21	123	-2	00011			
12 Alvamo	-12	-12	-2	-2	-11	-2	-1	-2	01000			
213 Semmex	-1	-1	-12	-21	-1	-3	-1	-1	01000			
225 Tecsta	-1	-2	-2	-2	-2	-2	-2	-1	01000			
1 Annche	-1	-1	-1	-1	-1	-1	-1	-1	01001			
6 Acaptic	-1	-1	-1	-1	-1	-1	-1	-1	01001			
14 Andime	-1	-1	-1	-1	-1	-1	-1	-1	01001			
18 Astgra	-2211	212	-2	-2	-1	-1	-21	-21	01001			
22 Broali	-3	-11	-3	-11	-3	-11	-3	-11	01001			
30 Caeri	-1	-2	-1	-2	-1	-2	-4553	-4	01001			
31 Calcan	-1	-1	-1	-1	-1	-1	-43242334	-4	01001			
32 Capbad	-1	-1	-1	-1	-1	-1	-1	-1	01001			
33 Carcau	-1	-1	-1	-1	-1	-1	-1	-1	01001			
37 Cedodo	-1	-3	-1	-3	-1	-3	-2222	-2222	01001			
41 Ceiaes	-2	-2	-2	-2	-2	-2	-2	-2	01001			
57 Corall	-1	-1	-1	-1	-1	-1	-1	-1	01001			
59 Corste	-2	-1	-2	-1	-2	-1	-1	-5	01001			
66 Curame	-1	-1	-1	-1	-1	-1	-2	-3	01001			
73 Ehrlux	-11	-1	-11	-1	-11	-1	-11	-1	01001			
75 Entycyc	-1	-1	-1	-1	-1	-1	-2	-2	01001			
93 esp207	-1	-1	-1	-1	-1	-1	-211	-211	01001			
94 esp216	-1	-1	-1	-1	-1	-1	-2	-2	01001			
120 Gename	-2	-1	-2	-1	-2	-1	-4	-2	01001			
122 GuauIm	-2	-1	-1	-1	-3	-2222	-111	-1	-532	-1	01001	
129 Hauhey	-33	-33	-33	-33	-33	-33	-33	-33	01001			
134 Hymcou	-22	-22	-22	-22	-22	-22	-22	-22	01001			
135 Ing'lau	-2	-2	-2	-2	-2	-2	-2	-2	01001			
137 Jacmex	-1	-1	-1	-1	-1	-1	-1	-3	01001			
143 L'icarb	-1	-1	-1	-1	-1	-1	-1	-3	01001			
148 Luacan	-1	-1	-1	-1	-1	-1	-211	-222	-1	-2	-1	01001
156 Mactin	-1	-1	-1	-1	-1	-1	-2	-2	01001			
160 Maysch	-2	-11	-2	-11	-2	-11	-2	-1	01001			
161 Mlnter	-2	-2	-1	-12	-2	-1	-2	-25	01001			
202 Ranarm	-2	-2	-1	-12	-2	-1	-2	-1	01001			
206 Robpse	-3	-3	-3	-3	-3	-3	-1	-1	01001			
216 Sidcel	-12	-2	-12	-2	-12	-2	-12	-2	01001			
223 Tabros	-33	-2	-22	-1	-2	-1	-2	-31	-2	01001		
230 Tr'hr	-33	-2	-22	-1	-2	-1	-2	-1	-1	01001		
231 Trimar	-2	-2	-2	-2	-2	-2	-2	-2	01001			
233 Urebac	-1	-1	-2	-1	-2	-1	-2	-241	01001			
240 Xylvel	-1	-1	-2	-1	-2	-1	-32	-2	01001			
2 Exoell	-3	-3	-3	-3	-3	-3	-3	-3	01010			
10 All'edu	-2	-2	-2	-2	-2	-2	-2	-2	01010			
15 Annlieb	-11	-11	-11	-11	-11	-11	-11	-11	01010			
19 Baudiv	-2	-2	-2	-2	-2	-2	-2	-2	01010			
20 Bauung	-2	-2	-2	-2	-2	-2	-2	-2	01010			
24 Burar1	-1	-1	-1	-1	-1	-1	-31	-31	01010			
27 Burhet	-131	-1113	-131	-1113	-131	-1113	-131	-1113	01010			
28 Bursim	-222	-1121	-21	-3331443233255234322534445312	-2241	-3	-331	-2	01010			
34 Cas167	-12	-12	-12	-12	-12	-12	-12	-12	01010			
35 Cascor	-12	-12	-12	-12	-12	-12	-12	-12	01010			
38 Cedre	-11	-2	-2	-2	-31112	-2	-11	-2	01010			
39 Ce1190	-1	-1	-1	-1	-1	-1	-1	-1	01010			
40 Ce1acu	-2	-21	-1	-21	-1	-1	-1	-1	01010			
42 Ce1per	-2	-2	-2	-2	-2	-2	-2	-2	01010			
44 Chrmex	-1	-1	-1	-1	-1	-1	-1	-1	01010			
47 Cl'iarb	-1	-1	-1	-1	-1	-1	-1	-1	01010			
48 Cluros	-1	-1	-1	-1	-1	-1	-1	-1	01010			
50 Crimul	-1	-1	-1	-1	-1	-1	-1	-1	01010			

Anexo 3 Comandos utilizados para el análisis de datos en el programa R.

