

INFLUENCIA DE LA DINÁMICA DEL PAISAJE EN LA DISTRIBUCIÓN DE LAS COMUNIDADES VEGETALES EN LA CUENCA DEL RIO ZAPOTITLÁN, PUEBLA

Felipe García Oliva*

Resumen

En la actualidad se ha reconocido la influencia de la heterogeneidad del paisaje en la estructura de las comunidades vegetales. A escalas geográficas, la dinámica del relieve es determinante para explicar la estructura del paisaje en zonas áridas. Situación que se presenta en el valle semiárido de Zapotitlán de las Salinas, Puebla, en donde se definieron cuatro unidades de paisaje que dependen de la dinámica geomorfológica. Estas unidades influyen significativamente en la distribución de las principales especies de las comunidades vegetales dentro de la cuenca.

Summary

In the recent years, the influence of the landscape's heterogeneity in the structure of plant communities has been recognized. In terms of geographic scales, the geomorphological dynamic is very important to explain the landscape structure in arid lands. The Zapotitlán de las Salinas basin illustrate this situation, where four landscape units may be identified. The landscape units are a result of the geomorphological dynamic. In the same way, the landscape units influence the principal species distribution of the plant communities in the basin.

Introducción

En las últimas décadas se ha enfatizado la importancia de la heterogeneidad del espacio sobre la estructura de las comunidades vegetales (Denslow, 1985). Dicha heterogeneidad depende de varias causas como son: los factores físicos, las perturbaciones y los factores bióticos. dentro de los últimos, se tienen a las densidades diferenciales de las poblaciones y las interacciones de las mismas (Forman and Godron, 1981; Picket and White, 1985; Denslow, 1985; Kareiva, 1986; Grubb, 1986).

La consecuencia de esto es la formación de un mosaico de parches de vegetación. La dinámica de cada parche no solo depende de sus características intrínsecas, sino también de sus interacciones. Las características más importantes son su patrón de distribución en el espacio (Wiens, 1985), la forma y el tamaño de cada uno de los parches (Forman and Godron, 1981), la habilidad de las especies de explorar la heterogeneidad ambiental (Denslow, 1985) y las fluctuaciones de las perturbaciones en el tiempo que crean una estructura espacial cambiante (Chesson, 1981). Todo esto genera un patrón de paisaje muy complejo.

Asimismo, la organización del patrón del paisaje depende de la ocurrencia a determinadas escalas temporales y espaciales de los eventos y los parches que lo componen (Urban *et al.*, 1987). El enfoque jerárquico de la estructura del ambiente

*Centro de Ecología, Circuito Exterior, Apdo. Postal 70-275, Universidad Nacional Autónoma de México.

ha permitido explicar algunos fenómenos a nivel de comunidades ecológicas, tales como la correlación entre la diversidad y abundancia de especies (Kolasa, 1989). Es decir, algunos factores que influyen en la estructura de las comunidades tienen que ser explicados a distintos niveles de la organización jerárquica, por la influencia de las propiedades emergentes de cada nivel (O'Neill *et al.*, 1986).

Las especies han desarrollado tácticas para poder utilizar los recursos que se distribuyen diferencialmente. Estas tácticas deben ser enmarcadas en sus escalas para entenderlas (O'Neill, 1989). La presencia de ciertas especies en ambientes heterogéneos a escalas geográficas, muchas veces está determinada por factores del paisaje (Forman and Godron, 1986).

En paisajes donde su estructura no depende de factores climáticos, la heterogeneidad es consecuencia de la geomorfología. En estos casos, la dinámica del relieve es importante para entender la distribución de las comunidades vegetales, situación común en regiones áridas (Forman and Godron, 1986; Tongway and Ludwig, 1990). Esto se presenta en la cuenca árida del río Zapotitlán de las Salinas, Puebla, en donde coexisten cuatro comunidades vegetales dentro de la cuenca: Tetechera, Cardonal, Izotal y Matorral Nanófito (Zavala Hurtado, 1982).

En este trabajo se presenta la influencia de la dinámica del relieve en la estructura del paisaje, y cómo esta última influye en la distribución de las comunidades vegetales en la cuenca del río Zapotitlán.

Método

La metodología empleada en el presente estudio contempla dos aspectos: a) el análisis geomorfológico de la cuenca en estudio y el b) análisis de las comunidades vegetales que se encuentran en ella.

Análisis geomorfológico

Con base en análisis cartográfico y fotointerpretación de algunos componentes morfométricos (Palacio, 1983) se elaboró el mapa geomorfológico y el mapa de unidades de paisaje.

Para determinar la influencia de la dinámica actual del relieve sobre la estructura del paisaje, se utilizaron cuatro subcuencas representativas de la zona, que se compararon utilizando el análisis Morfométrico Fluvial propuesto por Strahler (1964). Este análisis se basó principalmente en los cauces de primer orden y en algunos casos cauces de segundo orden. Los análisis estadísticos de los parámetros de los cauces se realizaron con el programa SYSTAT 2.0.

Análisis de las comunidades vegetales

Una vez determinadas las *Unidades de Paisaje* importantes dentro de la cuenca, se llevó a cabo un muestreo de campo para reconocer las comunidades vegetales de cada unidad. Se seleccionó una especie representativa para cada una de las comunidades vegetales (definido en Zavala-Hurtado, 1982). Las especies seleccionadas fueron: Tetechera con *Neobuzbamia tetetzo*, Cardonal con *Chepalocereus hoppenstedtii* e Izotal con *Yucca periculosa*.

El Matorral Nanófico fue definido por la ausencia de las especies vegetales de las otras comunidades, debido a que no existe solo una especie característica. En cada una de las unidades de paisaje, se muestrearon 12 cuadros de 300 m² y se obtuvieron datos de abundancia de las especies representativas de cada comunidad, así como pendiente, altitud y orientación de cada cuadro.

Se generaron dos matrices independientes, una con los parámetros ambientales mencionados y otra considerando los datos en abundancia de las especies representativas. Las dos matrices se sometieron a un análisis de componentes principales con un programa desarrollado por Ezcurrea (1989).

Para el análisis de las variables ambientales, los datos fueron estandarizados y centrados por variable, ya que este análisis considera tanto variables continuas (altitud y pendiente) como discontinuas (unidad de paisaje y orientación).

Para la matriz de especies los datos se transformaron a una variable de presencia-ausencia con un umbral mínimo de 20 individuos por cuadro, debido a que, a escalas geográficas, la matriz de presencia-ausencia se ajusta más claramente a la heterogeneidad espacial y los valores de abundancia obedecen más a parámetros demográficos (Montaña y Ezcurrea, 1989). Una vez transformados los datos se analizaron con la técnica de componentes principales centrado por especie. Con los valores de los componentes principales por unidad de paisaje se llevó a cabo un Análisis de Varianza (ANOVA).

