

2.3 LA VEGETACIÓN DE LA SELVA

Julia Carabias, Valeria Towns, Alejandra Molina,
Esteban Martínez,¹ Paula Meli, Lucía Ruiz, Santiago Morató

2.3.1 INTRODUCCIÓN

Los ecosistemas tropicales, y particularmente las selvas húmedas, son los más diversos de entre los ecosistemas terrestres. Aun cuando sólo ocupan 7% del territorio del planeta, contienen más de la mitad de la biodiversidad global (Whitmore 1990).

Se han propuesto diversas teorías para explicar la gran diversidad de especies en estos ambientes (Connell y Orias 1964; Pianka 1966, citados en Primack *et al.* 2001). Entre los principales argumentos se destaca que: 1) las comunidades tropicales son más estables que aquellas templadas que se desplazaron durante los periodos de glaciación; 2) la mayor temperatura y humedad en las áreas tropicales generan condiciones favorables para el crecimiento y supervivencia de numerosas especies; 3) las especies tropicales enfrentan mayores presiones de parásitos y enfermedades debido a que no existe un periodo invernal que reduzca las poblaciones de plagas y enfermedades; 4) las tasas de fertilización cruzada (el apareamiento entre distintos individuos de una misma especie) parecen ser mayores en especies vegetales de los trópicos que en zonas templadas, donde la autopolinización es más frecuente, y 5) las regiones tropicales reciben más energía solar que las regiones templadas en el curso de un año, y presentan por lo tanto mayores tasas de productividad.

Seguramente la alta biodiversidad de estos ecosistemas es la combinación de las teorías señaladas: alta radiación y precipitación, temperaturas estables y elevadas, alta competencia y fertilización cruzada, son todas variables que favorecen la presencia de cerca de 180 000 especies de plantas en estas regiones (Hawksworth y Kalin-Arroyo 1995).

A esta diversidad de factores físicos y relaciones biológicas se suma la gran variedad de tipos de suelo, resultado de la compleja historia geológica de los trópicos.

La importancia de las selvas, además de albergar cinco de cada diez especies que se han descrito por la ciencia, reside en que prestan a la humanidad servicios ecosistémicos inigualables: son fuente de recursos naturales, capturan y retienen en su biomasa bióxido de carbono, contribuyen a la regulación del ciclo hidrológico y del clima global, así como al flujo de nutrientes, entre muchos otros.

Por sus características florísticas, estructurales y fenológicas, las selvas se han dividido en varias categorías. Entre las más húmedas se encuentra la selva alta perennifolia. Se caracteriza por tener árboles de entre 30 y 50 m de altura, alcanzando algunos hasta 70 m, que no pierden su follaje en ninguna época del año gracias a que la lluvia sobrepasa los 2 500 mm anuales. La selva mediana subperennifolia se establece en climas semejantes incluyendo aquellos un poco menos húmedos y en suelos más pobres. Se caracteriza por tener árboles de entre 25 y 30 m de altura y perder su follaje parcialmente en la época de secas (Miranda y Hernández-X. [1963] 2014).

La selva alta perennifolia de México abarcaba originalmente alrededor de 10 millones de hectáreas. Se distribuía desde el sur de Tamaulipas, por Veracruz y Tabasco; una buena parte de Chiapas y San Luis Potosí, y pequeñas áreas de Oaxaca, Puebla e Hidalgo (no se incluyen las selvas de Campeche y Quintana Roo por ser menos húmedas).

¹ Instituto de Biología, UNAM.

Actualmente, estos ecosistemas han quedado reducidos a 1.4 millones de hectáreas, ubicándose principalmente en la región de los Chimalapas y en la Selva Lacandona (Semarnat 2006).

En el área de estudio que nos compete, la subcuenca del río Lacantún, la variedad de unidades ambientales que se registran —planicies aluviales, terrazas aluviales, lomeríos bajos y sierra kárstica (descritas en el capítulo 2.2)— contribuyen a incrementar la biodiversidad de la subcuenca.

En la Selva Lacandona se han reportado 3 400 especies de plantas vasculares y se estima que existen al menos 4 300 especies vegetales, de las cuales 573 son arbóreas (Martínez *et al.* 1994). Esto representaría 43% de la flora de Chiapas y 15% de la flora del país (Rzedowski 1991).

El presente capítulo se enfoca a la descripción de la estructura y composición de la vegetación en la parte sur de la Reserva de la Biosfera Montes Azules (RBMA), en donde Natura y Ecosistemas Mexicanos concentra sus trabajos de conservación y monitoreo de especies de vertebrados (capítulos 2.6 a 2.9), así como en el meandro del río Lacantún que corresponde al ejido de Galacia en Marqués de Comillas, en el sitio en donde se estableció el hotel Canto de la Selva (capítulo 5.4). La lista florística resultante de este estudio se presenta en el apéndice 3.

2.3.2 METODOLOGÍA DE MUESTREO

Se seleccionaron cuatro áreas de muestreo con características contrastantes. La primera fue en la parte alta del río Tzendales, en donde predominan las terrazas aluviales; la segunda se ubicó alrededor de los senderos de la Estación Chajul, caracterizados por lomeríos bajos; la tercera en una vegetación tipo sabanoide en un lomerío atrás de la Estación Chajul; y la cuarta en la selva inundable de un meandro del río Lacantún en el municipio Marqués de Comillas (ejido Galacia). El método de muestreo se basó en los lineamientos de la metodología de Gentry (1982), con algunas modificaciones para ajustarlo a las distintas condiciones.

En el río Tzendales se muestrearon seis parcelas (0.48 ha), a una distancia aproximada de 100 m tierra adentro respecto a la ribera, en donde habían sido previamente colocadas cámaras-trampa como parte del programa de monitoreo de mamíferos (capítulo 2.5). En los senderos de los alrededores de la Estación Chajul se muestrearon siete parcelas (0.56 ha). Cada parcela, en ambos sitios, consistió en un rectángulo de 20 × 40 m (800 m²) subdividido en cuadrados de 10 × 10 m. En el caso de la vegetación sabanoide se establecieron dos parcelas (0.1 ha) de 10 × 50 m (500 m²) debido a su reducida extensión.²

En cada cuadrado se midieron todos los individuos con un diámetro a la altura del pecho (d.a.p.) mayor de 3.3 cm, se estimó la altura y se identificó a la especie correspondiente. También se identificaron los individuos de las especies de todas las lianas y se midió su d.a.p.

Con estos datos se calculó la densidad (número de individuos por unidad de área), la frecuencia (número de parcelas en las que aparece la especie), el área basal (superficie que ocupan los troncos de los árboles de cada especie) y el valor de importancia para cada especie, así como los valores relativos para cada parámetro (recuadro 2.3.1). Con toda esta información se realizó el análisis de composición y estructura de la vegetación (Mueller-Dombois y Ellenberg 1974).

Además, para evaluar la diversidad de especies arbóreas se utilizaron tres indicadores que consideran tanto el número de especies (riqueza) como el número de individuos por especie (abundancia): 1) el índice de diversidad de Shannon-Wiener (H'); 2) la equitatividad (E), y 3) el índice de Simpson (D) (recuadro 2.3.1).

Para describir la estratificación vertical de la vegetación se asignaron los individuos muestreados, según la altura que cada uno alcanzó, en cuatro estratos: alto (alturas iguales o mayores a 30 m), medio (entre 20 y 29 m), inferior (entre 10 y 19 m) y bajo (menores a 10 m).

² La simbología para referirnos a las parcelas será TzP1 a TzP6 para las del río Tzendales; ChP1 a ChP7 para las parcelas alrededor de la Estación Chajul y SaP1 y SaP2 para las de la vegetación sabanoide.

