

RIQUEZA Y DIVERSIDAD DE ÁRBOLES DEL BOSQUE TROPICAL CADUCIFOLIO EN LA DEPRESIÓN CENTRAL DE CHIAPAS

ANA GUADALUPE ROCHA-LOREDO, NEPTALÍ RAMÍREZ-MARCIAL¹ Y MARIO GONZÁLEZ-ESPINOSA

Departamento de Ecología y Sistemática Terrestres, El Colegio de la Frontera Sur

¹ Autor para correspondencia: nramirezm@ecosur.mx

Resumen: Se evaluó la diversidad de árboles contenida en 96 parcelas circulares de 0.1 ha, distribuidas en un intervalo altitudinal entre 441 y 1,740 m en la Depresión Central de Chiapas. Las parcelas se clasificaron mediante un análisis de agrupamiento jerárquico y se ordenaron a lo largo de un gradiente ambiental por medio de un análisis de escalamiento multidimensional no métrico (NMDS). La clasificación permitió reconocer cinco asociaciones vegetales, tres de ellas correspondientes al bosque tropical caducifolio (BTC) y dos a los bosques de *Quercus*. La riqueza regional está representada por un total de 233 especies, en 152 géneros y 57 familias botánicas. La contribución de las parcelas a la diversidad total fue mayor en las asociaciones del bosque tropical caducifolio que en las de *Quercus*. La composición de especies estuvo dominada por individuos de etapas sucesionales tardías en las asociaciones del BTC (40-56%), en tanto que en los bosques de *Quercus* la mayor contribución fue de especies secundarias (46-54%). La ordenación (NMDS) mostró una relación significativa de las parcelas con 10 de 12 variables climáticas, de las cuales el promedio anual de la temperatura media del mes más caliente ($r^2 = 0.74$, $P < 0.001$) y la precipitación media anual ($r^2 = 0.85$, $P < 0.001$) fueron las más importantes. 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.

Palabras clave: Asociaciones vegetales, heterogeneidad, evapotranspiración real, *Quercus* NMDS, sucesión ecológica.

Abstract: Tree diversity in the Central Depression of Chiapas was evaluated through 96 circular plots (0.1 ha each) distributed along to altitudinal range between 441 and 1740 m. Hierarchical cluster analysis helped to identify five plant associations; three of them corresponds to the tropical dry forests (TDF), and two *Quercus* forest. Regional richness included a total of 233 species, 152 genera and 57 botanical families. The contribution of local plots to the total diversity was highest in the TDF associations than in the *Quercus* forest associations. Species composition was dominated by individuals of late successional stages in the TDF (40-56%), while greatest contribution was secondary species in the *Quercus* forests (46-54%). Ordination showed a significant correlation plots with 10 of 12 climatic variables, which the average annual mean temperature of warmest month ($r^2 = 0.74$, $P < 0.001$) and mean annual precipitation ($r^2 = 0.85$, $P < 0.001$) were the most important. Although the Central Depression of Chiapas remains less than 2% of its forest cover, tree diversity is relatively high due to environmental heterogeneity which promotes species turnover at the regional level.

Key words: Actual evapotranspiration, Plant associations, environment heterogeneity, NMDS ordination, *Quercus*, succession.

Se considera que Chiapas es la segunda entidad federativa de México con mayor diversidad florística (Breedlove, 1981), aunque regiones como la Depresión Central (DCCh) no han sido completamente descritas en su composición florística y estructura (Reyes-García y Sousa, 1997). Históricamente la vegetación dominante en la región corresponde a la del Bosque Tropical Caducifolio (BTC, *sensu* Rzedowski, 1978) y poco se han estudiado las relaciones florísticas con otros tipos de vegetación con los cuales comparte condicio-

nes ambientales similares, como un periodo más o menos prolongado de sequía estacional (4-6 meses). Ricker *et al.* (2007) estimaron que aunque para el año 2000 este tipo de vegetación era el más representado (10.8% de la superficie forestal del país), al mismo tiempo era de los más afectados por la deforestación a nivel nacional. Las cifras indican que poco menos del 30% de la cobertura original aun persiste en el país, principalmente a lo largo de la vertiente del Pacífico (Trejo y Dirzo, 2000, Ricker *et al.*, 2007). La condición del

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

La asociación es la unidad conceptual base de la clasificación fitosociológica, que expresa la composición florística general de un conjunto de comunidades vegetales homogéneos estrechamente relacionadas con una determinada región (Font Quer, 2001) y representan grupos florísticos basados en la dominancia de las especies vegetales *sensu* Beard (1955). Algunas de las comunidades más reconocidas dentro de la DCCh, se corresponden parcial o totalmente con la Selva Baja Caducifolia, Selva Mediana Subcaducifolia, Bosque de Pino-Encino, Encinares (Miranda y Hernández, 1963) o Bosque de *Quercus* (Rzedowski, 1978). Esta dificultad para precisar los límites entre comunidades de los bosques secos ya han sido señalados con anterioridad (por ej., Pennington *et al.*, 2009; Pérez-García *et al.*, 2009) y reflejan el limitado esfuerzo de muestreo en la región.

En el estudio de los patrones de distribución 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; Stephenson, 1990; O'Brien, 1993; Francis y Currie, 2003). A nivel local pueden influir los 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). 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-Espínosa *et al.*, 2005; 2008) o la evapotranspiración potencial (Palmer y Havens, 1958; Trejo y Dirzo, 2002). En el presente estudio se analizaron los efectos de algunas variables ambientales a nivel regional para explicar la riqueza y diversidad de árboles a nivel local y de toda la región del centro de Chiapas.

Por otro lado, 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. Las especies se agrupan de acuerdo con su funcionalidad y 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 de temperatura y precipitación en áreas de bosque de pino-encino y mesófilo de montaña (por ej., González-Espínosa *et al.*, 1997; Ramírez-Marcial *et al.*, 2005; 2008). No tenemos conocimiento de un inten-

to similar para las especies del bosque tropical caducifolio y asociaciones relacionadas, aunque recientemente se ha identificado la necesidad de incorporar el enfoque sucesional en los estudios de los bosques tropicales secos (Quezada *et al.*, 2009). Un método que utiliza el estado sucesional de una especie como una buena aproximación de la diversidad funcional de una comunidad vegetal, nos permite entender aspectos más dinámicos de la comunidad y complementa lo que el análisis basado solamente en la riqueza de especies (Rozza *et al.*, 2007). De acuerdo con lo anterior, en este estudio se analiza la contribución de tres grupos de especies con distinta afinidad sucesional: pioneras, secundarias iniciales y secundarias tardías (Rozza *et al.*, 2007), dentro de las asociaciones identificadas y se discuten las implicaciones de ello en relación con los patrones de perturbación de la vegetación en la región de estudio.

Materiales y métodos

Área de estudio. La Depresión Central de Chiapas (DCCh) se ubica entre los 17° 59' - 14° 32' de latitud norte y 90° 22' - 94° 14' de longitud oeste (Figura 1). Comprende más de 280 km de largo y hasta 70 km de ancho (aproximadamente 9000 km²), con variaciones altitudinales que van desde los 400-1,500 msnm (Müllerried, 1957). La región está completamente rodeada por áreas montañosas húmedas y cálidas en transición con zonas boscosas más frías y secas que le proporcionan una clara y franca zonación respecto a otras regiones donde se presenta el BTC. Los estratos geológicos corresponden en su mayoría a calizas marinas y pizarras del mesozoico. Los suelos son fértiles en general, ya que la mayoría son de origen aluvial, profundos, aunque en las zonas de lomeríos los suelos son delgados y pedregosos (INEGI, 2000). Los tipos de vegetación original, dominados por el Bosque Tropical Caducifolio (Rzedowski, 1978) o Selva Baja Caducifolia y mediana subcaducifolia

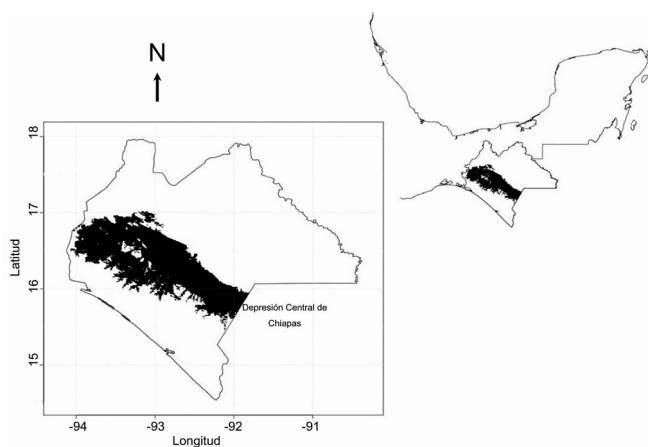


Figura 1. Ubicación geográfica de la Depresión Central de Chiapas, México.

(Miranda y Hernández-X., 1963), han sido sustituidos en su mayoría por vegetación secundaria debido al pastoreo, el manejo del fuego, la construcción de embalses (La Angostura y Chicoasén) y la 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.