Lugar de trabajo

La cuenca del río Zapotitlán de las Salinas se encuentra ubicado en el sureste del estado de Puebla. Tiene como coordenadas extremas: de 18°12'10" a 18°25'40" latitud norte y de 97°25'00" a 97°38'50" longitud oeste. La cuenca tiene una superficie de 198.7 km², con un desnivel de 1 280 m (teniendo una altitud de 1 400 m en la parte más baja de la cuenca).

La cuenca tiene una temperatura media anual de 21.2° C y una precipitación anual de 450 mm. Las condiciones de aridez de Thornthwaite (Thornthwaite and Mather, 1957), de 57%, la evapotranspiración potencial promedio mensual supera a la precipitación en todo el año (figura 1). Presenta un régimen pluviométrico estacional, concentrándose el 63.4% de la precipitación de junio a septiembre.

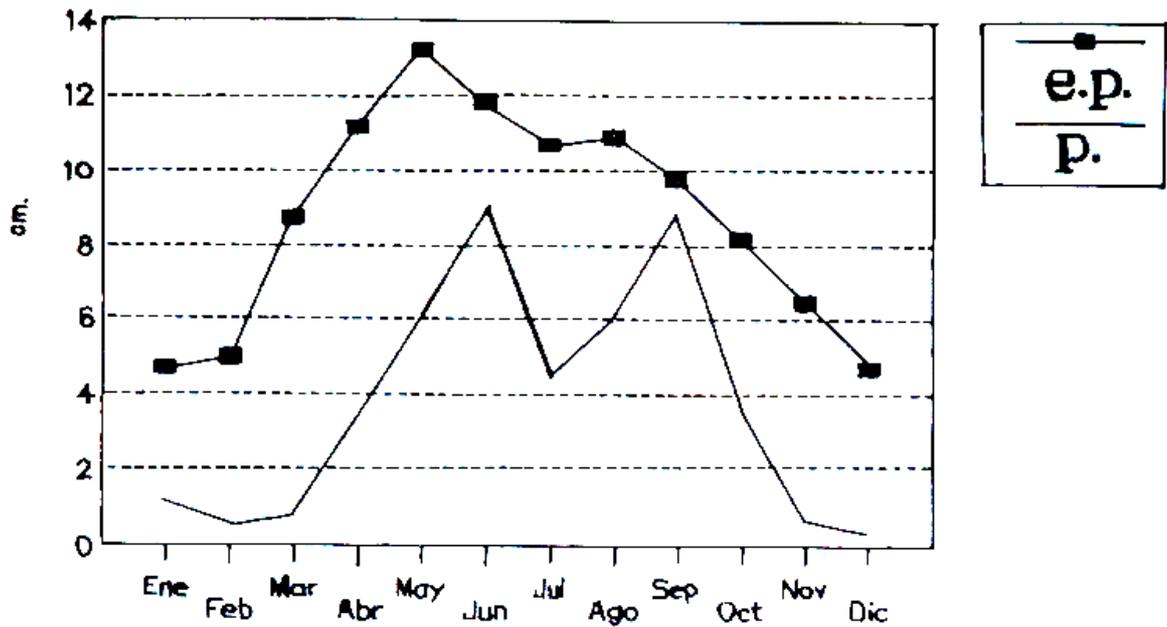


Figura 1. Gráfica del régimen pluviométrico (P) y evapotranspiración potencial (EP) para la estación de Zapotitlán de las Salinas, Puebla.

La historia geológica de la cuenca se puede resumir en cuatro episodios:

1. La formación del "Complejo Basal" que data del paleozoico jurásico (Brunet, 1967; Fuentes Aguilar, 1971).
2. Al principio del cretácico inferior, la cuenca sufre una inmersión formándose el Portal del Balsas (Calderón, 1956).
3. Una serie de plegamientos formaron las principales sierras de la cuenca, iniciándose a finales del cretácico inferior y terminando en el terciario. Con el último evento tectónico (formación Cipiapa) la cuenca pierde su conexión con la Depresión del Balsas, dando como resultado una cuenca endorréica (Calderón, 1956; Brunet, 1967).
4. A principios del cuaternario, el río Santo Domingo, afluente del río Papaloapan, captura por erosión remontante al río Salado y sus tributarios, entre ellos el río Zapotitlán, drenándose de esta forma hacia la cuenca del Papaloapan (Brunet, 1967).

Resultados

Análisis geomorfológico

La distribución de los tipos de relieve más importantes se debe a la interacción de los procesos geomorfológicos en cada uno de los episodios anteriores (figura 2). Se presentan dos grupos principales. El primero lo constituye un Relieve Endógeno Modelado, formado por: a) laderas de montaña plegadas con rocas del paleozoico con un proceso de metamorfismo avanzado (que se distribuyen al sur-este de la zona),