Recuadro 2.3.1 INDICADORES DE DIVERSIDAD Y ESTRUCTURA DE LA VEGETACIÓN

DIVERSIDAD

Índice de diversidad Shannon-Wiener (H'): es una medida de la incertidumbre en la predicción de la identidad de un individuo tomado al azar de una muestra. Se calcula por medio de la siguiente fórmula (Magurran 2004):

$$H' = -\sum p_i \cdot \ln p_i$$

donde \sum es la sumatoria de p_i y p_i se refiere a la proporción de individuos de la especie i (la i ésima especie).

Equitatividad (E): se calcula a partir del índice de Shannon-Wiener mediante la siguiente fórmula:

$$E = \frac{H'}{\ln(S)}$$

donde S es la riqueza o número de especies en la comunidad.

El resultado es un número entre 0 y 1 que determina qué tan cerca está H' del máximo ($H'_{\text{máx}}$), valor que corresponde a una distribución de las especies perfectamente homogénea.

Índice de Simpson (D): permite observar la dominancia a partir de las abundancias de las especies. Se calculó con la siguiente fórmula (Magurran 2004):

$$D = \sum p_i^2$$

donde p_i se refiere a la proporción de individuos de la especie i (la i ésima especie). En este índice el 0 representa una diversidad infinita y el 1 la falta de diversidad. Conforme D se incrementa, la diversidad decrece (lo cual refleja mayor dominancia), por lo que en varios trabajos se utiliza el inverso del índice de Simpson (Magurran 2004):

$$1/D$$

El valor más pequeño de diversidad para $1/D$ es 1, donde la comunidad sólo estaría representada por una especie. Si aumenta el valor, la diversidad aumenta.

ESTRUCTURA

La descripción estructural de la vegetación arbórea se obtuvo mediante el cálculo del valor de importancia relativo de cada especie, considerando los siguientes criterios: 1) el número de individuos encontrados por especie en un área determinada (densidad); 2) la distribución de cada especie (frecuencia), y 3) el área basal ocupada por cada especie.

Densidad. Número de individuos de la especie respecto al área muestreada. La densidad absoluta obtenida se extrapola a 1 hectárea.

La densidad relativa se obtuvo por medio de la siguiente ecuación:

$$D_{\text{rel}} = \frac{D_{(\text{sp})}}{D_{(\text{tot})}} \cdot 100$$

donde, $D_{(\text{sp})}$ es la densidad de cada especie y $D_{(\text{tot})}$ es la densidad del total de especies.

Frecuencia. presencia de la especie en el total de cuadros (10×10 m) muestreados de todas las parcelas.

La frecuencia relativa se obtuvo a través de la siguiente ecuación:

$$F_{\text{rel}} = \frac{F_{(\text{sp})}}{F_{(\text{tot})}} \cdot 100$$

donde, $F_{(\text{sp})}$ es la frecuencia de cada especie y $F_{(\text{tot})}$ es la frecuencia del total de especies.

Área basal. Refleja una medida indirecta de biomasa. Se calcula como la superficie de una circunferencia $Ab = \pi r^2$ por especie a partir del perímetro medido de cada individuo.

$$Ab_{\text{rel}} = \frac{Ab_{(\text{sp})}}{Ab_{(\text{tot})}} \cdot 100$$

Valor de importancia relativo. Refleja la contribución proporcional de cada especie a la estructura de la comunidad. Se calculó sumando los valores relativos de la densidad, la frecuencia y el área basal de cada especie en las parcelas.

$$VIR = F_{\text{rel}} + D_{\text{rel}} + Ab_{\text{rel}}$$

2.3.3 LA SELVA EN EL RÍO TZENDALES

Composición y diversidad de especies

Se registraron en total 952 individuos (758 árboles y 194 lianas) que pertenecen a 51 familias, 123 géneros y 168 especies, de las cuales 125 son arbóreas y 43 lianas (se identificaron taxonómicamente sólo 147 especies). Las familias que mayor número de especies tuvieron fueron Fabaceae (23), Bignoniaceae (13), Euphorbiaceae (12), Rubiaceae (11), Moraceae (9), Combretaceae y Malvaceae (cada una con 7 especies) y Lauraceae (6). Los géneros que mayor número de especies arbóreas tuvieron fueron *Guarea* (4), *Acacia*, *Casearia*, *Licaria*, *Protium* y *Sapium* (3); y de lianas *Combretum* (6 especies), *Serjania* (3) y *Bauhinia* (2).

La diversidad según el índice Shannon-Wiener (H') varió entre 2.7 y 3.7; según el índice de Simpson (D) de 0.84 a 0.96, mientras que la equitatividad (E)

varió entre 0.74 y 0.91. Estos tres parámetros reflejan que se trata de una zona de alta biodiversidad (cuadro 2.3.1).

Estructura

Densidad. Los 758 individuos arbóreos registrados en el río Tzendales representan una densidad de 1 579 individuos por hectárea (cuadro 2.3.1). Las especies que destacan por su densidad (≥ 20 individuos por hectárea): *Appunia guatemalensis*, *Bactris baculifera*, *Guarea excelsa*, *Ampelocera hottlei*, *Blepharidium guatemalense*, *Croton schiedeianus*, *Pouteria durlandii*, *Guarea grandifolia*, y las lianas *Combretum laxum* y *Tetracera volubilis* (Fig. 2.3.1a).

Frecuencia. Las especies arbóreas que se distribuyeron de manera más amplia en cada una de las parcelas de muestreo, por lo que obtuvieron los valores de frecuencia más altos, fueron: *Guarea excelsa*,

Cuadro 2.3.1 Indicadores de diversidad y estructura en los diferentes sitios de muestreo

Sitio	Parcela	Número de individuos por hectárea	Área basal por hectárea	Riqueza	Diversidad		
					H'	D	E
Senderos alrededor de la Estación Chajul	ChP1	750	48.8	21	2.63	0.88	0.81
	ChP2	1 100	40.0	26	2.61	0.89	0.86
	ChP3	1 625	28.8	54	3.64	0.96	0.91
	ChP4	1 687.5	23.8	41	3.25	0.95	0.88
	ChP5	1 800	22.5	36	3.18	0.95	0.89
	ChP6	2 075	13.8	46	3.44	0.96	0.90
	ChP7	3 125	18.8	42	2.92	0.92	0.78
	TOTAL	1 737	28.0	136	—	—	—
Río Tzendales	TzP1	1 462.5	41.3	43	3.27	0.94	0.87
	TzP2	1 612.5	31.3	39	2.72	0.84	0.74
	TzP3	1 612.5	22.5	44	3.10	0.90	0.82
	TzP4	1 762.5	42.5	43	3.04	0.91	0.81
	TzP5	1 250	23.8	37	3.20	0.94	0.89
	TzP6	1 775	32.5	59	3.71	0.96	0.91
	TOTAL	1 579	32.3	168	—	—	—
Sabana	SaP1	1 200	7.6	16	—	—	—
	SaP2	1 420	4.4	17	—	—	—
	TOTAL	1 310	5.9	19	—	—	—

* ChP1-ChP7: parcelas alrededor de los senderos de la Estación Chajul.

TzP1-TzP6: parcelas en la parte alta del río Tzendales.

SaP1-SaP2: parcelas en la vegetación tipo sabanoide detrás de la Estación Chajul.

Appunia guatemalensis, *Ampelocera hottlei*, *Croton schiedeanus*, *Guarea grandifolia*, *Pseudolmedia spuria*, *Spondias radlkoferi*, *Pouteria durlandii*, *Bactris baculifera*, *Pouteria reticulata*, *Brosimum terrabanum*, *Dialium guianense*, *Licaria* sp., *Protium grandifolium*, y las lianas *Combretum laxum* y *Tetracera volubilis* (Fig. 2.3.1b).