En la región se presenta un régimen de lluvias de verano, de carácter convectivo que definen dos tipos de clima: cálido subhúmedo ($Aw_0(w)igw'$) 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 ($Aw_2(w)igw'$) que se encuentra en los declives de las cadenas montañosas adyacentes al valle central; la precipitación varía entre 1,110 y 1,267 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 DCCh y zonas adyacentes la lluvia declina a partir de octubre y llega a ser muy escasa entre noviembre y abril.

Muestreo de la vegetación. Se analizaron la composición florística y abundancia de árboles contenida en 96 parcelas circulares de 0.1 ha cada una (*sensu* Ramírez-Marcial *et al.*, 2001). Las parcelas se localizaron en diferentes localidades ubicadas entre 441-1740 m de altitud. En cada parcela se registró la ocurrencia, abundancia y el diámetro de todos los individuos ≥ 10 cm de diámetro a la altura del pecho (DAP). La estructura de la vegetación se analizó con base en los valores relativos de la densidad y área basal de los árboles para obtener un índice de valor de importancia (Müller-Dombois y Ellenberg, 1974). Durante el muestreo en campo, se elaboró un catálogo itinerante consistente en muestras vegetativas o reproductivas de cada una de las morfoespecies. Dichas muestras se colocaron en dos folios de papel secante con un número de identificación consecutivo conforme se iban incorporando en el muestreo. Cuando fue posible, se realizó la colecta botánica de aquellos ejemplares con estructuras reproductivas y conjuntamente con el material del catálogo itinerante se determinó mediante cotejo con ejemplares en el herbario de ECOSUR, Unidad San Cristóbal. Los nombres taxonómicos fueron corroborados con la base de datos del Jardín Botánico de Missouri W3TROPICOS <www.tropicos.org>.

Análisis de datos. Se construyó una primera matriz de datos con la densidad y área basal de los individuos de cada especie en las 96 parcelas; la otra matriz consistió de 12 variables ambientales. Las variables climáticas se tomaron de Worldclim-Bioclim <www.worldclim.org> con una resolución espacial de 1 km², que se generan por medio de interpolación de datos de estaciones meteorológicas y

fueron desarrollados para todo el mundo (Hijmans *et al.*, 2005). La evapotranspiración real anual (*ETRA*) se calculó para cada parcela 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 *ETRA* es considerada como una medida de la cantidad de agua de lluvia disponible a las plantas bajo temperaturas propicias para su crecimiento (Rosenzweig, 1968) y se parte de la premisa que 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 (Wright, 1983; Ricklefs, 1987; Rosenzweig y Abramsky, 1993; Currie *et al.*, 2004).

Con la primera matriz se realizó la clasificación jerárquica de la vegetación mediante un análisis TWINSPAN (Two Way Indicator Species Analysis; Hill, 1979) con el programa PC-ORD versión 4.17 (McCune y Mefford, 1999). Este método se basa en el concepto de que un grupo de sitios (parcelas) puede tener un grupo correspondiente de especies indicadoras. Esta división entre grupos es equivalente a un análisis de correspondencia, donde cada muestra es dividida dicotómicamente en un grupo negativo y positivo que corresponde a sus valores característicos (*eigenvalues*) del primer eje de la ordenación y define la pertenencia a uno u otro grupo (Leps y Smilauer, 2003). La separación de grupos se decidió después de los tres primeros niveles de corte. Alternativamente al análisis de TWINSPAN, se realizó un análisis de agrupamiento jerárquico, aplicado a una matriz de disimilitud obtenida con los datos de densidad por el método de Ward y procedimiento de agrupamiento promedio sin ponderación (UPGMA), por ser uno de los métodos que introduce menor distorsión en la distancia entre agrupamientos respecto a la matriz de distancia original (Oksanen, 2010). De éste análisis se obtuvo un dendrograma cuya escala vertical (valores entre 0 y 1) expresa la disimilitud entre sitios, donde valores cercanos a cero representan mayor similitud (Oksanen, 2010). Para determinar el número de grupos en el dendrograma se utilizó la función “*hclust*” de la rutina *vegan* para desplegar gráficamente el número de grupos (Oksanen, 2010) operada desde el programa R (R Development Core Team, 2010) y posteriormente se inspeccionó su correspondencia con el resultado del análisis de TWINSPAN. Para los cinco grupos de vegetación, se construyó una curva de acumulación de especies-área.

Para la ordenación indirecta de las parcelas, se realizó un análisis de escalamiento no métrico multidimensional, NMDS (*Non-metric Multidimensional Distance Scaling*) el cual utiliza la matriz de disimilitud entre parcelas; éste método se considera uno de los más efectivos para ordenar datos ecológicos al no requerir el supuesto de relación lineal entre las variables. Aunque este análisis tiene la desventaja de encontrar más de una solución, es necesario realizar un procedimiento de reiteración hasta encontrar el valor de tensión (stress) más pequeño. Para ello se utilizó un proce-

dimiento automatizado incluido en la función “metaMDS” dentro de la rutina MASS operada desde el programa R. Finalmente, se graficaron los dos primeros ejes de la ordenación y sobre éstos se sobrepusieron los grupos obtenidos en el dendrograma.

El método de interpretación de los grupos (asociaciones) es ajustar los vectores de las variables ambientales sobre los ejes de ordenación con la función “envfit”. Para tal fin se usaron las 12 variables ambientales para obtener un valor de correlación y significancia de cada una a lo largo de los ejes de la ordenación. El valor de significancia se basa en permutaciones aleatorias de los datos y si estos tienen un mayor ajuste que el de los vectores, estos se consideran no significativos (Oksanen, 2010).

Para cada parcela se calculó la diversidad con el índice de Shannon-Wiener (H , base logaritmo natural) y el índice de uniformidad ($H/\ln(S)$, donde S = la riqueza de especies (Rosenzweig, 1995). Para evaluar la contribución de cada parcela a la diversidad regional, seguimos las recomendaciones de Lu *et al.* (2007) para diferenciar la diversidad local dentro y entre unidades de muestreo. Para ello utilizamos un procedimiento de repartición aditiva de la diversidad y distintividad (exclusividad) de unidades. Finalmente se analizó la diversidad considerando la afinidad sucesional de las especies entre las asociaciones vegetales. Todos los análisis se obtuvieron con la función “contribdiv” contenida en el paquete BiodiversityR (Kindt, 2009).

Resultados

A nivel regional y considerando 96 parcelas (se excluyó la parcela 44 por errores de captura), se registraron 5327 individuos mayores de 10 cm de DAP, pertenecientes a 233 especies, 152 géneros y 56 familias botánicas (Apéndice 1). Las familias con más especies fueron Fabaceae (33 especies), Euphorbiaceae (14), Malvaceae (11) y Rubiaceae (10). De las familias restantes, 19 de ellas estuvieron representadas por una sola especie (Apéndice 1).

Debido a la heterogeneidad ambiental incorporada en el muestreo, se registraron claras diferencias florísticas y estructurales entre los sitios de estudio. El análisis de agrupación jerárquica permitió reconocer cinco asociaciones de vegetación con base en la disimilitud de las especies dominantes entre parcelas con base en sus valores de importancia (Figura 2). Tres de estas asociaciones corresponden a las comunidades del Bosque Tropical Caducifolio cuyas parcelas se ubicaron a menor altitud (<900 m) y dos a los bosques de pino-encino, generalmente ubicadas a mayor elevación (>1,000 m).

Todas las asociaciones están representadas por diferente número de parcelas y todas ellas mostraron un aumento en el número acumulativo de especies con el incremento en el número de parcelas por asociación (Figura 3). El número promedio de especies por parcela varió entre 13 y 18 especies para las asociaciones del BTC y contrastó con la ri-