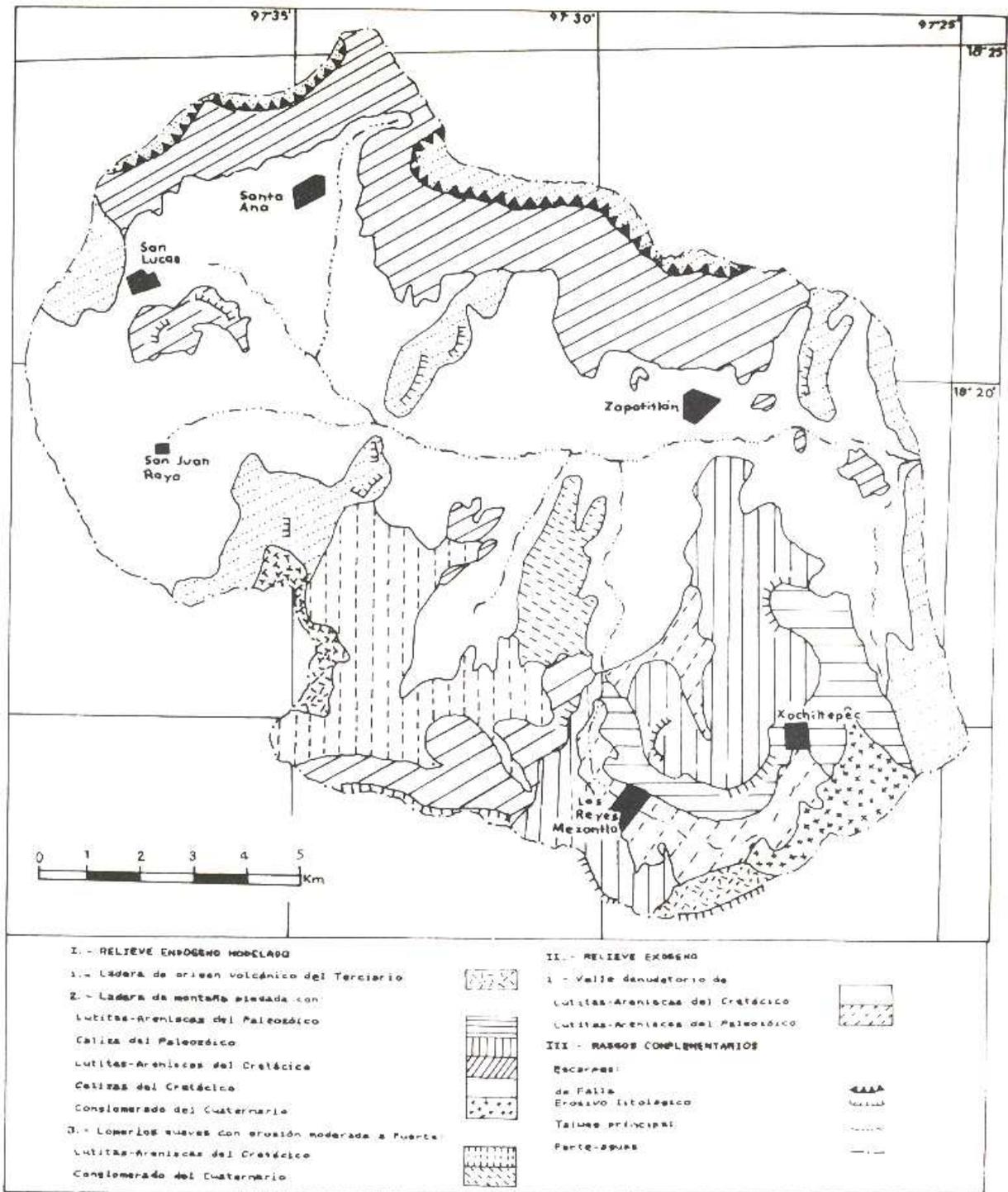


Figura 2. Mapa geomorfológico de la cuenca del río Zapotitlán de las Salinas, Puebla.

b) montañas plegadas del cretácico (rodeando la mayoría de la cuenca), c) lomeríos asociados a cada una de las laderas de montañas plegadas y e) laderas de origen volcánico del terciario (principalmente al sur). El segundo grupo lo constituye un Relieve Exógeno, formado por valles denudatorios de rocas del paleozoico (sur-este) y cretácico (en el centro). En la **tabla 1** se presenta la importancia de cada tipo de relieve en relación a su área ocupada dentro de la cuenca.

La base de la dinámica del relieve actual es la captura del río Zapotitlán (Brunet, 1967). La acción de esta dinámica combinada con los tipos de relieve define las unidades de paisaje. Para entender los efectos de la dinámica en cada uno de los tipos de relieve se utilizó un enfoque de cuencas hidrológicas. Para ello, se tuvieron en cuenta aquellas subcuencas que tienen caracterizado en su interior alguna unidad de paisaje y que su cauce es de 4° orden en su nivel de base (**figura 3**). Las subcuencas utilizadas en el análisis hidrométrico fueron: Santa Ana (SA), San Lucas (SL), San Juan Raya (SJR) y Barranca Nacional (BN).

Tabla 1. Valores relativos del área de la cuenca por cada uno de los tipos de relieve (Tipo de roca: Lu: lutitas, Ar: areniscas, Cz: calizas y Cg: conglomerado)

Tipo de relieve	Porcentaje del área
Relieve endógeno modelado	
1. Ladera de origen volcánico del terciario	1.4
2. Ladera de montaña plegada sobre Lu Ar del paleozoico	3.9
3. Ladera de montaña plegada sobre Cz del paleozoico	8.9
4. Ladera de montaña plegada sobre Lu Ar del cretácico	21.2
5. Ladera de montaña plegada sobre Cz del cretácico	7.3
6. Ladera de montaña plegada sobre Cg del cuaternario	1.8
7. Lomerío sobre Lu-Ar del cretácico	6.6
8. Lomerío sobre Cg del cuaternario	2.1
Relieve exógeno	
9. Valle denudatorio de rocas Lu-Ar del paleozoico	3.9
10. Valle denudatorio de rocas Lu-Ar del cretácico	42.8

Estas cuatro subcuencas se pueden ubicar en tres grupos principales:

El primer grupo, que ocupa el 73.1% de la superficie total (**figura 3**), representado principalmente por las subcuencas de Santa Ana y San Lucas. En ellas se encuentran los dos tipos de relieve dominante en la zona: a) laderas de montañas plegadas sobre rocas del cretácico y b) valle denudatorio sobre rocas del cretácico (**tabla 1**). Cada uno tiene distinta pendiente: el primero con más de 25° y el segundo con menos de 10°. La diferencia de pendientes aumenta la fuerza erosiva del escurrimiento que entra en las zonas planas (valle denudatorio). El gradiente de pendientes, el proceso de cambio de nivel de base y la alta susceptibilidad del material a la erosión, causan que este sitio se encuentre en un proceso de disección intensa en las zonas más planas. Los valores