Área basal. El área basal total que obtuvieron todos los individuos registrados en el conjunto de las parcelas fue de 15.5 m², lo cual corresponde a 32.3 m² por hectárea. Las especies arbóreas que más destacaron (≥ 0.25 m²) fueron: *Bursera simaruba*, *Spondias radlkoferi*, *Bravaisia integerrima*, *Licania platypus*, *Ampelocera hottlei*, *Luehea see-*

mannii, *Blepharidium guatemalense*, *Albizia leucocalyx*, *Hyeronima* sp., *Dialium guianense*, *Calophyllum brasiliense*, *Lysiloma auritum* y *Lonchocarpus* sp. (Fig. 2.3.1c).

Valor de importancia. A partir de los parámetros arriba descritos se calculó el valor de importancia para cada especie. Las que obtuvieron los mayores valores fueron: *Bursera simaruba*, *Appunia guatemalensis*, *Guarea excelsa*, *Spondias radlkoferi*, *Ampelocera hottlei*, *Bravaisia integerrima*, *Bactris baculifera*, *Licania platypus*, *Blepharidium guatemalense*, *Croton schiedeanus*, *Guarea grandifolia*, *Pseudolmedia spuria*, *Dialium guianense* y *Pouteria durlandii* (Fig. 2.3.1d).

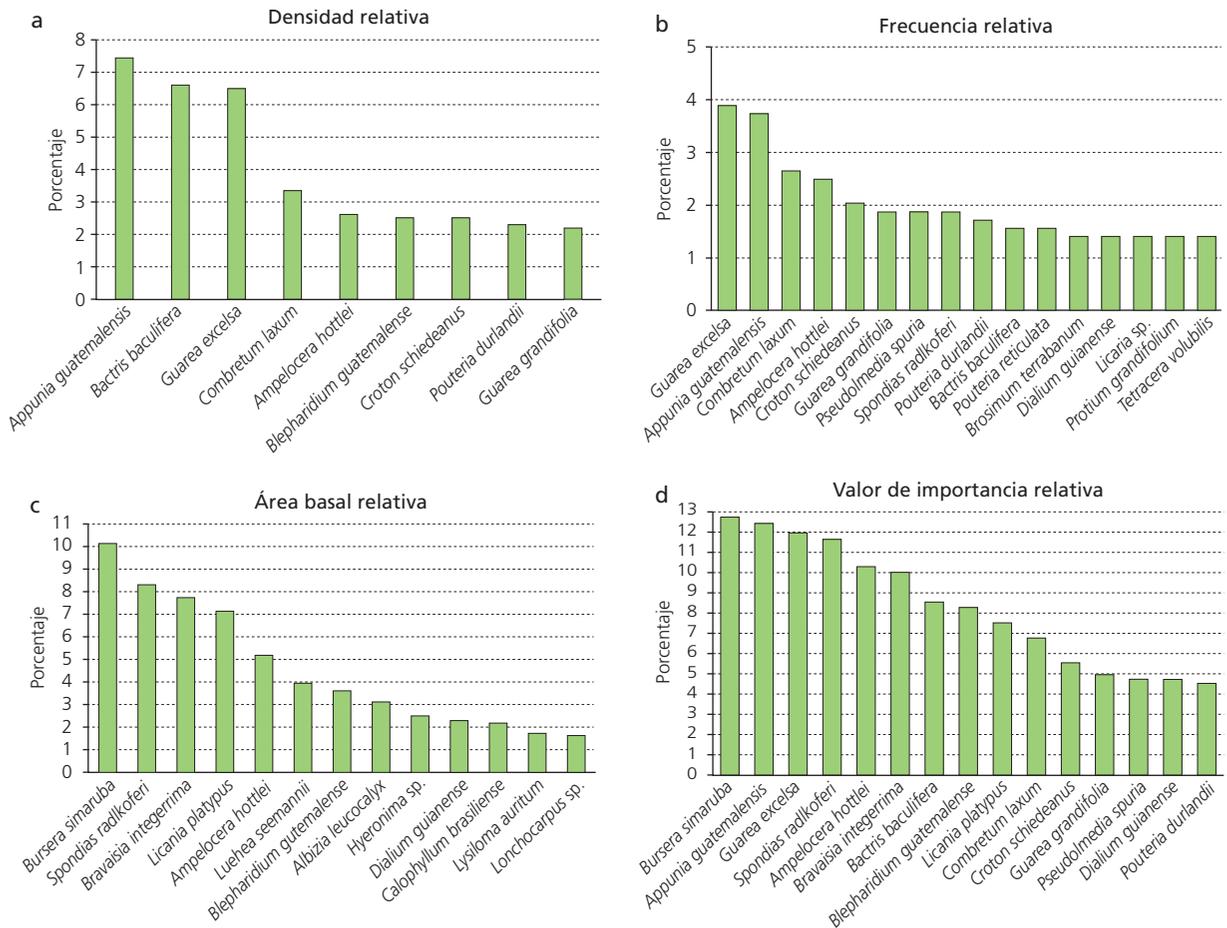


Figura 2.3.1 Estructura de los sitios muestreados en el área del río Tzendales.

Los valores alcanzados por algunas especies como *Appunia guatemalensis*, *Guarea excelsa* y *Bactris baculifera* están dados por su alta densidad y frecuencia de individuos, aunque en biomasa presenten valores menores porque pertenecen al estrato bajo o medio. Por el contrario, otras especies alcanzan valores de importancia altos principalmente por su biomasa, aunque no sean abundantes ni ampliamente distribuidos como son los casos de *Bursera simaruba* y *Licania platypus*; especies pertenecientes al estrato alto.

En el caso de las lianas, las especies con mayor valor de importancia fueron *Combretum laxum*, *Tetracera volubilis*, *Combretum fruticosum*, *Dalbergia glabra*, *Adenocalymma inundatum*, *Cydista diversifolia*, *Acacia hayesii* y *Serjania* sp.

Estratificación

En el estrato superior se encontraron 36 individuos pertenecientes a 19 especies; en el medio, 62 individuos de 33 especies; en el inferior, 181 individuos de 75 especies; y en el bajo, 479 individuos de 96 especies.

A continuación se presentan las especies más representativas de cada estrato. Las especies que obtuvieron los mayores valores de importancia, mencionadas anteriormente, se señalan con un asterisco:

- Estrato superior: *Bursera simaruba**, *Licania platypus**, *Blepharidium guatemalense**, *Ampelocera hottlei**, *Dialium guianense**, *Spondias radlkoferi**.
- Estrato medio: *Pseudolmedia spuria**, *Pouteria durlandii**.
- Estrato inferior: *Appunia guatemalensis**, *Brauvaisia integerrima**, *Croton schiedeanus**, *Guarea excelsa**, *Guarea grandifolia**, *Quararibea yunckeri*, *Zygia stevensonii*, *Brosimum terrabanum*.
- Estrato bajo: *Psychotria chiapensis*, *Bactris baculifera**, *Mouriri myrtilloides*, *Picramnia antidesma*, *Quassia amara* y *Pleuranthodendron lindenii*.

Por lo general todas las especies presentan individuos, además de en su estrato característico, en los inmediatos inferiores, lo cual refleja un proceso

de reclutamiento. A ello se debe que en los estratos bajo e inferior el número de especies e individuos sea mucho mayor que en el medio y alto. Destacan particularmente los casos de *Guarea excelsa* y *Appunia guatemalensis*, características del estrato inferior, pero con un gran número de individuos jóvenes en el estrato bajo.

Resulta interesante el caso de *Bursera simaruba*, que fue la especie con mayor valor de importancia y con individuos de hasta 38 m de altura. Esta especie es tolerante a las condiciones de selva bien conservada; sin embargo, no puede desarrollarse sin que exista una perturbación, ya que necesita luz para crecer. Por ello, no tiene individuos en los estratos inferior y bajo, solo en el medio y en el alto. Esto puede ser reflejo de la perturbación que existió en tiempo de las monterías



JME

en esta zona del río Tzendales, cuando se extrajo la caoba a principios del siglo xx, suposición que se refuerza por el hecho de que sólo se registró un individuo de caoba de 9 m. Por otro lado, destacan tres parcelas que, si bien tienen árboles que superan los 35 metros, su estrato medio no está representado (TzP1, TzP3, TzP5).