```
chooseCRANmirror()
library(vegan)
library(MASS)
setwd("F:")
read.table("div_total.csv", header=T, sep=",")
diversidad<- read.table("div_total.csv", header=T, sep=",")

vare.dca_ <- decorana(diversidad)
vare.dca_
mod <- decorana(diversidad)
plot(mod)

vare.distr_ <- vegdist(diversidad)
vare.mds0_ <- isoMDS(vare.distr_)
vare.mds_ <- metaMDS(diversidad, trace = FALSE)
vare.mds_

read.table("var_ambientales.csv", header=T, sep=",")
amb<- read.table("var_ambientales.csv", header=T, sep=",")
vare.distr_ <- vegdist(amb)
vare.mds0_ <- isoMDS(vare.distr_)
vare.mds_ <- metaMDS(diversidad, trace = FALSE)
ef1_ <- envfit(vare.mds_ ~ ETRA + Altitud + Tmáx + Tmín , amb)
plot(vare.mds_, type = "t", display = "sites")
plot(ef1_)

plot(vare.mds_)
plot(vare.mds_, type = "t", display = "sites")
efecto <- envfit(vare.mds_ ~ ETRA + Altitud + Tmáx, amb)
with(amb, ordisurf(vare.mds_, Altitud, add = TRUE, col = "red2", display = "sites"))
with(amb, ordisurf(vare.mds_, ETRA, add = TRUE, col = "green4", display = "sites"))
plot(efecto)
```

Anexo 4 Relación taxonómica, afinidad sucesional (C = Climática, P = Pionera, Si = Secundaria inicial, St = Secundaria tardía), origen geográfico (AA=Afro-americana, C= Cosmopolita, EA = Este asiático, H = Holártica, MA = Meridional andina, M = Mesoamericana, NA = Neotropical amazónica, P = Pantropical) y valores de importancia por asociación vegetal de las 230 especies encontradas a lo largo de la Depresión Central de Chiapas.