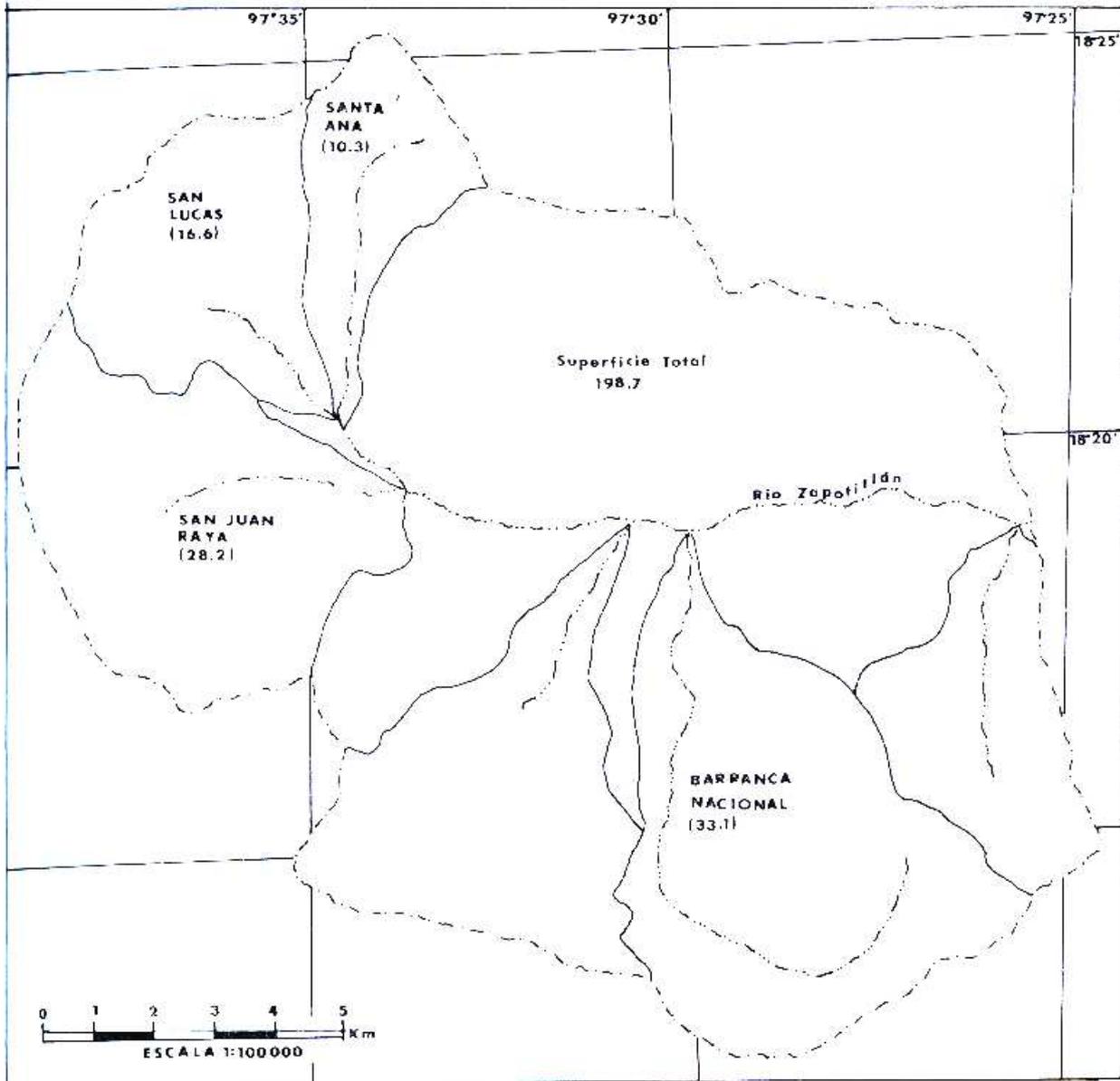


Figura 3. Mapa de las principales subcuencas del río Zapotitlán de las Salinas, Puebla. Las cuatro subcuencas consideradas en el análisis hidrométrico contienen su nombre y en paréntesis su superficie (en km²).

promedios más altos de disección para cauces de primer orden corresponden a estas dos subcuencas (San Lucas 204.6 y Santa Ana 190.0 m). Este último proceso ha generado que el "talweg" del cauce principal sea cada vez más profundo, abatiendo los mantos freáticos (Brunet, 1967). Esta consecuencia de la dinámica actual del relieve en este tipo de subcuenca, ha intensificado el proceso de calcificación de los suelos. Es decir, los procesos geomorfológicos son determinantes en el desarrollo de la desertificación de la cuenca.

El segundo grupo, representado solamente por la subcuenca de San Juan Raya, ocupa el 14.2% de la superficie total de la cuenca (figura 3). En ella predominan las pendientes menores de 5°, correspondientes al tipo de valle denudatorio sobre rocas del cretácico. Estas bajas pendientes han determinado que el patrón de drenaje sea dentrítico, ya que las densidades de los cauces decrecen al aumentar el orden (tabla 2). Asimismo, la predominancia de bajas pendientes ha determinado que los procesos de disección intensa no sean importantes, a pesar de tener el mismo tipo de roca de las cuencas mencionadas anteriormente. San Juan Raya presenta los valores promedio más bajos de disección por cauces de primer orden (14.9 m).

Tabla 2. Valores hidrométricos para las principales subcuencas por orden de cauce (SA: Santa Ana, SL: San Lucas, SJR: San Juan Raya y BN: Barranca Nacional)

Orden Cauce	Número de cauces				Longitud media				Densidad de cauces km/km ²			
	SA	SL	SJR	BN	SA	SL	SJR	BN	SA	SL	SJR	BN
1	26	39	64	119	0.60	0.92	0.88	0.59	1.52	2.17	2.01	2.12
2	5	10	21	31	0.84	1.50	1.20	0.81	0.40	0.93	0.89	0.76
3	2	3	4	8	1.05	0.86	4.40	0.85	0.20	0.15	0.63	0.20
4	1	1	1	1	6.10	5.00	5.80	16.50	0.59	0.30	0.20	0.50
Total	34	53	90	159					2.71	3.56	3.74	3.59

Estas condiciones han generado que el patrón de drenaje haya sido determinado por condiciones aleatorias del escurrimiento, por lo que no existe una correlación entre la longitud y la disección del cauce. De las subcuencas analizadas, solo para San Juan Raya las regresiones para cauces de primero y segundo orden no son significativas (tabla 3). Es por esto que el proceso de "desertificación geomorfológica" no se encuentra en esta zona, a diferencia de las subcuencas anteriores. Esto trae como consecuencia mayor capacidad de almacenamiento de agua en el suelo que ha permitido la formación de arcillas por intemperismo químico.

Ligado a lo anterior, se puede decir que en esta zona existe la formación de rendzinas incipientes. La presencia de estas condiciones edáficas están amenazadas por la dirección intensiva, que en la actualidad se da en el nivel de base de esta subcuenca.

Tabla 3. Modelo y nivel de significancia de las regresiones de longitud y disección de cauces de las principales cuencas

Cuenca	Orden de cauce	Modelo ($y = a + mX$)			Nivel Significancia
		a	m	r	
Santa Ana	1	111.88	129.37	0.60	0.001
San Lucas	1	140.82	68.91	0.30	0.05
San Juan Raya	1	153.61	-7.60	-0.04	0.72
Barranca Nac.	1	98.69	141.77	0.53	0.000
Santa Ana	2	209.32	-39.67	-0.21	0.73
San Lucas	2	56.74	68.90	0.74	0.03
San Juan Raya	2	73.15	6.20	0.08	0.72
Barranca Nac.	2	61.35	45.42	0.44	0.02

El tercer grupo, representado por la subcuenca de Barranca Nacional, ocupa el 16.6% de la superficie total (figura 3). Esta subcuenca se encuentra sobre el "Complejo Basal", donde dominan pendientes mayores de 30°. A pesar de esto, la pendiente promedio del cauce principal no es mayor a las pendientes de los cauces de las otras subcuencas, debido a las características geológicas de las zonas que se explican más adelante. El "Complejo Basal" se encuentra sumamente fracturado y tiene un gran número de contactos litológicos. Esto genera un patrón de drenaje angular, haciendo que los escurrimientos sean "dirigidos" por la estructura geológica. Dicho patrón se caracteriza por cauces cortos de primer orden, comparados con los cauces de las cuencas anteriores (figura 4).