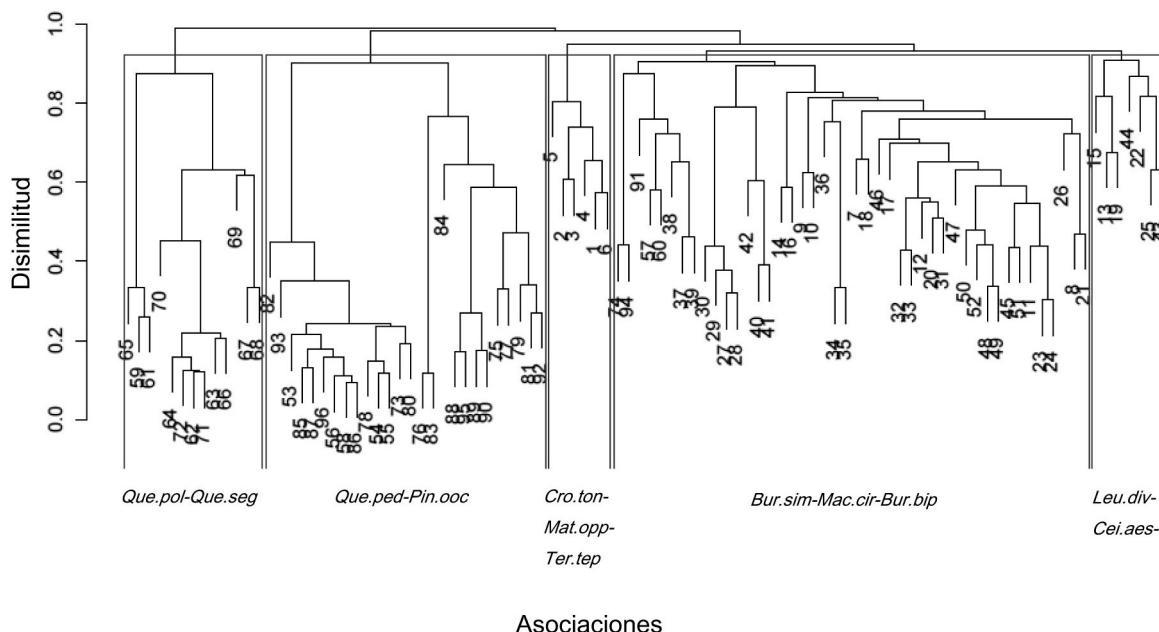


Figura 2. Dendrograma del agrupamiento jerárquico de las 96 parcelas de muestreo en la Depresión Central de Chiapas. Los paneles abiertos insertos en el dendrograma delimitan las cinco asociaciones identificadas a partir de su disimilitud florística: Mat.opp-Ter.tep = *Mataiba oppositifolia-Ternstroemia tepezapote*, Bur.sim-Coc.vit = *Bursera simaruba-Cochlospermum vitifolium*, Leu.div-Cei.aes = *Leucaena diversifolia-Ceiba esculifolia*, Que.ped-Pin.ooc = *Quercus peduncularis-Pinus oocarpa*, Que.pol-Que.seg = *Quercus polymorpha-Quercus segoviensis*.

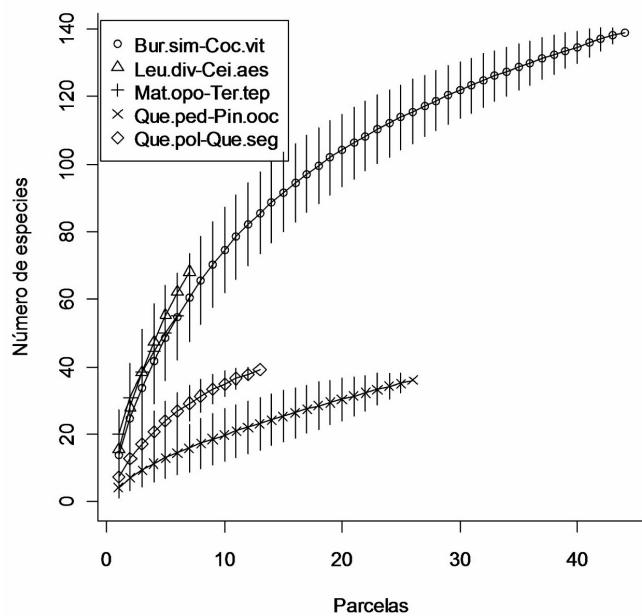


Figura 3. Curvas de acumulación de especies en función del número de parcelas para cada una de las cinco asociaciones de vegetación identificadas por el análisis de clasificación jerárquica. Cada curva representa un muestreo aleatorio con reemplazo y las líneas verticales expresan un valor promedio + 1 E.E.

queza por parcela registrada en las dos asociaciones de los bosques de *Quercus* (4-6 especies por parcela; Cuadro 1) La diversidad de árboles fue estadísticamente diferente entre las asociaciones (índice de Shannon: $F_{4,91} = 43.2, P \leq 0.001$). La asociación de *Matayba oppositifolia* (A. Rich.) Britton - *Ternstroemia tepezapote* Schltdl. & Cham., fue la que mostró la mayor diversidad de Shannon-Wiener y uniformidad, seguida de la asociación de *Leucaena diversifolia* (Schltdl.) Benth. - *Ceiba aesculifolia* (Kunth) Britten & Baker f., *Bursera simaruba* (L.) Sarg. - *Cochlospermum vitifolium* (Willd.) Spreng., *Quercus polymorpha* Schltdl. & Cham.

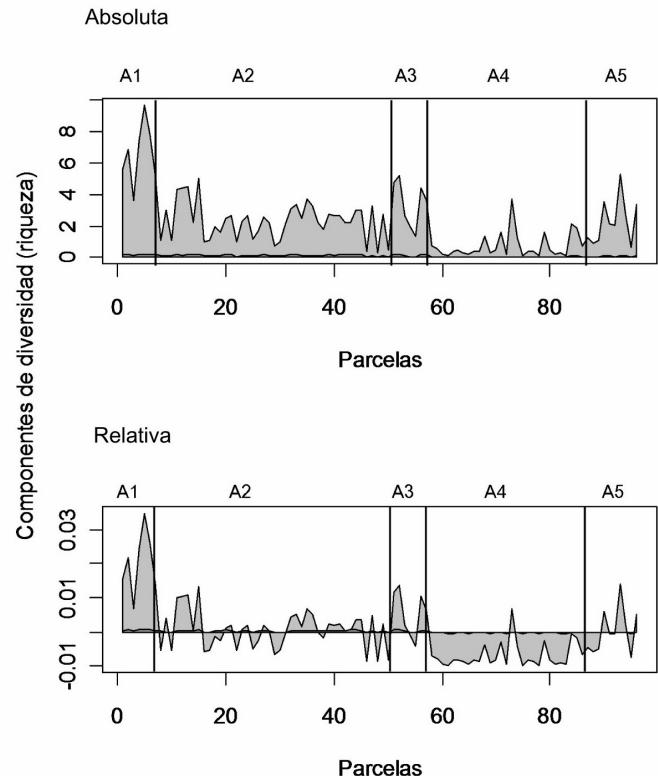


Figura 4. Componentes de diversidad (riqueza de especies), *sensu* Lu et al. (2007). El panel superior expresa la contribución absoluta de las parcelas individuales y de las asociaciones a la diversidad regional. El panel inferior representa la proporción de la riqueza regional contenida a nivel de cada parcela. Valores positivos indican que la contribución de una parcela es superior al promedio de todas las parcelas, en consecuencia, valores negativos indican una menor contribución individual respecto al promedio total. A1= *Mataiba oppositifolia-Ternstroemia tepezapote*, A2 = *Bursera simaruba-Cochlospermum vitifolium*, A3 = *Leucaena diversifolia-Ceiba aesculifolia*, A4 = *Quercus peduncularis-Pinus oocarpa*, A5 = *Quercus polymorpha-Quercus segoviensis*.

Cuadro 1. Atributos florísticos y ambientales de la vegetación leñosa en la Depresión Central de Chiapas. Asociaciones: Mat.opo-Ter.tep = *Mataiba oppositifolia-Ternstroemia tepezapote*, Bur.sim-Coc.vit = *Bursera simaruba-Cochlospermum vitifolium*, Leu.div-Cei.aes = *Leucaena diversifolia-Ceiba aesculifolia*, Que.ped-Pin.ooc = *Quercus peduncularis-Pinus oocarpa*, Que.pol-Que.seg = *Quercus polymorpha-Quercus segoviensis*.

	Mat.opo-Ter.tep	Bur.sim-Coc.vit	Leu.div-Cei.aes	Que.ped-Pin.ooc	Que.pol-Que.seg
Número de parcelas	6	44	7	26	13
Riqueza por parcela (media ± E.E)	18 ± 1.4	13 ± 0.5	14.5 ± 1.3	4 ± 0.7	6 ± 1.0
Riqueza acumulada	57	154	79	37	39
Índice de Shannon-Wiener (media ± E.E)	2.6 ± 0.19	2.1 ± 0.07	2.3 ± 0.017	0.84 ± 0.09	0.98 ± 0.13
Índice de Uniformidad ($H/\ln(S)$)	0.87 ± 0.06	0.83 ± 0.02	0.86 ± 0.05	0.6 ± 0.03	0.54 ± 0.04
Altitud mínima y máxima (m)	926-1022	441-1231	1225-770	704-1373	810-1064
Temperatura media anual promedio (°C)	22.5	23.7	18.6	22.8	22.9
Precipitación media anual (mm)	960	1045	990	1135	999

Cuadro 2. Contribución de la afinidad sucesional (número de especies y su porcentaje del total dentro de la asociación) para las cinco comunidades vegetales registradas en la Depresión Central de Chiapas. La clasificación según Rozza *et al.* (2007): Pioneras, son intolerantes a la sombra, colonizadoras de grandes claros, forman bancos de semillas en el suelo, con un crecimiento muy rápido, ciclos de vida corto y de madera blanda; Secundarias iniciales, semejantes a las especies pioneras, pero que no forman bancos de semillas en el suelo y presentan ciclos de vida un poco más largo y su establecimiento ocurre después que las pioneras dejan el lugar y Tardías, tienen un ciclo de crecimiento más lento por su mayor longevidad, madera dura, plántulas y juveniles tolerantes a la sombra y frutos carnosos o secos grandes, generalmente dispersadas por vertebrados. Nombre de las asociaciones como en la leyenda del Cuadro 1.