Familia	Especie	Afinidad sucesional	Origen geográfico	Asociación						
				Matopo- Tertep	Bursim- Cocvit	Queseg- Quepol	Queped- Burbip	Queacu- Pinooc		
Anacardiaceae	<i>Astronium graveolens</i>	St	NA		1.2					
Anacardiaceae	<i>Comocladia guatemalensis</i>	Si	NA		0.6					
Anacardiaceae	<i>Mosquitoxylum jamaicense</i>	Si	M	0.8						
Anacardiaceae	<i>Pistacia mexicana</i>	St	EA			1.8			1.0	
Anacardiaceae	<i>Rhus schiedeana</i>	Si	H			2.6				
Anacardiaceae	<i>Spondias purpurea</i>	P	EA		0.8					
Anacardiaceae	<i>Tapirira mexicana</i>	C	M	5.2						
Annonaceae	<i>Annona cherimola</i>	I	AA		0.3					
Annonaceae	<i>Annona liebmanniana</i>	C	AA		0.1					
Annonaceae	especie 109	ND	ND		0.1					
Annonaceae	<i>Rollinia membranacea</i>	St	NA	0.9	0.1					
Apocynaceae	<i>Plumeria rubra</i>	C	NA		0.7					
Apocynaceae	<i>Stermmadenia obovata</i>	P	NA		1.2					
Apocynaceae	<i>Tabernaemontana amygdalifolia</i>	P	P	0.4						
Apocynaceae	<i>Thevetia ovata</i>	Si	NA		0.4					
Araliaceae	<i>Dendropanax arboreus</i>	St	NA	0.5						
Araliaceae	<i>Oreopanax capitatus</i>	St	MA					0.7		
Araliaceae	<i>Oreopanax geminatus</i>	C	MA	3.4	0.1					
Asteraceae	<i>Clibadium arboreum</i>	P	NA		0.3					
Asteraceae	<i>Liabum discolor</i>	P	M		0.1					
Asteraceae	<i>Perymenium grande</i>	Si	M			1.1				
Asteraceae	<i>Vernonia leiocarpa</i>	P	AA			1.6				
Bignoniaceae	<i>Tabebuia chrysantha</i>	Si	NA		0.6					
Bignoniaceae	<i>Tabebuia rosea</i>	Si	NA		0.4					
Bignoniaceae	<i>Tecoma stans</i>	P	AA	0.4	0.1					
Bombacaceae	<i>Ceiba 190</i>	Si	NA		0.1					
Bombacaceae	<i>Ceiba acuminata</i>	St	NA		0.7					
Bombacaceae	<i>Ceiba aesculifolia</i>	Si	NA		1.6					

Familia	Especie	Afinidad sucesional	Origen geográfico	Matopo-Tertep	Bursim-Cocvit	Asociación		
						Queseg-Quepol	Queped-Burbip	Queacu-Pinooc
Bombacaceae	<i>Ceiba pentandra</i>	Si	NA		0.2			
Bombacaceae	<i>Pseudobombax ellipticum</i>	Si	NA		1.8		1.5	
Boraginaceae	<i>Cordia alliodora</i>	Si	P		0.9			
Boraginaceae	<i>Cordia foliosa</i>	St	P		0.8			
Boraginaceae	<i>Cordia stellifera</i>	St	P		0.4			
Boraginaceae	<i>Ehretia luxiana</i>	P	P		0.1			
Boraginaceae	<i>Ehretia</i> sp.	Si	P		0.1			
Burseraceae	<i>Bursera ariensis</i>	St	NA		0.3			
Burseraceae	<i>Bursera bipinnata</i>	Si	NA		1.6		10.0	
Burseraceae	<i>Bursera excelsa</i>	Si	NA		2.4		1.5	0.9
Burseraceae	<i>Bursera heteresthes</i>	St	NA		0.9			
Burseraceae	<i>Bursera simaruba</i>	P	NA	5.2	13.2			
Burseraceae	<i>Protium copal</i>	C	P	3.7				
Cactaceae	<i>Nopalea dejecta</i>	C	M		0.6			
Capparidaceae	<i>Capparis baduca</i>	St	EA		0.1			
Caricaceae	<i>Carica cauliflora</i>	Si	NA		0.1			
Caricaceae	<i>Jacaratia mexicana</i>	C	NA		1.1			
Cecropiaceae	<i>Cecropia obtusifolia</i>	P	NA	0.5	0.2			
Cecropiaceae	<i>Coussapoa</i> sp.	St	NA	1.4				
Cecropiaceae	especie 235	St	NA		0.1			