2.3.4 LA SELVA ALREDEDOR DE LA ESTACIÓN CHAJUL

Composición y diversidad de especies

Se registraron 1 021 individuos (973 árboles y 48 lianas), que pertenecen a 48 familias, 104 géneros y 136 especies, de las cuales 114 fueron arbóreas y 22 lianas (sólo se identificaron taxonómicamente 104 especies). Las familias que mayor número de especies tuvieron fueron Fabaceae (21), Rubiaceae (9), Bignoniaceae (8), Moraceae (7), Lauraceae, Sapindaceae y Sapotaceae (6), Chrysobalanaceae y Meliaceae (5). Los géneros que mayor número de especies arbóreas tuvieron fueron *Pouteria* (5), *Cupania* (5), *Guarea* (4), *Protium*, *Hirtella*, *Nectandra*, *Pseudolmedia* y *Eugenia* (3 cada uno).

La diversidad según el índice Shannon-Wiener (H') varió en cada una de las parcelas entre 2.6 y 3.6; según el índice de Simpson (D) de 0.88 a 0.96 y la equitatividad (E) fue de entre 0.78 y 0.91. Estos tres parámetros dejan ver que se trata de una zona de alta biodiversidad (cuadro 2.3.1).

Estructura

Densidad. Los 973 individuos arbóreos registrados equivalen a una densidad de 1 737 individuos por hectárea (cuadro 2.3.1). Las especies que mayor densidad alcanzaron (≥ 20 individuos por hectárea) fueron *Calyptanthus* sp., *Calophyllum brasiliense*, *Matayba oppositifolia*, *Chomelia* sp., *Terminalia amazonia*, *Chomelia protracta*, *Quararibea funebris*, *Xylopia frutescens*, *Guettarda combsii*, *Vochysia hondurensis*, *Blepharidium guatemalense*, *Geonoma interrupta* e *Ilex* sp. (Fig. 2.3.2a).

Destaca la alta densidad registrada en la parcelas ChP7 con 3 125 individuos por hectárea; si bien la composición de especies es la misma que en las otras parcelas, en ésta los árboles característicos del dosel no alcanzan alturas mayores de 16 metros (excepto un solo individuo de *Terminalia amazonia*), probablemente por limitantes edáficas. Por esta razón, la luz entra con menos obstáculos a los estratos inferiores y favorece el crecimiento de un mayor número de individuos en el estrato bajo.

Frecuencia. Las especies que mayor frecuencia obtuvieron, es decir que se distribuyeron más ampliamente, fueron: *Calophyllum brasiliense*, *Terminalia amazonia*, *Chomelia* sp., *Matayba oppositifolia*, *Xylopia frutescens*, *Guettarda combsii*, *Ampelocera hottlei*, *Calyptanthus* sp., *Vochysia hondurensis*, *Blepharidium guatemalense*, *Quararibea funebris*, *Chomelia protracta* y *Chrysophyllum mexicanum* (Fig. 2.3.2b).

Como puede observarse, la mayoría son las mismas especies que alcanzaron también valores altos de densidad, excepto los casos de *Ampelocera hottlei* y *Chrysophyllum mexicanum* que están ampliamente distribuidos pero sólo presentaron 17 y 15 individuos respectivamente. Por el contrario, *Geonoma interrupta* e *Ilex* sp., tienen valores de densidad altos, pero no así de frecuencia. Destaca el caso de *Quararibea funebris* que sólo se encontró en las parcelas ChP1 y ChP2, las más expuestas a las crecientes del río Lacantún y del arroyo José.

Área basal. El área basal total del conjunto de los individuos muestreados fue de 15.86 m², lo cual corresponde a 28 m² por hectárea. Las especies que mayor área basal aportaron (≥ 0.39 m² por hectárea), lo cual es un reflejo de ser las de mayor biomasa, fueron *Licania platypus*, *Terminalia amazonia*, *Brosimum gentilei*, *Calophyllum brasiliense*, *Pouteria sapota*, *Quararibea funebris*, *Pseudolmedia glabrata*, *Lonchocarpus hondurensis*, *Guettarda combsii*, *Ampelocera hottlei*, *Blepharidium guatemalense*, *Vochysia hondurensis* y *Matayba oppositifolia* (Fig. 2.3.2c).

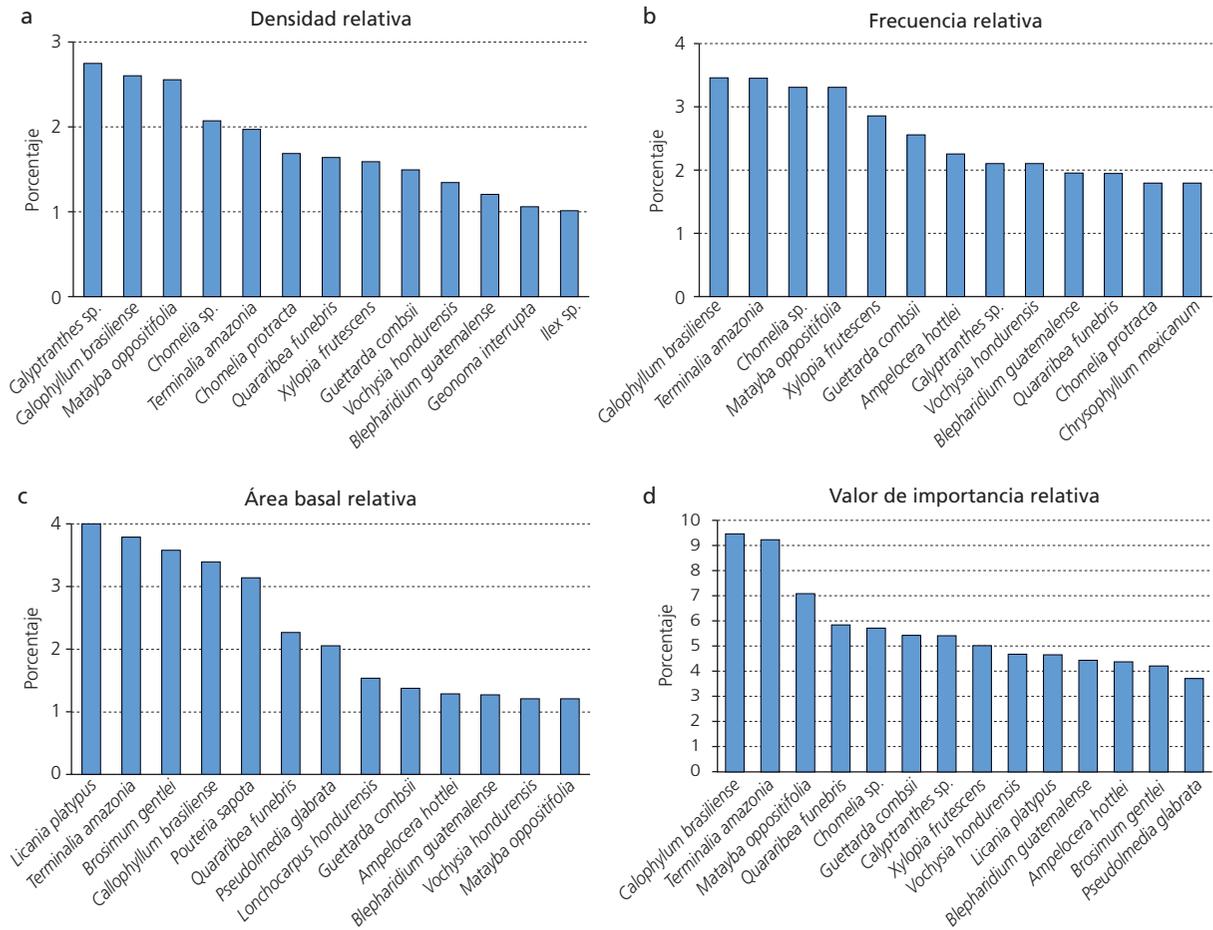


Figura 2.3.2 Estructura de los sitios muestreados en el área alrededor de la Estación Chajul.