Afinidad sucesional	Asociaciones				
	Mat.opo-Ter.tep	Bur.sim-Coc.vit	Leu.div-Cei.aes	Que.ped-Pin.ooc	Que.pol-Que.seg
Pioneras	8 (14)	24(15.5)	19(24.5)	11(29.7)	7 (17.9)
Secundarias iniciales	17(29.8)	48 (31.1)	25 (31.6)	17 (45.9)	21 (53.8)
Tardías	32(56.4)	68 (44.1)	32 (40.5)	8 (21.6)	10 (25.6)
No determinadas		14 (9.1)	3 (3.7)	1 (2.7)	1 (2.5)

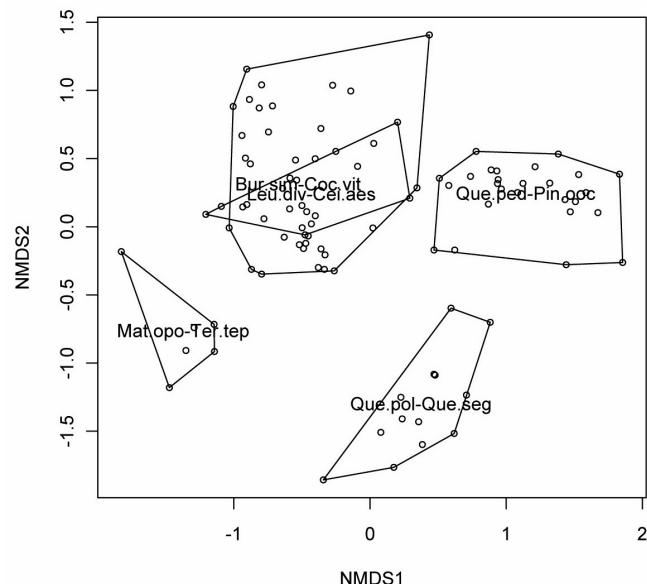


Figura 5. Diagrama de ordenación de 96 parcelas de muestreo de la vegetación leñosa en la Depresión Central de Chiapas a lo largo de los dos primeros ejes de ordenación mediante escalamiento no métrico multidimensional (NMDS). Los polígonos corresponden a las cinco asociaciones vegetales obtenidas previamente con el análisis de agrupación. Mat.opo-Ter.tep = *Mataiba oppositifolia-Ternstroemia tepezapote*, Bur.sim-Coc.vit = *Bursera simaruba-Cochlospermum vitifolium*, Leu.div-Cei.aes = *Leucaena diversifolia-Ceiba esculifolia*, Que.ped-Pin.ooc = *Quercus peduncularis-Pinus oocarpa*, Que.pol-Que.seg = *Quercus polymorpha-Quercus segoviensis*.

Cuadro 3. Valores de correlación para los dos primeros ejes del análisis de escalamiento multidimensional no métrico (NMDS) para las 12 variables ambientales consideradas. En negritas las variables con la mayor correlación.

Variables ambientales	NMDS1	NMDS2	r^2	$Pr(>r)$
Temperatura media anual	- 0.20	- 0.98	0.69	<0.001
Rango de la T media diurna	0.51	- 0.86	0.08	0.016
T máxima del mes más caliente	- 0.26	- 0.97	0.74	<0.001
T mínima del mes más frío	- 0.28	- 0.96	0.53	<0.001
Rango de la T anual	- 0.20	- 0.98	0.29	<0.001
Precipitación media anual	0.83	- 0.55	0.85	<0.001
Prec del mes más húmedo	0.78	- 0.62	0.30	<0.001
Prec del mes más frío	- 0.05	1.00	0.54	<0.001
Diferencia de la TT máxima anual	- 0.95	- 0.31	0.49	<0.001
Diferencia de la TT diaria	0.46	- 0.89	0.16	<0.001
Meses de sequía	0.63	- 0.78	0.01	0.59
Evapotranspiración real anual (ETR)	0.64	- 0.77	0.28	<0.001

- *Quercus segoviensis* Liebm., y por último la asociación de *Quercus peduncularis* Née - *Pinus oocarpa* Schiede ex Schltdl. (Cuadro 1).

Al analizar la contribución de la diversidad local (a nivel de parcelas) a la diversidad regional (total de las 96 parcelas) se detectó que cada parcela contribuye de manera considerable a la diversidad local, al contener varias especies exclusivas. El coeficiente de diferenciación en escala de 0-1, fue de 0.949 y según Lu *et al.* (2007) esto significa que la diversidad regional está repartida en todos los sitios o parcelas. La figura 4, muestra como en términos absolutos y relativos la contribución de cada parcela dentro de las cinco asociaciones vegetales, donde resalta que la asociación de *Matayba oppositifolia-Ternstroemia tepezapote* es la que tiene mayor contribución de especies exclusivas a la diversidad total, en tanto que la de menor contribución corresponde a la de *Quercus peduncularis- Pinus oocarpa*, expresada por los valores relativos negativos en el panel inferior de la figura 4 y que se interpreta que su contribución como asociación es inferior al promedio de todas las parcelas.

En general, la composición de las especies por su afinidad sucesional fue significativamente diferente entre las asociaciones (Pearson $\chi^2 = 19.82$, 8 g.l., $P = 0.011$). La composición de especies estuvo dominada por individuos de etapas sucesionales tardías en las tres asociaciones del BTC (40-56%), en tanto que en los bosques de *Quercus* la mayor contribución fue de especies secundarias (46-54%; Cuadro 2).

El análisis de ordenación mediante (NMDS) mostró una relativa correspondencia entre las asociaciones identificadas por el análisis de agrupamiento jerárquico. El coeficiente de bondad de ajuste contenido en los tres ejes de la ordenación ambiental (Stress = 16.16), permitió ubicar a las cinco asociaciones anteriormente reconocidas por el

análisis de agrupación (Figura 5). Sin embargo, fue notable que la asociación de *Leucaena-diversifolia-Ceiba aesculifolia* está anidada a la de *Bursera simaruba-Cochlospermum vitifolium*. Las dos asociaciones del bosque de *Quercus* se localizaron a la derecha del primer eje, mientras que las tres del BTC se ubicaron a la izquierda del mismo eje. De las 12 variables ambientales incluidas en el análisis 10 de ellas resultaron significativas en predecir el ordenamiento de las parcelas (Cuadro 3). De éstas variables significativas, la precipitación media anual fue la más altamente correlacionada con el primer eje y la temperatura máxima del mes más caliente con el segundo eje de la ordenación (Cuadro 3).

Discusión

La vegetación de la Depresión Central de Chiapas a pesar de ser considerada convencionalmente como una sola identidad florística (por ej., Reyes-García y Sousa, 1997; Rzedowski, 1978; Breedlove, 1981), en realidad es un conjunto de diversas asociaciones de vegetación representadas en los cinco grupos definidos por el análisis de agrupación. 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-X., 1963) y Bosque de *Quercus* (Rzedowski, 1978). Varios autores han hecho distintos esfuerzos de clasificación de la vegetación del bosque tropical caducifolio y su delimitación geográfica en México; por ejemplo Rzedowski (1978), Trejo y Dirzo (2002), Becerra (2005) y para bosques secos de Mesoamérica (Barrance *et al.*, 2009) y del continente americano (Pennington *et al.*, 2009). 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 boreal (principalmente los bosques de *Quercus* y *Pinus-Quercus*), 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).

En términos florísticos, la familia con mayor número de especies en la vegetación muestreada fue Fabaceae, lo cual coincide con los resultados de otros estudios en bosques secos en otras regiones en México a nivel local como 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). Sin embargo, en términos de la contribución del Índice de Valor de Importancia (IVI), la familia Fagaceae fue la más representativa (IVI= 38.3%) dentro de las asociaciones ubicadas a mayor altitud. Algunos géneros como *Quercus* y *Bursera* pertenecen 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*), pero en varias parcelas ambos géneros estuvieron presentes compartiendo dominancia, lo cual sugiere que en el muestreo se incluyeron zonas de transición entre el BTC y los bosques templados y estacionales.

Entre las cinco asociaciones obtenidas se encontró que la diversidad de especies arbóreas fue mayor en la asociación *Mat.opo-Ter.tep*; 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 climático, como *Nectandra salicifolia*, *N. reticulata*, *Persea liebmamii* y *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 *Bur.sim-Coc.vit* 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). Por otro lado, la asociación *Que.pol-Que.ped* 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. 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.

Debido a que la diversidad de especies se distribuye de manera diferente entre las distintas unidades de muestreo, se espera que la contribución de dichas unidades a nivel regional tampoco sea uniforme (Lu *et al.*, 2007). La alta complementariedad entre las asociaciones vegetales tiene implicaciones desde el punto de vista de la conservación. Al haber un alto recambio de especies entre las parcelas (como lo sugieren las curvas de acumulación de especies y el análisis de la contribución de la diversidad local a la diversidad regional, Figuras 2 y 4, respectivamente), se explica con ello la necesidad de conservar la mayor cantidad de los fragmentos actuales de bosque en la región, pues cada uno de ellos contribuye con especies exclusivas (Lu *et al.*, 2007). Una alta diversidad de cambio entre unidades de muestreo (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). El estudio de Castillo-Campos *et al.* (2008) sugiere que es necesaria la conservación de bosques secundarios y primarios al complementar la diversidad regional. Esta observación se confirma en este estudio ya que a nivel local hay especies exclusivas no solo a nivel de la asociación, sino a nivel de parcelas, que no se repiten en otros sitios y(o) asociaciones.