Celastraceae	<i>Gyminda tonduzii</i>	St	M	2.1				
Celastraceae	<i>Maytenus schippii</i>	C	NA		0.4			
Celastraceae	<i>Schaefferia</i> sp236	St	NA		0.1			
Celastraceae	<i>Wimmeria bartlettii</i>	C	M	2.0				
Celastraceae	<i>Wimmeria pubescens</i>	C	M		0.4			
Chrysobalanaceae	<i>Licania arborea</i>	C	AA		0.4			
Clusiaceae	<i>Clusia rosea</i>	St	NA		0.1			
Clusiaceae	<i>Clusia salvinii</i>	St	NA		0.1			
Cochlospermaceae	<i>Cochlospermum vitifolium</i>	P	NA		5.6		2.1	
Combretaceae	<i>Bucida macrostachya</i>	St	M		0.4		0.7	
Combretaceae	<i>Terminalia oblonga</i>	C	P	1.3	0.8			
Cornaceae	<i>Garrya laurifolia</i>	Si	M					1.0

Familia	Especie	Afinidad sucesional	Origen geográfico	Asociación					
				Matopo-Tertep	Bursim-Cocvit	Queseg-Quepol	Queped-Burbip	Queacu-Pinooc	
Cycadaceae	<i>Dioon merolae</i>	C	M		0.1				
Dilleniaceae	<i>Curatella americana</i>	Si	NA		0.2				
Ebanaceae	<i>Diospyros salicifolia</i>	C	P		0.6				
Ericaceae	<i>Arbutus xalapensis</i>	Si	H			0.6			
Erythroxylaceae	<i>Erythroxylum rotundifolium</i>	C	P		0.1				
Erythroxylaceae	<i>Erythroxylum tabascense</i>	C	P	0.5					
Euphorbiaceae	<i>Alchornea latifolia</i>	P	P	0.6					
Euphorbiaceae	<i>Alchornea sp30</i>	Si	P	0.7					
Euphorbiaceae	<i>Bernardia interrupta</i>	St	NA	1.2	0.1				
Euphorbiaceae	<i>Cnidocolus multiflorus</i>	P	M		0.2				
Euphorbiaceae	<i>Croton carpostellatus</i>	St	P	0.4					
Euphorbiaceae	<i>Croton glabellus</i>	C	P	2.7					
Euphorbiaceae	<i>Croton reflexifolius</i>	St	P	0.7					
Euphorbiaceae	<i>Croton sp101</i>	St	P		0.2				
Euphorbiaceae	<i>Croton sp181</i>	St	P		0.1				
Euphorbiaceae	<i>Euphorbia schlehtendalii</i>	C	C		0.3				
Euphorbiaceae	<i>Hura polyandra</i>	C	NA		0.4				
Euphorbiaceae	<i>Jatropha curcas</i>	P	NA		0.3				
Euphorbiaceae	<i>Phyllanthus acuminatus</i>	St	P		0.1				
Euphorbiaceae	<i>Sebastiania cruenta</i>	C	P			0.5			
Euphorbiaceae	<i>Sebastiania sp.</i>	St	P	0.9					
Fagaceae	<i>Quercus acutifolia</i>	Si	H		0.6		2.3	38.8	
Fagaceae	<i>Quercus castanea</i>	Si	H				0.8	1.0	
Fagaceae	<i>Quercus conspersa</i>	Si	H					10.8	
Fagaceae	<i>Quercus crispipilis</i>	Si	H			6.8			
Fagaceae	<i>Quercus peduncularis</i>	Si	H				54.7	13.2	
Fagaceae	<i>Quercus polymorpha</i>	Si	H				4.7		
Fagaceae	<i>Quercus sapotifolia</i>	Si	H				8.3		
Fagaceae	<i>Quercus segoviensis</i>	Si	H				3.6		
Fagaceae	<i>Quercus segoviensis</i>	Si	H				43.9		
Flacourtiaceae	<i>Casearia corymbosa</i>	P	NA		0.4		2.1		
Flacourtiaceae	<i>Laetia thamnia</i>	St	NA	3.2					
Flacourtiaceae	<i>Xylosma velutina</i>	St	P		0.3				

Familia	Especie	Afinidad sucesional	Origen geográfico	Asociación					
				Matopo-Tertep	Bursim-Cocvit	Queseg-Quepol	Queped-Burbip	Queacu-Pinooc	
Flacourtiaceae	<i>Zuelania guidonia</i>	P	NA	4.0	0.3				
Hernandiaceae	<i>Gyrocarpus mocinoi</i>	C	NA		0.5				