Al comparar esta lista con las especies que alcanzaron mayor densidad y frecuencia, destaca que coinciden *Terminalia amazonia*, *Calophyllum brasiliense*, *Quararibea funebris*, *Guettarda combsii*, *Blepharidium guatemalense*, *Vochysia hondurensis* y *Matayba oppositifolia*. Las demás, a pesar de que son pocos individuos, tienen un área basal alta por tratarse de árboles muy grandes que alcanzan el dosel. *Licania platypus* presentó sólo cuatro individuos en la parcela ChP1, *Pouteria sapota* y *Lonchocarpus hondurensis*, un solo individuo cada una en la parcela ChP2, mientras que *Brosimum gentlei* tuvo cuatro individuos en las parcelas ChP1 y ChP2 y *Pseudolmedia glabrata* 13 individuos en la parcela ChP6 y dos en la parcela

ChP2. Todas estas parcelas corresponden a un hábitat de mayor inundación, por lo que los árboles alcanzan mayores alturas y por lo tanto mayor biomasa.

Valor de importancia. A partir de los parámetros descritos anteriormente se calculó el valor de importancia de cada especie. En síntesis podemos caracterizar a la vegetación de los senderos alrededor de la Estación Chajul con las siguientes especies: *Calophyllum brasiliense*, *Terminalia amazonia*, *Matayba oppositifolia*, *Quararibea funebris*, *Chomelia* sp., *Guettarda combsii*, *Calyptranthes* sp., *Xylopia frutescens*, *Vochysia hondurensis*, *Licania platypus*, *Blepharidium guatemalense*, *Ampelocera hotteii*, *Brosimum gentlei* y *Pseudolmedia glabrata*.

pelocera hottlei, *Brosimum gentlei* y *Pseudolmedia glabrata* (Fig. 2.3.2d).

Las especies de lianas que mayores valores de importancia alcanzaron fueron *Tetracera volubilis*, *Combretum rovirosae*, *Ceratophyllum tobagense*, *Souroubea loczyi*, *Mussatia hyacinthina* y *Dalbergia glabra*.

Estratificación

En el estrato superior se encontraron 32 individuos pertenecientes a 18 especies; en el medio, 44 individuos de 24 especies; en el inferior, 244 individuos de 58 especies y en el bajo, 653 individuos de 97 especies.



Frutos de la palma *Desmoncus chinantlensis*. JME

A continuación se presentan las especies más representativas de cada estrato. Las especies que obtuvieron los mayores valores de importancia, mencionadas anteriormente, se señalan con un asterisco:

- Estrato superior: *Calophyllum brasiliense**, *Terminalia amazonia**, *Guettarda combsii**, *Licania platypus**, *Blepharidium guatemalense**, *Ampelocera hottlei**, *Brosimum gentlei** y *Pseudolmedia glabrata**.

- Estrato medio: *Xylopia frutescens**, *Matayba oppositifolia**, *Quararibea funebris**, *Guarea excelsa*, *Guarea glabra* y *Acosmium panamense*.

- Estrato inferior: *Vochysia hondurensis**, *Chomelia* sp. *, *Ilex* sp., *Protium grandifolium*, *Toxicodendron striatum*, *Ternstroemia seemannii*, *Pseudolmedia spuria*, *Hirtella americana*, *Calyptanthus* sp.* y varias especies de melastomatáceas.

- Estrato bajo: *Chomelia protracta**, *Amphitecna apiculata*, *Hirtella racemosa*, *Chrysophyllum mexicanum* y *Geonoma interrupta*.

Cabe aclarar que las especies características del estrato alto tienen individuos distribuidos en los demás estratos; lo mismo ocurre con los estratos medio e inferior. Por eso, aunque son pocas especies las características del estrato bajo que tienen un d.a.p. mayor de 3 cm (criterio de selección para el muestreo), el número de especies en este estrato es muy alto (93) porque son los individuos que "están de paso". En este sentido resaltan dos hechos: uno, no se encontraron individuos de *Licania platypus* en el estrato inferior y sólo uno en el bajo, lo cual es indicador de la falta de renuevos de esta especie; y dos, sólo se registraron tres individuos de caoba (*Swietenia macrophylla*), pero en el estrato bajo, con alturas de entre 4 y 6 m, lo cual refleja el prácticamente exterminio de la especie en la región, producto de la sobreexplotación de inicios del siglo xx. Además cabe destacar el alto número de individuos de palmas de *Geonoma interrupta* como uno de los componentes principales del estrato bajo de los sitios ChP1 y ChP2 que, como se mencionó anteriormente, están asociados a zonas inundables aledañas al río Lacantún.

2.3.5 LA VEGETACIÓN TIPO SABANOIDE

Composición y diversidad de especies

Se registraron 131 individuos en las dos parcelas muestreadas (0.1 hectáreas), que pertenecen a 16 especies de 13 familias. Las familias con el mayor número de especies fueron Melastomataceae y Rubiaceae (3 especies), seguida de Fabaceae con dos especies y el resto con sólo una.

Estructura

Los 131 individuos registrados corresponden a una densidad de 1 310 individuos por hectárea. El 84%

de estos individuos corresponde a 10 especies, mismas que obtuvieron además la mayor frecuencia y área basal. El área basal total alcanzada en estas parcelas fue de 0.59 m², lo que corresponde a 5.9 m² por hectárea, valor muy por debajo del registrado en las parcelas de selva analizadas anteriormente. Las especies que alcanzaron los valores de importancia mayores y en orden decreciente son las siguientes: *Byrsonima crassifolia*, *Ilex sp.*, *Guettarda combsii*, *Xylopia frutescens*, *Chomelia protracta*, *Vochysia hondurensis*, *Ternstroemia seemannii*, *Calophyllum brasiliense*, *Terminalia amazonia* y *Matayba oppositifolia* (Fig. 2.3.3). Destacan también las especies de la familia Melastomataceae, pero no fue posible identificarlas.