Por ejemplo ninguna especie estuvo presente en todos los sitios de muestreo, a pesar de que *Bursera simaruba* se registró en 47 de las 96 parcelas.

La vegetación en la Depresión Central está preponderantemente representada por las especies tardías, principalmente en las tres asociaciones del BTC (40-56%), en tanto que en los bosques de *Quercus* la mayor contribución fue de especies secundarias (46-54%). En el primer caso, este resultado puede interpretarse como que estas comunidades mantienen aún una alta proporción de sus elementos característicos de bosques primarios, que aunque fragmentados, en estos remanentes de vegetación es posible mantener poblaciones de dichas especies. Por el otro lado, la mayor proporción de especies secundarias en ambas asociaciones de los bosques de *Quercus* indica un mayor efecto antropógeno sobre su composición y estructura, tal y como ha sido señalado para comunidades de pino-encino colindantes en la región de Los Altos de Chiapas (González-Espínosa *et al.*, 2005).

Actualmente, la mayoría de los paisajes de BTC 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 resulta en un mosaico complejo a nivel de paisaje, que se ve influenciado por actividades humanas, mismas que no fueron consideradas de manera directa en el presente trabajo. Cuando se mide el disturbio antrópico de manera directa resulta ser vital para la explicación de la distribución de la diversidad arbórea a escalas de paisaje, 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.

Aunque se detectaron diferencias significativas en las características climáticas entre las asociaciones, no es posible atribuir de manera definitiva una relación de causa-efecto entre el clima y la diversidad, sin antes incorporar otras variables predictivas como el disturbio. Por ahora solo es posible señalar que la diversidad de la vegetación leñosa tiene relación con la altitud expresada en variaciones en la precipitación y temperatura. Aunque la evapotranspiración real anual (ETRA) se encontró útil para explicar la variación espacial de la diversidad de árboles de Chiapas (González-Espínosa *et al.*, 2004), en el presente estudio esta variable tuvo bajo poder explicativo ($P=0.28$; Cuadro 3), posiblemente debido a que el gradiente para esta variable fue menor en nuestro estudio (670 mm a 1049 mm) que en el de González-Espínosa *et al.* (2004) el cual incluyó una variación de 680 a 1500 mm.

Se concluye que la región de la Depresión Central de Chiapas contiene aun una alta diversidad local, con apreciables cambios en la composición de especies de un sitio a otro. Estos atributos, le confieren por complementariedad una alta diversidad regional. La vegetación actual concentrada en pequeños fragmentos está bajo el efecto combinado

de la heterogeneidad ambiental, incluidas variaciones climáticas, topográficas, edáficas y de disturbio antropógeno. Se reconoce una necesidad de continuar el estudio de los bosques secos tropicales del estado, que incorpore no solamente aspectos biológicos, sino socioeconómicos, en especial lo referente a los cambios de uso del suelo y sus efectos sobre la fragmentación y dinámica sucesional de las comunidades remanentes.

Agradecimientos

Agradecemos a Nathaline Taylor-Aquino, Magdiel Luis-Santiago, Abril Valdivieso, Miguel Martínez-Icó, Henry Castañeda-Ocaña quienes participaron en el trabajo de campo. Raúl Vaca ayudó en los análisis geográficos y elaboración de la figura 1. Esta publicación ha sido posible gracias al apoyo proporcionado por la Unión Europea a través del proyecto ReForLan (INCO-DEV-3, Framework Programme 6, contrato No. 032132) y del Fondo Institucional de Fomento Regional para el Desarrollo Científico, Tecnológico y de Innovación (FORDECYT-CONACYT) a través del Convenio 116306: Innovación socioambiental para el desarrollo en áreas de alta pobreza y biodiversidad de la frontera sur de México.

Literatura citada

- Barrance A., Schreckenberg K. y Gordon J. 2009. *Conservation through use: lessons from the Mesoamerican dry forest*. Overseas Development Institute. Reino Unido.
- 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.
- Breedlove D.E. 1981. *Flora of Chiapas. Part I: Introduction to the flora of Chiapas*. California Academy of Sciences. EUA.
- 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.
- Currie D.J., Mittelbach G.G., Cornell H.V., Field R., Guégan J.F., 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.
- Font Quer P. 2001. *Diccionario de Botánica*, 2^a edición. Ediciones Península, Barcelona.
- Francis A.P. y Currie D. J. 2003. A globally consistent richness-climate relationship for angiosperms. *American Naturalist* **161**:523-536.
- García E. 1988. *Modificaciones al sistema de clasificación climática de Köppen*. Instituto de Geografía, Universidad Nacional Autónoma de México. México, D.F.
- Godefroid S., Rucquoij S. y Koedam N. 2006. Spatial variabil-

- ty of summer microclimates and plant species response along transects within clearcuts in a beech forest. *Plant Ecology* **185**:107-121
- González-Espinosa M., Ochoa-Gaona S., Ramírez-Marcial N., y Quintana-Ascencio P.F. 1997. Contexto vegetacional y florístico de la agricultura. En: Parra-Vázquez M.R. y Díaz-Hernández B.M. Eds. *Los Altos de Chiapas: agricultura y crisis rural*, pp. 85-117. El Colegio de la Frontera Sur. México.
- 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*, pp. 81-126. Plaza y Valdés, México.
- 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*, pp. 147-166. Mundi-Prensa. México.
- 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. 1979. *TWISPA-N FORTRAN program for arranging multivariate data in an ordered two-way table by classification of the individuals and attributes*. Cornell University, Ithaca, Nueva Jersey.
- Huston M. 1979. A general hypothesis of species diversity. *American Naturalist* **113**:81-101.
- Huston M. 1993. Biological diversity, soils, and economics. *Science* **262**:1676-1680
- INEGI [Instituto Nacional de Geografía y Estadística]. 2000. Uso del Suelo y Vegetación 2000 conjunto de datos del ordenamiento territorial estatal. Escala 1:250,000.
- Lebrina-Trejos E., 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.
- Leps J. y Smilauer P. 2003. *Multivariate analysis of ecological data using CANOCO*. Cambridge University Press, Cambridge, Reino Unido.
- Lott E.J., Bullock S.H. y Solís-Magallanes A. 1987. Floristic diversity and structure of upland and arroyo forests of coastal Jalisco. *Biotropica* **19**:228-235.
- Lu H.P., Wagner H.H. y Chen X.Y. 2007. A contribution diversity approach to evaluate species diversity. *Basic and Applied Ecology* **8**:1-12.
- McCune B. y Mefford M.J. 1999. *PC-ORD. Multivariate analysis for ecological data*, versión 4.17. MjM Software Design, Gleneden Beach, Oregon, E.U.A.
- Miranda F. y Hernández-X. E. 1963. Los tipos de vegetación de México y su clasificación. *Boletín de la Sociedad Botánica de México* **29**:29-179.
- Müllerried F. K. G. 1957. Geología de Chiapas. Gobierno Constitucional del Estado de Chiapas, Tuxtla Gutiérrez.
- Müller-Dombois D. y Ellenberg H. 1974. *Aims and methods of vegetation ecology*. Wiley. Nueva York.
- 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.
- Oksanen J. 2010. Multivariate analysis of ecological communities in R: vegan tutorial. <cc.oulu.fi/~jarioksa/opetus/metodi/vegantutor.pdf> (Consultado 21 de septiembre de 2010)
- Palmer W.C. y Havens A.V. 1958. A graphical technique for determining evapotranspiration by the Thornthwaite method. *Monthly Weather Review* **86**:123-128.
- Pennington R.T., Lavin M. y Oliveira-Filho A. 2009. Woody plant diversity, evolution, and ecology in the tropics: perspectives from seasonally dry tropical forests. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* **40**:437-457.
- Pérez-García 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.
- Pérez-García E.A., Sevilha A.C., Meave J.A. y Scariot A. 2009. Floristic differentiation in limestone outcrops of southern Mexico and central Brazil: a beta diversity approach. *Boletín de la Sociedad Botánica de México* **84**:45-58.
- Pineda-García F., Arredondo-Amezua 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.
- Quesada M., Sanchez-Azofeifa G.A., Alvarez-Añorve M., Stoner K.E., Avila-Cabadiña L., Calvo-Alvarado J., Castillo A., Espírito-Santo M.M., Fagundes M., Fernandes G.W., Gamon J., Lopezaraiza-Mikel M., Lawrence D., Cerdeira Morellato L.D., Powers J.S., Neves F.S., Rosas-Guerrero V., Sayago R., Sanchez-Montoya G. 2009. Succession and management of tropical dry forests in the Americas: Review and new perspectives. *Forest Ecology and Management* **258**:1014-1024.
- R Development Core Team. 2010. *A language and environment for statistical computing*. Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. <www.R-project.org> (Consultado 21 de septiembre de 2010)
- 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., 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., eds. *Diversidad biológica en Chiapas*, pp. 325-369. Plaza y Valdés, México,
- 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*, pp. 51-72. Editorial Mundi-Prensa. México,
- 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, México D.F.
- Ricker M., Ramírez-Krauss I., Ibarra-Manríquez G., Martínez E., Ramos C.H., González-Medellín G., Gómez-Rodríguez G., Palacio-Prieto J.L. y Hernández H.M. 2007. Optimizing conser-