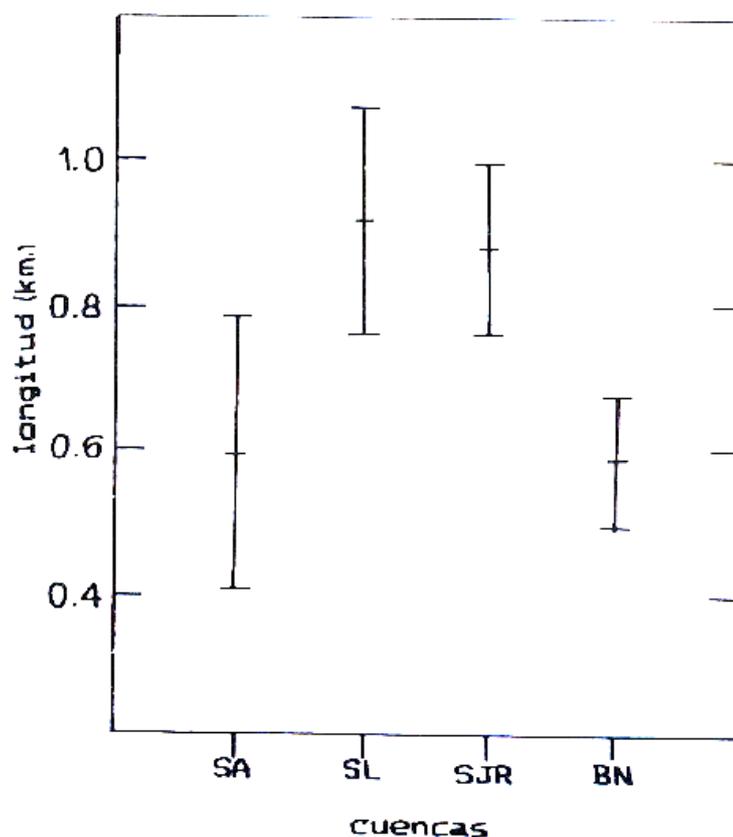


Figura 4. Prueba de Tukey (a intervalo de 95% de confianza) de la longitud de cauces de primer orden de las principales subcuencas. SA: Santa Ana, SL: San Lucas, SJR: San Juan Raya y BN: Barranca Nacional.

Esta dependencia del patrón del drenaje debido a la estructura geológica ha generado una gran correlación entre la longitud y la disección de cauces, por lo que el nivel de significancia de la regresión es mayor en esta subcuenca (tabla 3). Con base en esta relación, se esperaría que existiese una mayor disección del relieve, situación que no se presenta debido a la baja susceptibilidad del material a ser erosionado. Todo este comportamiento "determinístico" ha influido en la baja intensidad de los procesos actuales de modelado del relieve. Los procesos de "desertificación geomorfológica" que se están presentando en todo el resto de la cuenca, no son importantes en esta zona.

Dentro de la cuenca existen tres factores que determinan los procesos edáficos: el clima, el material parental y el geomorfológico. El primero ha determinado procesos de salinización en toda la cuenca, cuya importancia dependerá de los otros dos factores. El material parental ha determinado la concentración de carbonatos. Por ejemplo, los suelos sobre el "Complejo Basal" son menos calcáreos que los desarrollados sobre rocas del cretácico. Por último, los procesos geomorfológicos tienen dos aspectos importantes: la pendiente, que separa a los litosoles de los otros dos tipos y el grado de disección del relieve antes mencionado, que separa a los xerosoles de las rendzinas.

De la interacción de los tipos de relieve, la dinámica actual del relieve y los procesos edafogénicos, se definen seis unidades de paisaje: xerosoles sobre rocas del cretácico, litosoles sobre rocas del cretácico, litosoles sobre material de origen de roca del paleozoico (se incluyen los lomeríos del cuaternario), rendzinas, litosoles sobre rocas volcánicas del terciario y litosoles sobre rocas del cuaternario (solo incluye la ladera de montaña del cuaternario) (figura 5). Las cuatro primeras unidades ocupan casi toda la superficie de la cuenca (tabla 4).

En las variables ambientales los dos primeros componentes resumen el 59.4% de la variación total. El primer componente separa a los sitios de muestreo en función de su pendiente (valores negativos a los sitios planos y valores positivos a los sitios inclinados) (figura 6). La proyección de los puntos en la figura 6 al eje del componente 1 define cuatro grupos, que corresponden a las cuatro unidades de paisaje definidas anteriormente (xerosoles sobre rocas del cretácico, litosoles sobre rocas del cretácico, litosoles sobre material de origen de roca del paleozoico y rendzinas). Se puede considerar a la pendiente como una característica propia de las unidades de paisaje.

Análisis de las comunidades vegetales

De la matriz de especies vegetales los dos primeros componentes explican 54.7% y 45.3% respectivamente de la variación total. El primer componente separa a los sitios con presencia y ausencia de *Yucca periculosa* y el segundo componente separa los sitios con *Neubuzbarnia tetetzo* de los sitios en que no se presenta esta especie (figura 7).