Hippocrateaceae	<i>Semialarium mexicanum</i>	St	NA	1.2	0.6		0.7		
Lauraceae	<i>Cinnamomum sp</i>	C	EA	0.5		0.5			
Lauraceae	<i>Licaria caudata</i>	C	NA	0.5	0.1				
Lauraceae	<i>Nectandra reticulata</i>	C	NA	0.9					
Lauraceae	<i>Nectandra salicifolia</i>	Si	EA	4.1	0.2				
Lauraceae	<i>Persea liebmannii</i>	St	EA	2.1					
Lauraceae	<i>Persea schiedeana</i>	St	EA		0.1				
Leguminosae	<i>Acacia cornigera</i>	P	P		0.1				
Leguminosae	<i>Acacia pennatula</i>	P	P		1.2	2.1	8.1	1.0	
Leguminosae	<i>Acacia picachensis</i>	Si	P		0.3				
Leguminosae	<i>Acosmium panamense</i>	St	NA	0.5					
Leguminosae	<i>Andira inermes</i>	St	AA						
Leguminosae	<i>Bauhinia divaricata</i>	P	P		0.1				
Leguminosae	<i>Bauhinia unguolata</i>	Si	P		0.2				
Leguminosae	<i>Caesalpinia eriostachys</i>	Si	P		2.2				
Leguminosae	<i>Cassia sp167</i>	Si	P		0.1				
Leguminosae	<i>Dalbergia glabra</i>	St	P		0.3				
Leguminosae	<i>Diphysa robinoides</i>	St	NA		0.1		0.8	1.9	
Leguminosae	<i>Enterolobium cyclocarpum</i>	Si	NA		0.8				
Leguminosae	<i>Erythrina chiapasana</i>	Si	P		0.4	3.0			
Leguminosae	<i>Erythrina folkersii</i>	Si	P		0.7	1.1	0.7	1.1	
Leguminosae	<i>Gliricidia sepium</i>	Si	NA		0.4				
Leguminosae	<i>Haematoxylum campechianum</i>	St	AA		0.2				
Leguminosae	<i>Hymenaea courbaril</i>	C	AA		0.6				
Leguminosae	<i>Inga laurina</i>	St	NA		0.1				
Leguminosae	<i>Leucaena collinsii</i>	Si	M		1.7	1.5	2.2		
Leguminosae	<i>Leucaena diversifolia</i>	Si	M		1.1	1.8		1.0	
Leguminosae	<i>Leucaena esculenta</i>	Si	M			0.6			
Leguminosae	<i>Leucaena shannonii</i>	Si	M		3.1		0.7		
Leguminosae	<i>Lonchocarpus rugosus</i>	P	NA	0.4	0.3	1.9	0.7		

Familia	Especie	Afinidad sucesional	Origen geográfico	Asociación				
				Matopo-Tertep	Bursim-Cocvit	Queseg-Quepol	Queped-Burbip	Queacu-Pinooc
Leguminosae	<i>Lysiloma acapulcense</i>	Si	NA			0.5		
Leguminosae	<i>Lysiloma divaricatum</i>	Si	NA		0.1			
Leguminosae	<i>Machaerium chiapense</i>	St	NA		0.4		0.8	
Leguminosae	<i>Machaerium cirriferum</i>	St	NA		1.6			
Leguminosae	<i>Mimosa tenuiflora</i>	Si	NA		0.9			
Leguminosae	<i>Platymiscium yucatanum</i>	St	NA		0.1			
Leguminosae	<i>Poepigia procera</i>	P	NA		1.1			
Leguminosae	<i>Robinia pseudoacacia</i>	St	H		0.3			
Leguminosae	<i>Senna atomaria</i>	P	P		0.6			
Liliaceae	<i>Yucca guatemalensis</i>	C	H		0.2			
Malpighiaceae	<i>Byrsonima crassifolia</i>	Si	NA		0.2			3.8
Malpighiaceae	<i>Heteropteris</i> sp.	St	NA		0.1			
Malpighiaceae	<i>Malpighia glabra</i>	St	NA		0.1			
Malvaceae	<i>Hampea stipitata</i>	Si	NA	0.5				
Meliaceae	<i>Cedrela odorata</i>	Si	M	0.7				
Meliaceae	<i>Cedrela salvadorensis</i>	St	M		1.5			
Meliaceae	<i>Swietenia humilis</i>	St	NA		1.0			
Meliaceae	<i>Trichilia hirta</i>	Si	NA		0.1			
Meliaceae	<i>Trichilia martiana</i>	Si	NA		1.5			