- vation of forest diversity: a country-wide approach in Mexico. *Biodiversity and Conservation* **16**:1927-1957.
- Ricklefs R.E. 1987. Community diversity: relative roles of local and regional processes. *Science* **235**:167-171.
- Rodríguez P. y Arita H. 2004. Beta diversity and latitude in North American mammals: testing the hypothesis of covariation. *Eco-graphy* **27**:547-556.
- Rosenzweig M.L. 1968. Net primary productivity of terrestrial environments: predictions from climatological data. *American Naturalist* **102**:67-84.
- Rosenzweig M.L. 1995. *Species diversity in space and time*. Cambridge University Press. Reino Unido.
- Rosenzweig M.L. y Abramsky Z. 1993. How are diversity and productivity related? En: Ricklefs R.E. y D. Schlüter, Eds. *Species diversity in ecological communities: historical and geographical perspectives*, pp. 52-65. University of Chicago Press. EUA.
- Rozza A.F., Turini-Farah F. y Riveiro-Rodrigues R. 2007. Ecological management of degraded forest fragments. En: Rodrigues R.R., Martins S.V. y Gandolfi S. Eds. *High diversity forest restoration in degraded areas Methods and projects in Brazil*, 171-196. Nova Science Publishing, Nueva York.
- Rzedowski J. 1978. *Vegetación de México*. Limusa. México, DF.
- 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. Morelia, México.
- Stephenson N.L. 1990. Climatic control of vegetation distribution: the role of the water balance. *American Naturalist* **135**:649-670.
- Trejo I. y Dirzo R. 2000. Deforestation of seasonally dry tropical forest: a national and local analysis in Mexico. *Biological Conservation* **94**:133-142.
- Trejo I. y Dirzo R. 2002. Floristic diversity of Mexican seasonally dry tropical forests. *Biodiversity and Conservation* **11**:2063-2084.
- Turc L. 1954. Le bilan d'eau des sols: relations entre les précipitation, l'évaporation et l'écoulement. *Annales Agronomiques* **5**:491-596.
- Wright D.H. 1983. Species-energy theory: an extension of species-area theory. *Oikos* **41**:496-506.

Recibido: 10 de mayo de 2010

Aceptado: 1º de noviembre de 2010

Apéndice 1. Relación taxonómica y promedio de los valores de importancia relativa por asociación vegetal (Mat.opo-Ter.tep = *Matayba-oppositifolia-Ternstroemia tepezapote*, Bur.sim-Coc.vit = *Bursera simaruba-Cochlospermum vitiifolium*, Leu.div-Cei.aes = *Leucaena diversifolia-Ceiba aesculifolia*, Que.ped-Pin.ooc = *Quercus peduncularis- Pinus oocarpa* y Que.pol-Que(seg = *Quercus polymorpha-Quercus segoviensis*) de las 233 especies registradas en la Depresión Central de Chiapas. La afinidad sucesional: P = Pionera, Si = Secundaria inicial, T = Tardía, ND = No determinado.

Familia	Nombre científico	Afinidad sucesional	Asociación				
			Mat.opo-Ter.tep	Bur.sim-Coc.vit	Leu.div-Cei.aes	Que.ped-Pin.ooc	Que.pol-Que(seg
Agavaceae	<i>Yucca guatemalensis</i> Baker	T		11.9			
Anacardiaceae	<i>Astronium graveolens</i> Jacq.	T		4.3	4.3		
Anacardiaceae	<i>Comocladia guatemalensis</i> Donn. Sm.	Si		7.7	3.8		
Anacardiaceae	<i>Mosquitoxylum jamaicense</i> Krug & Urb.	Si	3.8				
Anacardiaceae	<i>Pistacia mexicana</i> Kunth	Si				6.7	7.0
Anacardiaceae	<i>Rhus schiedeana</i> Schltdl.	Si					4.3
Anacardiaceae	<i>Spondias purpurea</i> L.	Si		3.4	3.0		
Anacardiaceae	<i>Tapirira mexicana</i> Marchand	T	6.2				
Annonaceae	<i>Annona cherimola</i> Mill.	Si		2.4	6.1		
Annonaceae	<i>Annona liebmanniana</i> Baill.	T		1.4			
Annonaceae	Especie 109	T		1.4	1.5		
Annonaceae	<i>Rollinia membranacea</i> Triana & Planch.	Si	10.2	1.1			
Apocynaceae	<i>Cascabela ovata</i> (Cav.) Lippold	Si		2.8	1.4		
Apocynaceae	<i>Plumeria rubra</i> L.	Si		4.3	0.9		
Apocynaceae	<i>Stemmadenia obovata</i> (Benth.) Woodson	P		4.9	3.7		
Apocynaceae	<i>Tabernaemontana amygdalifolia</i> Jacq.	P	1.1				
Araliaceae	<i>Dendropanax arboreus</i> (L.) Decne. & Planch.	T	3.3				
Araliaceae	<i>Oreopanax capitatus</i> (Jacq.) Decne. & Planch.	Si					6.1
Araliaceae	<i>Oreopanax geminatus</i> Marchal	Si	4.0	1.3			
Asteraceae	<i>Clibadium arboreum</i> Donn. Sm.	P		2.6	2.0		
Asteraceae	<i>Critoniopsis leiocarpa</i> (DC.) H. Rob.	P					3.7
Asteraceae	<i>Perymenium grande</i> Hemsl.	Si					2.1
Asteraceae	<i>Sinclairia discolor</i> Hook. & Arn.	P				9.3	
Bignoniaceae	<i>Tabebuia chrysantha</i> G. Nicholson	Si		4.4			
Bignoniaceae	<i>Tabebuia rosea</i> (Bertol.) A. DC.	Si		5.4	4.3		
Bignoniaceae	<i>Tecoma stans</i> (L.) Juss. ex Kunth	P	1.1	4.5			
Bixaceae	<i>Cochlospermum vitifolium</i> (Willd.) Spreng.	P		7.1	7.1	2.0	
Boraginaceae	<i>Cordia alliodora</i> (Ruiz & Pav.) Oken	Si		1.6	1.7		
Boraginaceae	<i>Cordia foliosa</i> M. Martens & Galeotti	T		5.7	2.5		
Boraginaceae	<i>Cordia stellifera</i> I.M. Johnst.	T		4.4	18.9		
Boraginaceae	<i>Ehretia latifolia</i> DC.	P		1.4	0.7		
Boraginaceae	<i>Ehretia</i> sp146	P		2.0			
Burseraceae	<i>Bursera ariensis</i> (Kunth) McVaugh & Rzed.	T		2.6			
Burseraceae	<i>Bursera bipinnata</i> (DC.) Engl.	Si		21.8		12.3	
Burseraceae	<i>Bursera excelsa</i> (Kunth) Engl.	Si		6.4	3.2	6.5	2.0
Burseraceae	<i>Bursera heteresthes</i> Bullock	T		3.7	3.3		
Burseraceae	<i>Bursera simaruba</i> (L.) Sarg.	P	6.4	18.1	13.8	7.3	
Burseraceae	<i>Protium copal</i> (Schltdl. & Cham.) Engl.	T	5.3				
Cactaceae	<i>Opuntia dejuncta</i> Salm-Dyck	T		3.6	5.6		
Cannabaceae	<i>Trema micrantha</i> (L.) Blume	P		3.5			
Capparaceae	<i>Capparidastrum baducca</i> (L.) Hutch.	T		2.1			
Caricaceae	<i>Carica cauliflora</i> Jacq.	Si		1.8			
Caricaceae	<i>Jacaratia mexicana</i> A. DC.	P		8.6			
Celastraceae	<i>Crossopetalum tonduzii</i> (Loes.) Lundell	T	15.4				