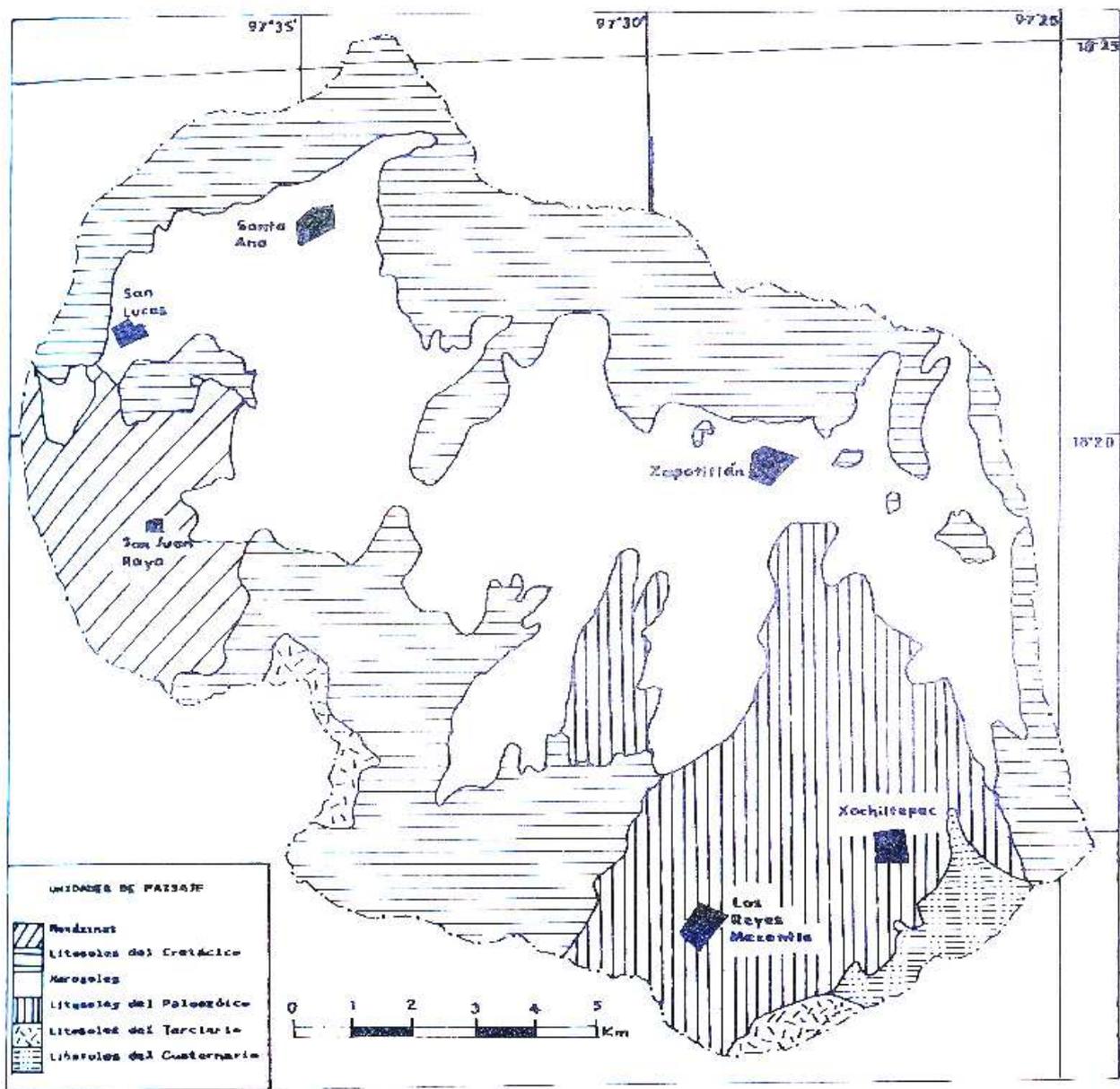


Figura 5. Mapa de Unidades de Paisaje de la cuenca de Zapotitlán de las Salinas, Puebla.

Tabla 4. Valores relativos del área por unidad de paisajes. Los números dentro del paréntesis corresponden al tipo de relieve de la **tabla 1**

Unidad de paisaje	Porcentaje del área
Xerosoles con material de origen de roca del cretácico (tipo 10)	35.6
Litsoles con material de origen de roca del cretácico (tipos 4, 5 y 7)	35.0
Litsoles con material de origen de roca del paleozoico (tipos 2, 3, 8 y 9)	18.7
Rendzinas (tipo 10)	7.2
Litosol del terciario y litosol del cuaternario (1 y 6)	3.5

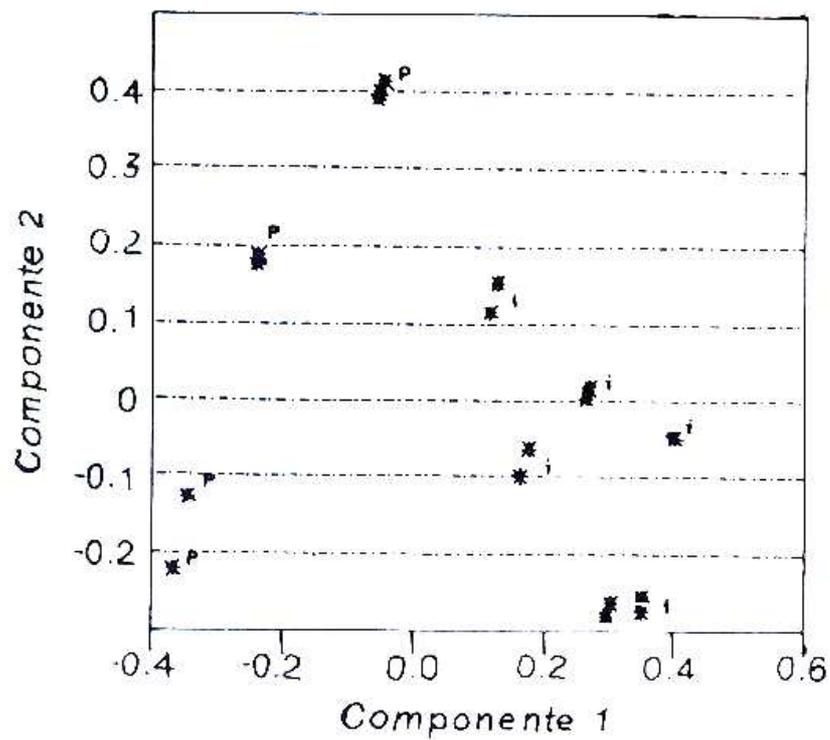


Figura 6. Análisis de componentes principales centrado y estandarizado de variables ambientales. p: sitios planos e i: sitios inclinados.

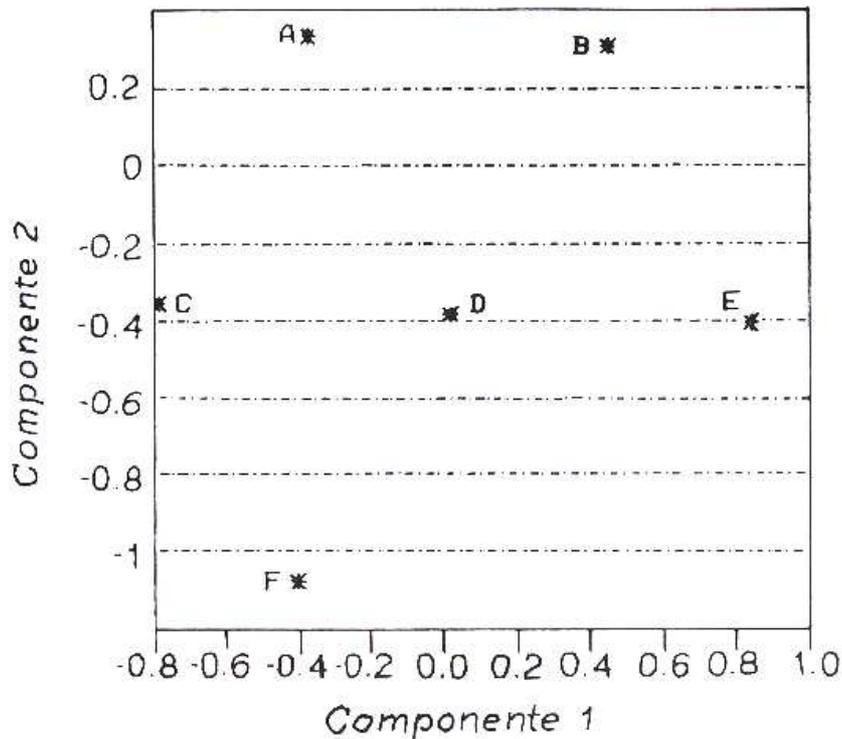


Figura 7. Análisis de componentes principales centrado de presencia y ausencia para las especies. Los grupos formados son a) sitios con solo *Neobuxbamia tetetzo*, b) con *Neobuxbamia tetetzo* y *Yucca periculosa*, c) con *Neobuxbamia tetetzo* y *Cephalocereus hoppenstedtii*, d) sin ninguna especie considerada, e) con solo *Yucca periculosa* y f) con solo *Cephalocereus hoppenstedtii*.