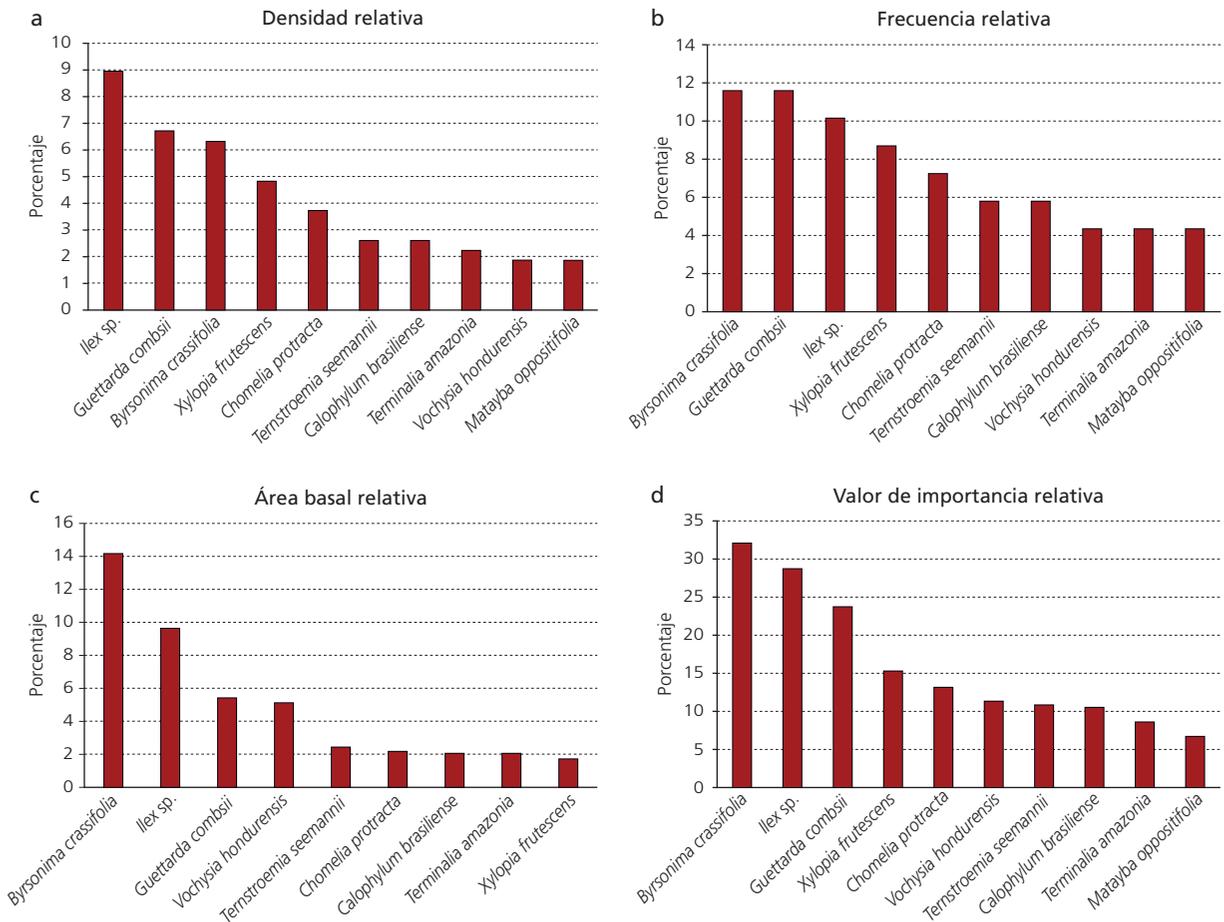


Figura 2.3.3 Estructura de los sitios muestreados en la vegetación tipo sabanoide.

Estratificación

En este tipo de vegetación sabanoide dominan en el sotobosque las especies de la familia Cyperaceae, junto con algunas gramíneas y helechos (no fueron muestreados en este estudio). La vegetación arbórea es un elemento característico, pero es de muy baja altura: 67% de los individuos se ubican entre los 1.5 y 5 m y 33% entre 5.1 y 9 m.

Cabe destacar que las especies arbóreas identificadas en este tipo de vegetación, a excepción de una especie del género *Bunchosia* y otra del género *Schaefferia*, son las mismas que se encuentran en las selvas del resto de las áreas muestreadas y descritas en el apartado anterior, con la diferencia de que aquí no superan los 9 m y en las otras parcelas alcanzaron más de 30 m, como el caso de *Calophyllum brasiliense*, *Guettarda combsii* y *Terminalia amazonia*. Por su parte, *Xylopia frutescens*, característica en otros sitios del estrato mayor de 20 m, en este tipo de vegetación sabanoide ninguno de los 13 individuos muestreados superó los 5 m, y los individuos de *Vochysia hondurensis*, *Matayba oppositifolia* e *Ilex* sp. registrados en la selva entre los 10 y 19 m, en este caso se ubicaron por debajo de los 9 m (excepto un individuo de *Vochysia* que llegó a los 12 m). Es evidente que este tipo de vegetación está determinado por suelos mal drenados que no permiten el pleno desarrollo de los individuos arbóreos.

Por otro lado, destacan los casos de *Byrsonima crassifolia* y *Ternstroemia seemannii* que son dominantes en este tipo de vegetación, y aunque están presentes en las parcelas de selva de baja altura no existen en las demás parcelas muestreadas en la selva. Seguramente son especies tolerantes a los suelos mal drenados. Ninguno de los individuos de estas dos especies rebasó los 6 m de altura.

2.3.6 ANÁLISIS DE AGRUPACIÓN

Para explorar la variación en la composición y estructura entre el conjunto de las parcelas muestreadas se llevó a cabo un análisis de agrupación jerárqui-

co. Este tipo de análisis construye grupos relacionados con las características generales de cada conjunto y posteriormente explora cuáles se parecen entre sí dependiendo de la distancia promedio entre cada grupo. El resultado es una gráfica conocida como dendrograma, que muestra cómo se agrupan las unidades de muestreo (parcelas) y un coeficiente de aglomeración que varía entre cero y uno e indica el porcentaje de la estructura de la agrupación, siendo uno el valor de la estructura más sólida y cero cuando no se encuentra una estructura de agrupación (Kaufman *et al.* 2009).

Al realizar un análisis de agrupación utilizando la composición de especies de cada parcela como variable (Fig. 2.3.4a), encontramos que las parcelas del río Tzendales (TzP1-TzP6), así como las dos parcelas de Chajul más cercanas al río Lacantún (ChP1 y ChP2), se agrupan en un conjunto que, de acuerdo con los criterios de clasificación de unidades ambientales de Siebe y colaboradores (1996) (capítulo 2.2), corresponde a las terrazas aluviales, con suelos bien drenados. Algunas de las especies que comparten este grupo, que no se ubican en las otras parcelas, son *Croton schiedeanus*, *Bravaisia integerrima*, *Brosimum gentlei*, *Pouteria durlandii*, *Pseudolmedia glabrata*, *Dialium guianense*, *Guarea excelsa*, *Guarea grandifolia*, *Guarea glabra*, *Licania platypus*, *Quararibea funebris* y *Geonoma interrupta*.

El otro conjunto está formado por las parcelas ubicadas alrededor de la Estación Chajul, características de los lomeríos bajos con suelos mal drenados (SaP1, SaP2, ChP3, ChP4, ChP5, ChP6, ChP7). Las especies que agrupa este conjunto, no presentes en el anterior, son *Chrysophyllum mexicanum*, *Ilex* sp., *Chomelia protracta*, *Guettarda combsii*, *Xylopia frutescens*, *Byrsonima crassifolia*, *Matayba oppositifolia* e *Hirtella racemosa*.

Además, podemos notar que la parcela ChP3 se separa de las demás. Esto puede deberse a que se ubica cerca del arroyo Miranda y aunque se agrupa con el hábitat de lomeríos bajos (porque comparte muchas especies por estar al pie de esta unidad ambiental), su separación se debe a la presencia de, entre otras, *Dialium guianense*, que es muy abun-