Apéndice 1. Continuación

Familia	Nombre científico	Afinidad sucesional	Asociación				
			Mat.opo-Ter.tep	Bur.sim-Coc.vit	Leu.div-Cei.aes	Que.ped-Pin.ooc	Que.pol-Que.seg
Celastraceae	<i>Maytenus schippii</i> Lundell	T		3.9	3.4		
Celastraceae	<i>Schaefferia</i> sp236	T		1.8			
Celastraceae	<i>Semialarium mexicanum</i> (Miers) Mennega	Si	3.0	5.0	3.9	1.8	
Celastraceae	<i>Wimmeria bartlettii</i> Lundell	T	2.4	4.1			
Celastraceae	<i>Wimmeria pubescens</i> Radlk.	T		9.2	1.4		
Chrysobalanaceae	<i>Licania arborea</i> Seem.	T		1.3	5.5		
Clusiaceae	<i>Clusia rosea</i> Jacq.	T		0.9			
Clusiaceae	<i>Clusia salviniiflora</i> Donn. Sm.	T		5.8			
Combretaceae	<i>Bucida macrostachya</i> Standl.	T		8.5		1.9	
Combretaceae	<i>Terminalia oblonga</i> (Ruiz & Pav.) Steud.	T	2.1	11.0			
Dilleniaceae	<i>Curatella americana</i> L.	Si		2.2			
Ebenaceae	<i>Diospyros salicifolia</i> Humb. & Bonpl. ex Willd.	T		2.7			
Ericaceae	<i>Arbutus xalapensis</i> Kunth	T					1.0
Erythroxylaceae	<i>Erythroxylum rotundifolium</i> Lunan	T			3.3		
Erythroxylaceae	<i>Erythroxylum tabascense</i> Britton	T	0.9				
Euphorbiaceae	<i>Alchornea chiapasana</i> Miranda	Si	5.6				
Euphorbiaceae	<i>Alchornea latifolia</i> Sw.	P	3.2				
Euphorbiaceae	<i>Bernardia dodecandra</i> (Sessé ex Cavagnaro) McVaugh	T	6.5	1.7	2.4		
Euphorbiaceae	<i>Cnidoscolus multilobus</i> (Pax) I.M. Johnst.	P		2.0	3.6		
Euphorbiaceae	<i>Croton carpostellatus</i> B. L. Leon & Martínez-Gordillo	T	0.7				
Euphorbiaceae	<i>Croton glabellus</i> L.	T	3.5				
Euphorbiaceae	<i>Croton reflexifolius</i> Kunth	Si	4.9				
Euphorbiaceae	<i>Croton</i> sp101	T		2.2			
Euphorbiaceae	<i>Croton</i> sp181	T		3.7			
Euphorbiaceae	<i>Euphorbia schlechtendalii</i> Bois.	T		2.7	0.7		
Euphorbiaceae	<i>Hura polyandra</i> Baill.	T		25.1			
Euphorbiaceae	<i>Jatropha curcas</i> L.	P		5.3	15.9		
Euphorbiaceae	<i>Sebastiania cruenta</i> (Standl. & Steyer.) Miranda.	T					2.7
Euphorbiaceae	<i>Sebastiania</i> sp55	T	5.8				
Fabaceae	<i>Acacia cornigera</i> (L.) Wild	P		4.5	0.7	2.0	
Fabaceae	<i>Acacia pennatula</i> (Schltdl. & Cham.) Benth.	P		5.3	17.1	10.6	4.1
Fabaceae	<i>Acosmum panamense</i> (Benth.) Yakovlev	T	3.4				
Fabaceae	<i>Albizia lebbeck</i> (L.) Benth.	Si		5.6			
Fabaceae	<i>Andira inermis</i> (W. Wright) Kunth ex DC.	T		1.3	5.7		
Fabaceae	<i>Bauhinia divaricata</i> L.	P		5.9			
Fabaceae	<i>Bauhinia ungulata</i> L.	P		2.5	5.9		
Fabaceae	<i>Caesalpinia eriostachys</i> Benth.	Si		21.2			
Fabaceae	<i>Cassia</i> sp167	Si		1.8			
Fabaceae	<i>Dalbergia glabra</i> (Mill.) Standl.	T		1.1	9.8	6.6	
Fabaceae	<i>Diphysa americana</i> (Mill.) M. Sousa	T		12.5		4.8	
Fabaceae	<i>Enterolobium cyclocarpum</i> (Jacq.) Griseb.	Si		21.5	3.1		
Fabaceae	<i>Erythrina chiapasana</i> Krukoff	Si				29.1	7.7
Fabaceae	<i>Erythrina folkersii</i> Krukoff & Moldenke	Si		3.3	20.1	3.7	1.3
Fabaceae	<i>Gliricidia sepium</i> (Jacq.) Kunth ex Walp.	P		2.7			
Fabaceae	<i>Haematoxylum campechianum</i> L.	T		1.5			
Fabaceae	<i>Hymenaea courbaril</i> L.	T		13.2			

Apéndice 1. Continuación

Familia	Nombre científico	Afinidad sucesional	Asociación				
			Mat.opo-Ter.tep	Bur.sim-Coc.vit	Leu.div-Cei.aes	Que.ped-Pin.ooc	Que.pol-Que.seg
Fabaceae	<i>Inga fagifolia</i> (L.) Wild. ex Benth.	Si		2.9			
Fabaceae	<i>Leucaena collinsii</i> Britton & Rose	P		4.9	0.9	4.6	5.2
Fabaceae	<i>Leucaena diversifolia</i> (Schltdl.) Benth.	P		11.1	26.4	7.3	4.5
Fabaceae	<i>Leucaena esculenta</i> (Moc. & Sessé ex DC.) Benth.	P					1.1
Fabaceae	<i>Leucaena shannonii</i> Donn. Sm.	Si	1.1	8.8	3.5	1.5	
Fabaceae	<i>Lonchocarpus hondurensis</i> Benth.	Si				2.2	
Fabaceae	<i>Lonchocarpus rugosus</i> Benth.	Si		1.3	6.1	2.9	4.8
Fabaceae	<i>Lysiloma acapulcense</i> (Kunth) Benth.	P					1.9
Fabaceae	<i>Lysiloma divaricatum</i> (Jacq.) J.F. Macbr.	P		11.9			
Fabaceae	<i>Machaerium chiapense</i> Brandegee	T		1.5		3.5	
Fabaceae	<i>Machaerium cirrhiferum</i> Pittier	T		19.3			
Fabaceae	<i>Mimosa tenuiflora</i> (Willd.) Poir.	P			5.9		
Fabaceae	<i>Platymiscium yucatanum</i> Standl.	T			2.7		
Fabaceae	<i>Poeppigia procera</i> C. Presl	P		17.9	4.0		
Fabaceae	<i>Senegalnia picachensis</i> Britton & Rose	Si		8.2	12.14.0		
Fabaceae	<i>Senna atomaria</i> (L.) H.S. Irwin & Barneby	P		3.8	1.4		
Fagaceae	<i>Quercus acutifolia</i> Née	Si				38.3	
Fagaceae	<i>Quercus castanea</i> Née	Si				5.2	
Fagaceae	<i>Quercus conspersa</i> Benth.	Si				17.7	
Fagaceae	<i>Quercus crispipilis</i> Trel.	Si					6.1
Fagaceae	<i>Quercus peduncularis</i> Née	Si		24.2		59.0	12.9
Fagaceae	<i>Quercus polymorpha</i> Schltdl. & Cham.	Si				15.4	65.6
Fagaceae	<i>Quercus sapotifolia</i> Liebm.	Si					14.9
Fagaceae	<i>Quercus segoviensis</i> Liebm.	Si					57.7
Garryaceae	<i>Garrya laurifolia</i> Hartw. ex Benth.	Si					4.5
Hernandiaceae	<i>Gyrocarpus mocinoi</i> Espejo	T		2.2	0.8		
Lauraceae	<i>Cinnamomum</i> sp33	T	1.7				1.3
Lauraceae	<i>Licaria caudata</i> (Lundell) Kosterm.	T	2.7		1.6		
Lauraceae	<i>Nectandra reticulata</i> (Ruiz & Pav.) Mez	T	1.4				
Lauraceae	<i>Nectandra salicifolia</i> (Kunth) Nees	T	4.7	0.9	2.7		
Lauraceae	<i>Persea liebmannii</i> Mez	T	3.0				
Lauraceae	<i>Persea schiedeana</i> Nees	T				2.7	
Malpighiaceae	<i>Byrsinima crassifolia</i> (L.) Kunth	Si		2.1		4.8	
Malpighiaceae	<i>Heteropteris</i> sp87	T		4.9			
Malpighiaceae	<i>Malpighia glabra</i> L.	Si		1.3			
Malvaceae	<i>Ceiba acuminata</i> (S. Watson) Rose	T		3.9			
Malvaceae	<i>Ceiba aesculifolia</i> (Kunth) Britten & Baker f.	Si		3.8	21.0		
Malvaceae	<i>Ceiba pentandra</i> (L.) Gaertn.	Si		2.8			
Malvaceae	<i>Ceiba</i> sp190	Si		6.8			
Malvaceae	<i>Guazuma ulmifolia</i> Lam.	P		3.9	24.5	5.2	
Malvaceae	<i>Hampea stipitata</i> S. Watson	P	1.8				
Malvaceae	<i>Heliocarpus terebinthinaceus</i> (DC.) Hochr.	P		11.9	2.3	8.6	
Malvaceae	<i>Luehea candida</i> (Moc. & Sessé ex DC.) Mart.	Si		4.9	2.1		
Malvaceae	<i>Luehea speciosa</i> Willd.	Si		8.3			
Malvaceae	<i>Pseudobombax ellipticum</i> (Kunth) Dugand	Si		9.1	19.1	4.4	
Malvaceae	<i>Trichospermum mexicanum</i> (DC.) Baill.	P	8.4				
Meliaceae	<i>Cedrela odorata</i> L.	Si	4.3	12.2			
Meliaceae	<i>Cedrela salvadorensis</i> Standl.	T		4.2	2.3		