Menispermaceae	<i>Abuta panamensis</i>	St	NA		0.4			
Moraceae	<i>Brosimum alicastrum</i>	Si	NA		0.4			
Moraceae	<i>Ficus colubrinae</i>	P	P	0.7				
Moraceae	<i>Ficus pertusa</i>	P	P	0.9				
Moraceae	<i>Ficus tuerckheimii</i>	Si	P	1.0		0.9	0.7	
Moraceae	<i>Ficus yoponensis</i>	Si	P	2.3				
Moraceae	<i>Maclura tinctoria</i>	St	P	2.3				
Moraceae	<i>Pseudolmedia spuria</i>	C	NA	2.5				
Myrtaceae	<i>Eugenia acapulcensis</i>	St	P					1.2
Myrtaceae	<i>Eugenia capulioides</i>	St	P					
Myrtaceae	<i>Eugenia oerstediana</i>	C	P	0.6				
Myrtaceae	<i>Myrcianthes fragrans</i>	C	NA	1.0				
Myrtaceae	<i>Pimenta dioica</i>	C	NA	0.9				

Familia	Especie	Afinidad sucesional	Origen geográfico	Asociación						
				Matopo-Tertep	Bursim-Cocvit	Queseg-Quepol	Queped-Burbip	Queacu-Pinooc		
Olacaceae	<i>Fraxinus purpusii</i>	St	EA		0.6	3.3				
Olacaceae	<i>Schoepta schreberi</i>	St	NA			0.9				
Onagraceae	<i>Haya elegans</i>	St	M			0.8				
Onagraceae	<i>Haya heydeana</i>	St	M		0.2					
Onagraceae	<i>Haya lucida</i>	St	M		0.4					
Pinaceae	<i>Pinus maximinoi</i>	P	H						1.3	
Pinaceae	<i>Pinus oocarpa</i>	P	H						24.2	
Piperaceae	<i>Piper diandrum</i>	Si	P	0.4						
Polygonaceae	<i>Coccoloba acapulcensis</i>	St	NA		0.1					
Polygonaceae	<i>Coccoloba floribunda</i>	St	NA	3.0	0.9					
Rhamnaceae	<i>Colubrina arborescens</i>	St	AA		0.1					
Rhamnaceae	<i>Colubrina guatemalensis</i>	St	AA		0.2					
Rhamnaceae	<i>Rhamnus serrata</i>	St	H		0.1					
Rosaceae	<i>Prunus brachybotrya</i>	C	EA		0.1					
Rosaceae	<i>Prunus lundelliana</i>	C	EA			0.6				
Rosaceae	<i>Prunus serotina</i>	Si	EA			1.2				
Rubiaceae	<i>Alibertia edulis</i>	Si	NA		0.1					
Rubiaceae	<i>Calycophyllum candidissimum</i>	C	NA		3.5					
Rubiaceae	<i>Chiococca alba</i>	Si	NA			0.6				
Rubiaceae	<i>Exostema ellipticum</i>	St	NA		0.1					
Rubiaceae	<i>Genipa americana</i>	St	NA		0.6					
Rubiaceae	<i>Guettarda combsii</i>	C	NA	3.8	0.1					
Rubiaceae	<i>Psychotria limonensis</i>	C	P	0.4						
Rubiaceae	<i>Randia armata</i>	St	M		0.5					
Rubiaceae	<i>Randia capitata</i>	St	M		0.2					
Rubiaceae	<i>Solenandra mexicana</i>	C	NA		1.2					
Rutaceae	<i>Amyris elemifera</i>	St	NA					0.5		
Rutaceae	<i>Zanthoxylum aguilarii</i>	C	P		0.1					
Rutaceae	<i>Zanthoxylum gentilei</i>	St	P		0.2					
Rutaceae	<i>Zanthoxylum kellermanii</i>	Si	P	1.8						
Sapindaceae	<i>Allophylus camptostachys</i>	St	P	1.3	0.1					
Sapindaceae	<i>Matayba oppositifolia</i>	C	NA	11.0						

Familia	Especie	Afinidad sucesional	Origen geográfico	Matopo-Tertep	Bursim-Cocvit	Asociación		
						Queseg-Queepol	Queped-Burbip	Queacu-Pinooc
Sapindaceae	<i>Sapindus saponaria</i>	Si	NA					
Sapotaceae	<i>Chrysophyllum mexicanum</i>	I	P		0.2			
Sapotaceae	especie 102	C	NA		0.1			0.7
Sapotaceae	<i>Manilkara zapota</i>	C	P		0.3			