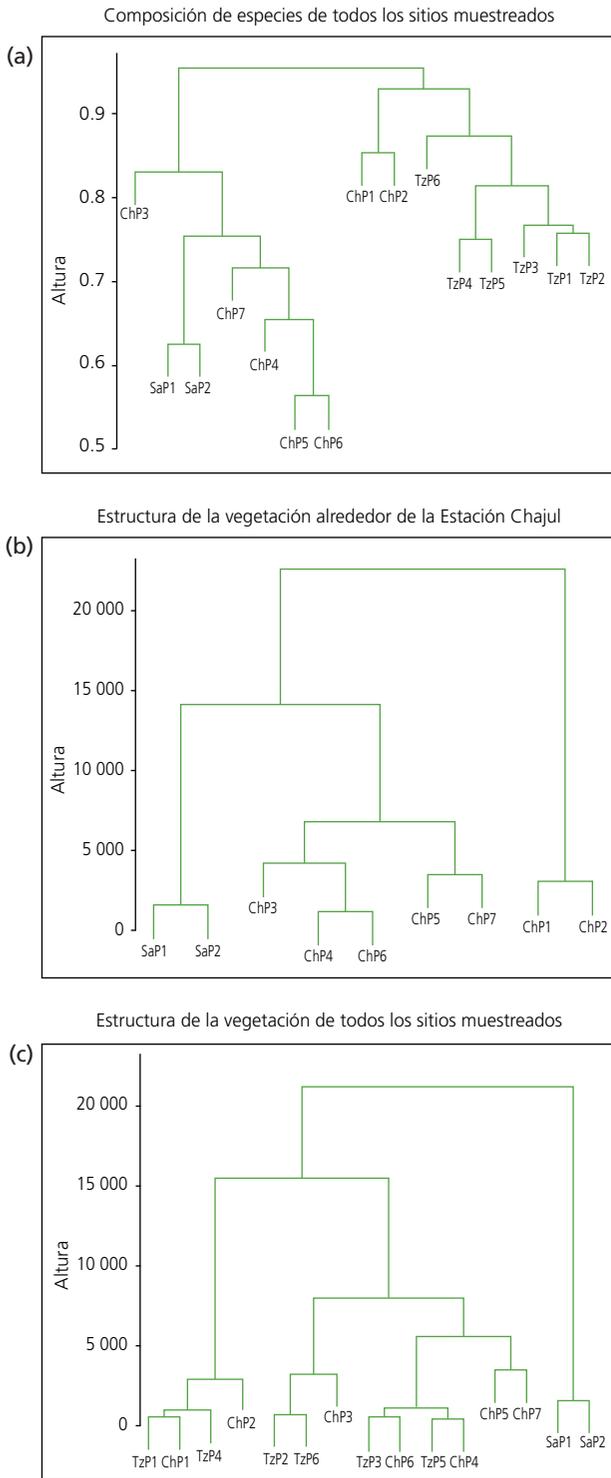


Figura 2.3.4 Dendrogramas del análisis de agrupación.

dante en esta parcela y tiene preferencia por las tierras bajas de inundación.

El dendrograma de análisis de agrupación basado en los parámetros de estructura que fue aplicado en las parcelas de los alrededores de la Estación Chajul arroja resultados interesantes (Fig. 2.3.4b). Podemos distinguir claramente tres grupos:

1. Las parcelas ChP1 y ChP2 se agrupan entre sí y separan de las demás, lo cual es coincidente con el análisis del dendrograma de composición florística, porque son terrazas aluviales formadas por el río Lacantún; en estas parcelas la diversidad de especies es más baja que en las otras, así como la densidad de árboles, pero el área basal alcanza los valores mayores, porque tienen árboles muy grandes que llegan hasta los 50 m, como es el caso de *Licania platypus* y *Brosimum gentlei*.

2. Un segundo grupo lo constituyen las parcelas SaP1 y SaP2, que corresponden a la vegetación sabanoide de lomeríos. Este tipo de vegetación presenta los valores más bajos de riqueza de especies, al igual que en la densidad y el área basal; la altura de los árboles no rebasó los 10 m a pesar de ser especies que potencialmente pueden alcanzar estratos superiores, lo cual se debe a que los suelos están muy mal drenados.

3. El tercer grupo lo conforman las parcelas ChP3, ChP4, ChP5, ChP6 y ChP7, establecidas en lomeríos bajos. En ellas tanto la diversidad de especies como la densidad son las más altas; sin embargo, el área basal no es tan alta como en el primer grupo y la altura de los árboles es menor (en las tres primeras parcelas mencionadas alrededor de los 30 m y en las dos últimas no rebasan los 25 m). Se trata de las mismas especies que en otras parcelas pueden alcanzar los estratos altos como *Terminalia amazonia*, pero que en este caso no lo logran porque son suelos mal drenados.

En el dendrograma de agrupación basado en las características estructurales que incluye todas las parcelas muestreadas en la RBMA, tanto de los alrededores de la Estación Chajul como las del río Tzenadales, se refuerzan las conclusiones mencionadas (Fig. 2.3.4c). Podemos reconocer tres grupos:

1. El primer grupo está formado por las dos parcelas de vegetación sabanoide, cuyas características se explicaron anteriormente.

2. El segundo por las terrazas aluviales de Chajul (ChP1 y ChP2) ya mencionadas, a las cuales se unen las parcelas TzP1 y TzP4 debido a que, al igual que las parcelas de Chajul, tienen la mayor área basal y árboles de hasta 50 m.

3. El tercer grupo lo forman las parcelas de Chajul que corresponden a los lomeríos, a las que se unen las de Tzendales que pertenecen a las terrazas aluviales, pero que tienen valores menores de área basal que las del grupo anterior. En este grupo, a su vez, se acercan más las parcelas TzP2 y TzP6 con la de Chajul (ChP5) ubicada cerca del arroyo Miranda, que a pesar de ser de lomeríos bajos tiene la influencia de dicho arroyo. Estas tres parcelas tienen las características estructurales de la selva alta perennifolia como las del grupo anterior pero con menor área basal. Asimismo, se separan las parcelas cuyas áreas basales son las menores y los árboles no rebasan los 20 metros, seguramente por un limitante edáfico (ChP6 y ChP7).

2.3.7 LA SELVA INUNDABLE DE MARQUÉS DE COMILLAS

Uno de los fragmentos más representativos de selva inundable que aún queda en buen estado de conservación en el municipio Marqués de Comillas se ubica en uno de los meandros del río Lacantún, conocido localmente como El Jolochero, que pertenece al ejido de Galacia. Este pronunciado meandro, con una superficie de selva inundable remanente de aproximadamente 200 hectáreas, tiene la característica de estar prácticamente en su totalidad envuelto por la selva de la Reserva de la Biosfera Montes Azules (Fig. 5.4.1), por lo cual, forma parte de un *continuum* con esta selva y constituye una zona de flujo constante de fauna. La conservación de este fragmento de selva es estratégico en cuanto a la conectividad biológica; debido a la amenaza de deforestación de esta selva, se estableció

una estrategia con los ejidatarios de Galacia para su conservación (capítulo 5.4).

Con la finalidad de conocer con detalle la composición y estructura de este ecosistema característico de las selvas inundables, se llevó a cabo un muestreo en 0.25 hectáreas. Se trazó un transecto de 10 × 1 000 m, paralelo al canal de la zona de ribera y a una distancia de cerca de 200 m tierra adentro, a lo largo del cual se establecieron 25 parcelas de 10 × 10 m separadas cada una por 30 m. En cada una de ellas se identificaron y midieron todos los individuos que tuvieran un diámetro a la altura del pecho mayor de 3.3 cm. Para caracterizar la diversidad, composición, estructura y estratificación, se realizó el mismo análisis descrito en los apartados anteriores.

Composición y diversidad de especies

Se registró un total de 245 individuos de 64 especies pertenecientes a 29 familias. Las familias mejor representadas fueron Fabaceae (11); Moraceae (9); Malvaceae (5) y Sapindaceae (5). Trece familias contienen cuatro o menos especies; mientras que otras 13 estuvieron representadas por sólo una especie. La diversidad según el índice de Shannon-Wiener (H') fue 3.7.

Estructura

Densidad. Los 245 individuos registrados en las 0.25 ha corresponden a una densidad de 980 individuos por hectárea. Las densidades relativas por especie fueron bajas. Las especies con mayor número de individuos fueron *Clarisia biflora*, *Quararibea yunckeri*, *Ampelocera hottlei* y *Brosimum costaricanum*.

Frecuencia. Las especies con mayor frecuencia fueron *Clarisia biflora*, *Ampelocera hottlei*, *Quararibea yunckeri* y *Brosimum costaricanum*. La mayor parte de las especies tuvo una frecuencia muy baja, resultado de su presencia únicamente en un cuadrante a lo largo de todo el transecto.