Apéndice 1. Continuación

Familia	Nombre científico	Afinidad sucesional	Asociación				
			Mat.opo-Ter.tep	Bur.sim-Coc.vit	Leu.div-Cei.aes	Que.ped-Pin.ooc	Que.pol-Que.seg
Meliaceae	<i>Swietenia humilis</i> Zucc.	T		2.6			
Meliaceae	<i>Trichilia hirta</i> L.	Si		7.2	8.5		
Meliaceae	<i>Trichilia martiana</i> A. DC.	Si		4.6			
Menispermaceae	<i>Abuta panamensis</i> (Standl.) Krukoff & Barneby	T		4.5		0.8	
Moraceae	<i>Brosimum alicastrum</i> Sw.	T		1.1	13.9		
Moraceae	<i>Ficus aurea</i> Nutt.	Si	4.2	9.2			8.5
Moraceae	<i>Ficus colubrinae</i> Standl.	Si	3.7				
Moraceae	<i>Ficus pertusa</i> L.f.	Si	6.2	2.8	3.7		
Moraceae	<i>Ficus yoponensis</i> Desv.	Si	4.5		4.9		
Moraceae	<i>Maclura tinctoria</i> (L.) D. Don ex Steud.	T		1.8	3.6		
Moraceae	<i>Pseudolmedia spuria</i> (Sw.) Griseb.	T	5.2	2.5			
Myrtaceae	<i>Eugenia acapulcensis</i> Steud.	T		4.6			5.4
Myrtaceae	<i>Eugenia capuliooides</i> Lundell	T		2.4			7.0
Myrtaceae	<i>Eugenia oerstediana</i> O. Berg.	T	3.3				
Myrtaceae	<i>Eugenia origanoides</i> O. Berg.	T	0.7	1.1			
Myrtaceae	<i>Myrcianthes fragrans</i> (Sw.) McVaugh	T	1.2				
Myrtaceae	<i>Pimenta dioica</i> (L.) Merr.	T	0.9				
Oleaceae	<i>Fraxinus purpusii</i> Brandegee	Si		3.6			9.7
Olacaceae	<i>Schoepfia flexuosa</i> (Ruiz & Pav.) Schult.	T					7.3
Onagraceae	<i>Hauya elegans</i> DC.	Si		5.4			7.2
Onagraceae	<i>Hauya heydeana</i> Donn. Sm.	Si		5.6			
Pentaphylacaceae	<i>Ternstroemia tepezapote</i> Schltdl. & Cham.	Si	14.5				8.4
Phyllanthaceae	<i>Phyllanthus acuminatus</i> Vahl	T		3.0			
Picramniaceae	<i>Alvaradoa amorphoides</i> Liebm.	Si		8.2	7.3		1.9
Picramniaceae	<i>Picramnia antidesma</i> Sw.	T	0.7				
Pinaceae	<i>Pinus maximinoi</i> H.E. Moore	P				9.7	
Pinaceae	<i>Pinus oocarpa</i> Schiede ex Schltdl.	P				36.9	
Piperaceae	<i>Piper diandrum</i> C. DC.	Si	1.3				
Polygonaceae	<i>Coccocloba acapulcensis</i> Standl.	T		5.1			
Polygonaceae	<i>Coccocloba floribunda</i> (Benth.) Lindau	T	12.4	4.5	5.1		
Primulaceae	<i>Ardisia brevis</i> Lundell	T	0.8				
Primulaceae	<i>Myrsine coriacea</i> (Sw.) R. Br. ex Roem. & Schult.	Si					2.5
Rhamnaceae	<i>Colubrina arborescens</i> (Mill.) Sarg.	T		1.9			
Rhamnaceae	<i>Colubrina guatemalensis</i> Standl.	T		2.2			
Rhamnaceae	<i>Rhamnus serrata</i> Humb. & Bonpl. ex Willd.	T		1.3			
Rosaceae	<i>Prunus brachybotrya</i> Zucc.	T				2.3	
Rosaceae	<i>Prunus lundelliana</i> Standl.	T					5.4
Rosaceae	<i>Prunus serotina</i> Ehrh.	P					1.7
Rubiaceae	<i>Alibertia edulis</i> (Rich.) A. Rich. ex DC.	Si		3.3			
Rubiaceae	<i>Calycophyllum candidissimum</i> (Vahl) DC.	T		18.1	4.8		
Rubiaceae	<i>Chiococca alba</i> (L.) Hitchc.	Si					2.5
Rubiaceae	<i>Exostema mexicanum</i> A. Gray	T		14.2			
Rubiaceae	<i>Genipa americana</i> L.	T		15.5	1.3		
Rubiaceae	<i>Guettarda combsii</i> Urb.	Si	6.4		2.3		
Rubiaceae	<i>Psychotria limonensis</i> K. Krause	Si	0.9				
Rubiaceae	<i>Randia armata</i> (Sw.) DC.	Si		2.3	3.8		
Rubiaceae	<i>Randia capitata</i> DC.	T		1.6	1.7		
Rubiaceae	<i>Solenandra mexicana</i> (A. Gray) Borhidi	T		4.8	5.9		

Apéndice 1. Continuación

Familia	Nombre científico	Afinidad sucesional	Asociación				
			Mat.opo-Ter.tep	Bur.sim-Coc.vit	Leu.div-Cei.aes	Que.ped-Pin.ooc	Que.pol-Que.seg
Rutaceae	<i>Amyris elemifera</i> L.	T					2.9
Rutaceae	<i>Zanthoxylum aguilarii</i> Standl. & Steyermark	T		3.1			0.9
Rutaceae	<i>Zanthoxylum caribaeum</i> Lam.	T		4.2	1.7		
Rutaceae	<i>Zanthoxylum riedelianum</i> Engl.	T	2.9	0.8			
Salicaceae	<i>Casearia nitida</i> (L.) Jacq.	P		1.9	3.4		
Salicaceae	<i>Laetia thamnia</i> L.	T	4.2				
Salicaceae	<i>Xylosma flexuosa</i> (Kunth) Hemsl.	T					1.0
Salicaceae	<i>Xylosma panamensis</i> Turcz.	T		1.7		1.1	
Salicaceae	<i>Xylosma velutina</i> (Tul.) Triana & Planch.	T		6.5			
Salicaceae	<i>Zuelania guidonia</i> (Sw.) Britton & Millsp.	Si	23.6	7.6	2.5		
Sapindaceae	<i>Allophylus campostachys</i> Radlk.	T	1.2	6.1			
Sapindaceae	<i>Matayba oppositifolia</i> (A. Rich.) Britton	T	14.6	2.4			
Sapindaceae	<i>Sapindus saponaria</i> L.	Si				1.1	
Sapotaceae	<i>Chrysophyllum mexicanum</i> Brandegee ex Standl.	Si			3.9		
Sapotaceae	<i>Manilkara zapota</i> (L.) P. Royen	T			5.4		
Sapotaceae	<i>Sideroxylon capiri</i> (A. DC.) Pittier	T		4.4	2.4		
Sapotaceae	<i>Sideroxylon celastrinum</i> (Kunth) T.D. Penn.	T		3.7			
Sapotaceae	<i>Sideroxylon salicifolium</i> (L.) Lamb.	T		10.9	4.2		
Theophrastaceae	<i>Jacquinia macrocarpa</i> Cav. var. <i>macrocarpa</i>	T		5.1	2.1		
Thymelaeaceae	<i>Daphnopsis americana</i> (Mill.) J.R. Johnst.	Si		7.4			
Urticaceae	<i>Cecropia obtusifolia</i> Bertol.	P	2.1		2.7		
Urticaceae	<i>Coussapoa</i> sp38	T	9.2				
Urticaceae	<i>Myriocarpa longipes</i> Liebm.	Si		3.4			
Urticaceae	<i>Urera baccifera</i> (L.) Gaudich. ex Wedd.	Si		8.0			
Verbenaceae	<i>Citharexylum hexangulare</i> Greenm.	T	0.7				
Verbenaceae	<i>Lippia myriocephala</i> Schlecht. & Cham.	P	4.9				
Verbenaceae	<i>Petrea volubilis</i> L.	T		4.6			
Violaceae	<i>Orthion malpighiifolium</i> (Standl.) Standl. & Steyermark	T	7.4				
Zamiaceae	<i>Dioon merolae</i> De Luca, Sabato & Vázquez Torres	T			2.1		
ND	especie sp127	ND			2.3		
ND	especie sp129	ND			1.8		
ND	especie sp140	ND		5.9			
ND	especie sp164	ND		3.7			
ND	especie sp191	ND		2.8			
ND	especie sp196	ND		3.3			
ND	especie sp201	ND		8.4			
ND	especie sp203	ND		2.8			
ND	especie sp207	ND		5.0			
ND	especie sp216	ND		1.4	3.6		
ND	especie sp220	ND		5.0			
ND	especie sp222	ND		1.5			
ND	especie sp223	ND		1.1			
ND	especie sp224	ND		9.0			
ND	especie sp225	ND		2.0			
ND	especie sp227	ND		3.4			
ND	especie sp239	ND				0.8	
ND	especie sp277	ND				2.7	