Los resultados del análisis de varianza (ANOVA) entre el componente 1 de las comunidades vegetales con las unidades de paisaje, presentan diferencias altamente significativas ($p = 0.0001$) (tabla 5). Las comparaciones múltiples forman dos grupos homogéneos: rendzinas xerosoles donde se encuentra presente *Yucca periculosa* y litosoles del cretácico y paleozoico, donde no se encuentra dicha especie (figura 8).

Tabla 5. Análisis de varianza de la variable Unidad de Paisaje en el componente 1 y componente 2 de las comunidades vegetales

Fuente de Variación	Suma de cuadrados	G.L.	Cuadrado medio	Valor de F	Probabilidad de F
Componente 1					
Unidad de Paisaje	4.558	3	1.51	13.22	0.0001
Error	5.054	44	0.11		
Total	9.612	47			
Componente 2					
Unidad de Paisaje	5.177	3	1.72	27.32	0.0001
Error	2.779	44	0.06		
Total	7.956	47			

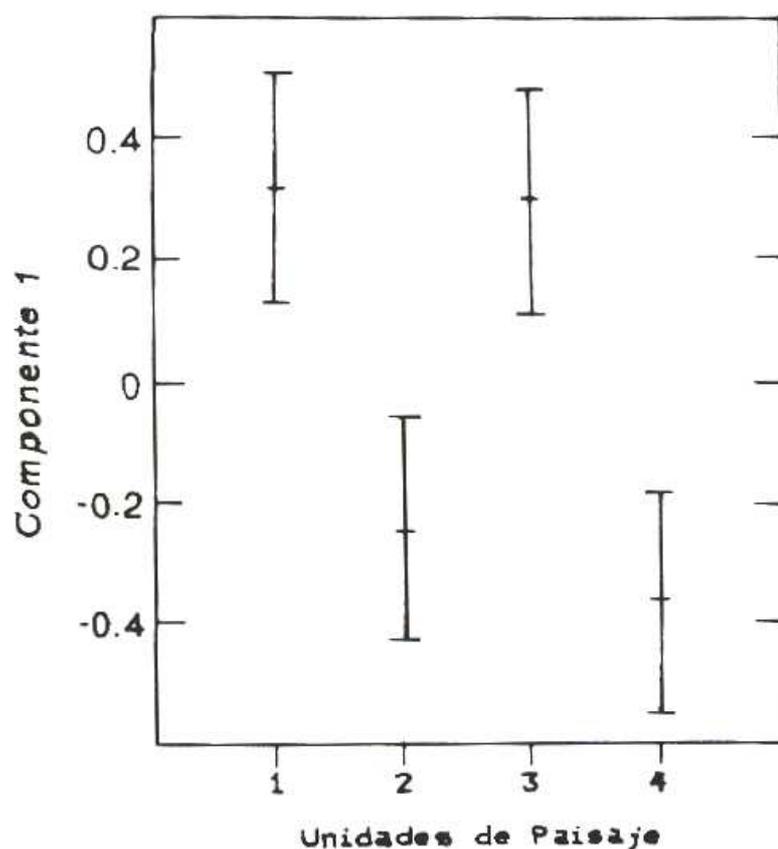


Figura 8. Prueba de Tukey (a intervalo de 95% de confianza) de los valores de componente 2 de la matriz de vegetación en las distintas unidades de paisaje (1: rendzina, 2: litosol del cretácico, 3: xerosol y 4: litosol del paleozoico).

De igual manera, se encontraron diferencias muy significativas ($P = 0.0001$) del ANOVA, entre el componente 2 y las unidades de paisaje (tabla 5). En la figura 9 se muestran las comparaciones múltiples de las unidades de paisaje con el componente 2, formándose dos grupos: rendzinas y litosoles del paleozoico con presencia de *Neobuxbaumia tetetzo* y litosoles del cretácico y xerosoles donde no domina dicha especie.

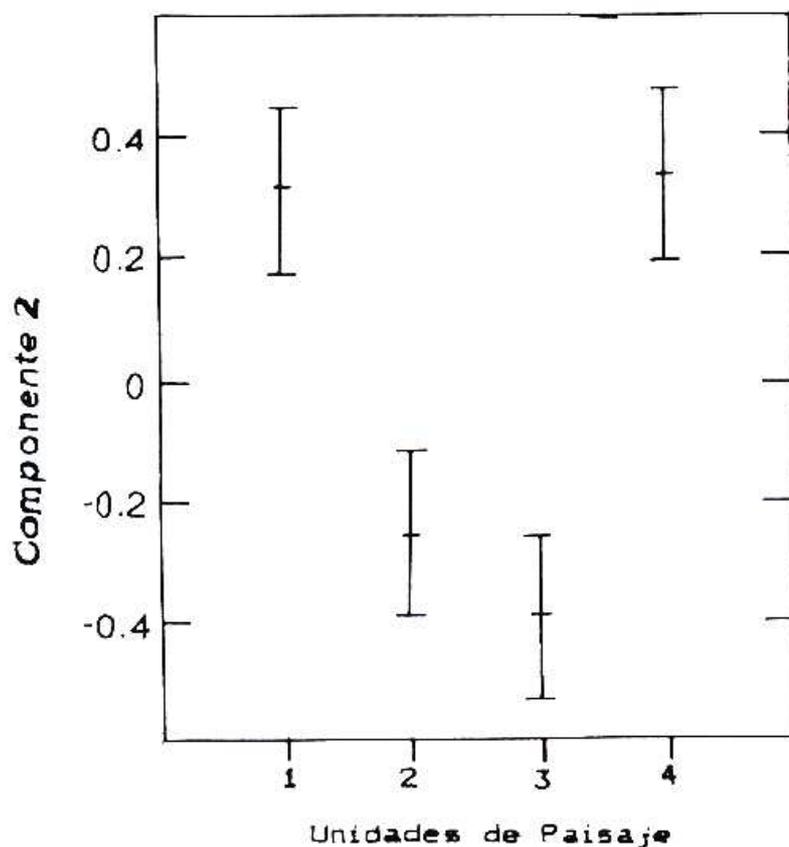


Figura 9. Prueba de Tukey (a intervalo de 95% de confianza) de los valores del componente 2 de la matriz de vegetación en las distintas unidades de paisaje (1: rendzina), 2: litosol del cretácico, 3: xerosol y 4: litosol del paleozoico).

Conclusiones

Existen varios factores que influyen en la distribución de las especies dominantes de cada una de las comunidades vegetales del valle, mismos que actúan a diferentes escalas. Por ejemplo, la influencia de las condiciones microclimáticas requieren del conocimiento de la ecofisiología de las especies, la abundancia de los individuos es necesario explicarlo con un enfoque de dinámica de poblaciones y ecología de comunidades, y la presencia de las especies dependen de la dinámica de la ecología del paisaje. Es sobre este punto que se ha abordado en este trabajo.