Sapotaceae	<i>Sideroxylon capiri</i>	C	NA		0.4			
Sapotaceae	<i>Sideroxylon celastrinum</i>	C	NA		0.3			
Sapotaceae	<i>Sideroxylon salicifolium</i>	C	NA		0.3			
Simaroubaceae	<i>Alvaradoa amorphoides</i>	Si	NA		1.0	0.5		
Sterculiaceae	<i>Guazuma ulmifolia</i>	P	M		2.4		0.7	
Theaceae	<i>Ternstroemia tepezapote</i>	Si	EA	10.7		4.1		
Theophrastaceae	<i>Jacquinia aurantiaca</i>	C	NA		0.4			
Thymelaeaceae	<i>Daphnopsis americana</i>	Si	NA		0.1			
Tiliaceae	<i>Heliocarpus reticulatus</i>	P	M		2.9		1.7	
Tiliaceae	<i>Luehea candida</i>	Si	NA		1.2			
Tiliaceae	<i>Luehea speciosa</i>	P	NA		0.1			
Tiliaceae	<i>Trichospermum mexicanum</i>	P	EA	1.6				
Ulmaceae	<i>Trema micrantha</i>	P	NA		0.4			
Urticaceae	<i>Myriocarpa longipes</i>	Si	NA		0.1			
Urticaceae	<i>Urera baccifera</i>	Si	P		0.7			
Verbenaceae	<i>Citharexylum hexangulare</i>	St	NA	0.4				
Verbenaceae	<i>Lippia myriocephala</i>	P	AA	0.6				
Violaceae	<i>Orthion malpighiifolium</i>	C	M	1.1				
	especie 127	ND	ND		0.1			
	especie 129	ND	ND		0.1			
	especie 140	ND	ND		0.1			
	especie 164	ND	ND		0.1			
	especie 165	ND	ND		0.1			
	especie 171	ND	ND		0.2			
	especie 191	ND	ND		0.1			
	especie 196	ND	ND		0.1			
	especie 201	ND	ND		0.1			
	especie 203	ND	ND		0.1			

Familia	Especie	Asociación									
		Afinidad sucesional	Origen geográfico	Matopo-Tertep	Bursim-Cocvit	Queseg-Quepol	Queped-Burbip	Queacu-Pinooc			
	especie 207	ND	ND		0.4						
	especie 216	ND	ND		0.2						
	especie 220	ND	ND		0.2						
	especie 222	ND	ND		0.1						
	especie 223	ND	ND		0.1						
	especie 224	ND	ND		0.1						
	especie 225	ND	ND		0.1						
	especie 227	ND	ND		0.1						
	especie 230	ND	ND						1.2		
	especie 277	ND	ND		0.1						

Anexo 4. Comandos utilizados para el análisis de datos en el programa R.

```
chooseCRANmirror()
library(vegan)
library(MASS)
setwd("F:")
read.table("div_total.csv", header=T, sep=",")
diversidad<- read.table("div_total.csv", header=T, sep=",")

vare.dca_ <- decorana(diversidad)
vare.dca_
mod <- decorana(diversidad)
plot(mod)

vare.distr_ <- vegdist(diversidad)
vare.mds0_ <- isoMDS(vare.distr_)
vare.mds_ <- metaMDS(diversidad, trace = FALSE)
vare.mds_

read.table("var_ambientales.csv", header=T, sep=",")
amb<- read.table("var_ambientales.csv", header=T, sep=",")
vare.distr_ <- vegdist(amb)
vare.mds0_ <- isoMDS(vare.distr_)
vare.mds_ <- metaMDS(diversidad, trace = FALSE)
ef1_ <- envfit(vare.mds_ ~ ETRA + Altitud + Tmáx + Tmín , amb)
plot(vare.mds_, type = "t", display = "sites")
plot(ef1_)

plot(vare.mds_)
plot(vare.mds_, type = "t", display = "sites")
efecto <- envfit(vare.mds_ ~ ETRA + Altitud + Tmáx, amb)
with(amb, ordisurf(vare.mds_, Altitud, add = TRUE, col = "red2", display = "sites"))
with(amb, ordisurf(vare.mds_, ETRA, add = TRUE, col = "green4", display = "sites"))
plot(efecto)
```