El factor más importante en la ecología del paisaje en esta cuenca es la dinámica geomorfológica, que ha determinado la presencia de cuatro tipos de unidades de paisaje. Ha sido necesario considerar un enfoque hidrológico para poder explicar dichas unidades. Por ejemplo, se tiene un mismo tipo de relieve, valle denudatorio sobre rocas

del cretácico en las cuencas de Santa Ana, San Lucas y San Juan Raya, pero el proceso edafogénico es distinto por la dinámica actual del relieve; lo interesante es que esta diferencia influye sobre la presencia de las especies en cada una de las zonas.

Los factores principales de la dinámica del paisaje que influyen en la distribución de las especies son dos: el grado de calcificación de los suelos y la capacidad de almacenamiento del agua en ellos. El grado de calcificación de los suelos depende el tipo de roca y de la dinámica del relieve; la capacidad de retención del agua depende de la dinámica del relieve.

Neobuzbarnia tetetzo es más abundante en aquellas unidades del paisaje donde el grado de calcificación no es tan alto, es decir, en las rendzinas y los litosoles del paleozoico (figura 9). *Yucca periculosa* domina en aquellas zonas con pendientes no tan marcadas, rendzinas y xerosoles del cretácico (figura 8). *Cephalocereus hoppenstedtii* solo se presenta en litosoles sobre calizas del cretácico. Los sitios que no presentaron ninguna de las tres especies correspondían a xerosoles. La presencia de *Yucca periculosa* en este tipo de suelo se presentó en aquellos cuadros dentro de esta unidad que tenían evidencia de perturbación humana, la cual se concentra en suelos muy planos.

Es claro que existe una influencia de la dinámica del paisaje sobre la distribución de las especies de las comunidades, pero debido a que cada una de las especies responden de una manera distinta, no fue posible determinar un patrón general. Para determinar lo anterior es necesario responder las siguientes preguntas: ¿Cuál es la dinámica de la humedad del suelo, pH, ciclo de nutrientes, etc., en cada una de las unidades del paisaje?, ¿cuáles son los mecanismos que utilizan las especies para aprovechar los recursos disponibles?, ¿cuáles son las tácticas que utilizan las especies para enfrentar las restricciones que le establece un ambiente heterogéneo?, ¿cómo son las interacciones de las especies en cada una de las unidades del paisaje?, ¿cómo interactúan los diferentes niveles de organización para determinar el patrón de distribución de las especies?

Agradecimientos

Este trabajo fue posible gracias al apoyo de las siguientes personas: Dra. Martha Cervantes R., Dr. Ezequiel Ezcurrea, Biól. Oscar Briones, Dr. Alfonso Valiente-Banuet y Geóg. Martha Mendoza A. Este trabajo fue apoyado económicamente por CONACyT.

Referencias

- Brunet, J., "Geologic studies", en Byers, *The Prehistory of the Tehuacan Valley*, vol. one, University of Texas Press, 1967, págs. 66-87.
- Calderón García, A., "Bosquejo geológico de la región de San Juan Raya, Puebla", *Congreso Geológico Internacional XX*, Libro guía de la excursión A-11, UNAM, 1956, págs. 9-33.
- Chesson, P. L., "Models for spatially distributed population: the effect of within-patch variability", *Theor. Pop. Biol.*, 19, 1981, págs. 288-325.

- Denslow, J. S., "Disturbance mediated coexistence of species", en Picket and White, *The Ecological of Natural Disturbance and Patch Dynamics*, Academic Press, 1985, págs. 307-324.
- Ezcurra, E., *Programa Orden. Análisis de Componentes Principales*, Centro de Ecología, UNAM, México, 1989.
- Forman R., T. T. y M. Godron, *Landscape Ecology*, John Wiley and Sons, 1986, 587 págs.
- Forman R., T. T. y M. Godron, "Patches and Structural Components for a Landscape Ecology", *Bioscience*, 31(10), 1981, págs. 733-740.
- Fuentes Aguilar, L., "Metodología para el análisis geográfico de la zona de San Juan Raya", *Boletín del Instituto de Geografía*, núm. 4, UNAM, México, 1971, págs. 324-368.
- Grubb, P. J., "Problem posed by sparse and patchily distributed in species-rich plants communities", en Diamond and Case, *Community Ecology*, Harper & Row, 1986, págs. 207-226.
- Kareiva, P., "Patchiness, dispersal and species interaction: consequences for communities of herbivorous insects", en Diamond and Case, *Community Ecology*, Harper & Row, 1986, págs. 192-206.
- Kolasa, J., "Ecological systems in hierarchical perspectives: breaks in community structure and other consequences", *Ecology*, 70(1), 1989, págs. 36-47.
- Montaña, C. y E. Ezcurra, "El análisis de componentes principales de tablas florísticas de presencia ausencia como herramienta para el análisis de gradientes ambientales. Un estudio de caso en la Quebrada de Vaquerías (Valle Hermoso, Córdoba)", *Ecología Argentina*, (en prensa).
- O'Neill, R. V., "Perspective in Hierarchical and Scale", en Roughgarden, May and Levin, *Perspectives in Ecological Theory*, Princenton University Press, 1989, págs. 140-156.
- O'Neill, R. V., D. L. De Angelis, J. B. Waide y T. F. H. Allen, *A Hierarchical Concept of Ecosystems*, Princeton University Press, 1986.
- Palacio, J. L., "Metodología para el desarrollo de trabajos geomorfológicos escala 1:50 000", *Primer Congreso Interno del Instituto de Geografía, UNAM*, Instituto de Geografía, UNAM, México, 1983, págs. 52-74.
- Picket S, T. A. y P. S. White, "Patch dynamics: a synthesis", en Picket y White, *The Ecological of Natural Disturbance and Patch Dynamics*, Academic Press, 1985, págs. 371-384.
- Stralher, A., "Quantitative geomorphology of drainage basins and channel net work", *Handbook of Applied Hidrology*, Mc Graw Hill, 1964, págs. 4-76.
- Thorntwaite, C. W. y J. R. Mather, *Instructions and tables for computing potential evapotranspiration and the water balance*, Laboratory of Climatology Publication, núm. 10, Centerton, N. J., 1957.
- Tongway, D. J., y J. A. Ludwig, "Vegetation and soil patterning in semi arid mulga lands of Eastern Australia", *Australian Journal of Ecology*, 15, 1990, págs. 23-34.

- Urban, D. L., R. V. O'Neill y H. H. Shugart, "Landscape Ecology. A Hierarchical Perspective can help Scientists Understand Spatial Patterns", *Bioscience*, 37(2), 1987, págs. 119-127.
- Wiens, J. A., "Vertebrate responses to environmental patchiness in arid and semiarid ecosystems", en Picket y White, *The Ecology of Natural Disturbance and Patch Dynamics*, Academic Press, 1985, págs. 169-193.
- Zavala-Hurtado, J. A., "Estudios Ecológicos en el valle semiárido de Zapotitlán de las Salinas, Puebla I. Clasificación numérica de la vegetación basada en atributos binarios de presencia o ausencia de las especies". *Biótica*, vol. 7, núm. 1, 1982.