Área basal. El área basal total en el muestreo fue de 17.74 m², lo que corresponde a 71 m² por hectárea. El valor más alto lo obtuvo *Ficus tecolutensis* a pesar de que sólo se encontraron dos individuos de la especie. Otras tres especies con un aporte significativo fueron *Brosimum costaricanum*, *Bravaisia integerrima* y *Brosimum alicastrum*. El resto de las especies tuvo un área basal baja. Especies como *Clarisia biflora*, *Quararibea yunckeri* y *Ampelocera hottlei*, a pesar de tener las densidades más altas en todo el muestreo, tienen un bajo aporte de área basal.

Valor de importancia. Con los valores mencionados se calculó el valor de importancia para cada especie. Las especies más importantes fueron: *Ficus tecolutensis*, *Brosimum costaricanum*, *Clarisia biflora*, *Ampelocera hottlei*, *Quararibea yunckeri*, *Bravaisia integerrima*, *Brosimum alicastrum*, sp. 2 (no identificada), *Dialium guianense*, *Pouteria* sp., *Orthion subsessile*, *Spondias mombin*, *Pouteria durlandii*, *Eugenia* sp., *Bactris baculifera* y *Guarea excelsa* (Fig. 2.3.5).

El valor más alto de importancia de *Ficus tecolutensis* está dado por la gran área basal que tienen sus individuos, a pesar de que su densidad y frecuencia son muy bajas; es decir es una especie de gran biomasa con tan sólo dos individuos. *Brosi-*

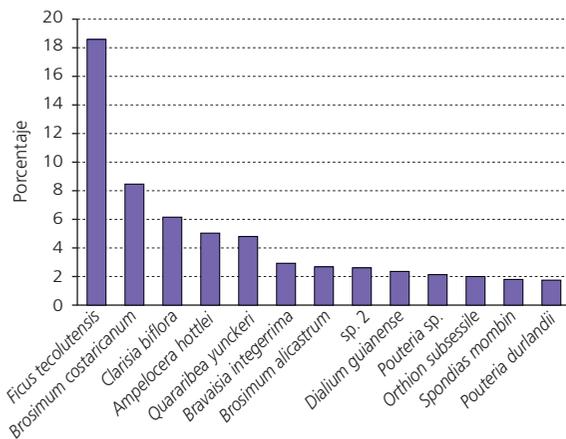


Figura 2.3.5 Valores de importancia correspondientes a la zona de selva inundable (meandro El Jolochero).

mum costaricanum es una especie con valores altos para las tres variables, aunque el gran valor de área basal le permite ubicarse en el segundo lugar de importancia en todo el muestreo, lo que indica que es una especie abundante, de gran tamaño y ampliamente distribuida.

Estratificación

Con la finalidad de comprender mejor la composición florística de los distintos estratos arbóreos de esta selva inundable, se realizó un muestreo complementario en 13.5 hectáreas, considerando solamente los árboles de más de 0.50 m de d.a.p. Con este muestreo adicional, en una superficie mucho más extensa, se incrementó el número de individuos muestreados a 820 y de especies registradas a 80 (se identificaron 75 especies) pertenecientes a 31 familias. Este muestreo no se incluye en el análisis de estructura porque no fue realizado con el mismo método de selección de individuos (d.a.p.) y sesgaría los resultados. Sin embargo, es útil para describir de mejor manera la estratificación de esta selva (Fig. 2.3.6).

El estrato superior contiene 181 individuos pertenecientes a 22 especies; el medio 349 individuos de 27 especies; el inferior 103 individuos de 30 especies, y el bajo 187 individuos de 55 especies.

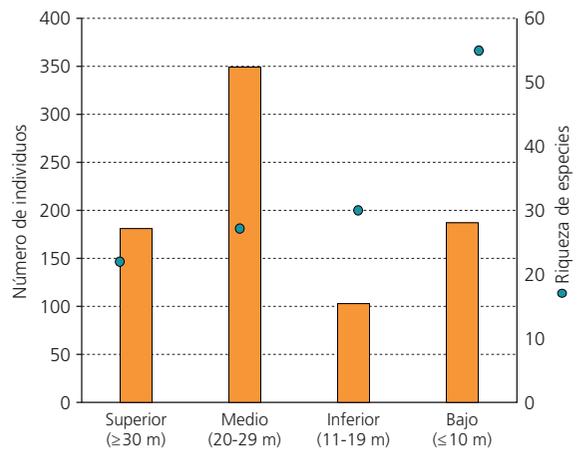


Figura 2.3.6 Estratificación de la zona de selva inundable (meandro El Jolochero).

A continuación se ubican las especies en los estratos donde alcanzaron su máxima altura. Se marca con un asterisco las que obtuvieron los mayores valores de importancia.

- Estrato superior: *Brosimum alicastrum**, *Spondias mombin**, *Ampelocera hottlei**, *Ceiba pentandra*, *Vatairea lundellii*, *Luehea speciosa*, *Ficus tecolutensis**, *Cojoba arborea*, *Bursera simaruba*, *Albizia leuocalyx*, *Pterocarpus hayesii*, *Dialium guianense**, *Maclura tinctoria*, *Ficus cotinifolia*, *Brosimum costaricanum**, *Platymiscium yucatanum*, *Cedrela odorata*, *Inga sapindioides*, *Schizolobium parahyba* y *Ochroma pyramidale*. Cabe destacar que *Pterocarpus hayesii* y *Ochroma pyramidale* no tienen individuos representados en ningún estrato debajo de este y solo se registró un individuo de cada una. Claramente no es un hábitat que favorezca su establecimiento.

- Estrato medio: *Castilla elastica*, *Zanthoxylum caribaeum*, *Cordia bicolor* y *Sapium* sp. En general estas especies tienen pocos individuos representados y *Castilla elastica* y *Sapium* sp. no tienen individuos en otros estratos inferiores.

- Estrato inferior: *Clarisa biflora**, *Cupania dentata*, *Pouteria* sp.*., *Lonchocarpus* sp., *Ficus maxima*, *Quararibea yunckeri**, *Bravaisia integerrima**, *Orthion subsessile**, *Guarea excelsa**, *Brosimum* spp., *Nectandra reticulata*, *Lonchocarpus cruentus*, *Astronium graveolens*, *Pterocarpus rohrii*, *Quararibea* sp., *Jacaratia* sp., *Swietenia macrophylla* y *Talauma mexicana*. Excepto por las cinco primeras especies, todas las demás sólo tuvieron un individuo en este estrato.

- Estrato bajo: *Pouteria durlandii**, *Bactris baculifera**, *Eugenia* sp.*., *Acacia mayana*, *Licaria* sp., *Cupania glabra*, *Licania platypus*, *Stemmadenia donnell-smithii*, *Acacia usumacintensis*, *Chionanthus oblanceolatus*, *Coccoloba* sp., *Hirtella americana*, *Posoqueria latifolia*, *Protium* sp., *Psychotria limonenses*, *Randia* sp., *Stemmadenia* sp., *Trophis racemosa*, *Annona scleroderma*, *Cordia diversifolia*, *Cynometra oaxacana*, *Guarea* sp., *Hyperbaena mexicana*, *Inga* sp., *Licania* sp., *Nectandra salicifolia*, *Parathesis* sp., *Talisia* sp. Como puede observarse,

las especies que sólo se registraron en este estrato no significa que son características del mismo, sino que no se encontraron individuos de estas especies en sus estratos característicos superiores como es el caso evidente de *Licania platypus* o *Swietenia macrophylla*, entre otras.

Solo cuatro especies, *Ampelocera hottlei*, *Brosimum alicastrum*, *Spondias mombin* y *Brosimum costaricanum* estuvieron presentes en todos los estratos.

2.3.8 REFLEXIONES FINALES

El conjunto de los muestreos realizados en la parte sur de la RBMA y en un meandro del río Lacantún en el ejido Galacia de Marqués de Comillas abarcaron una superficie total de 1.39 hectáreas distribuidas en 139 cuadrados de 10×10 m. En total se muestrearon 2349 individuos cuyo diámetro a la altura del pecho rebasó los 3.3 cm, y pertenecen a 276 especies de 57 familias. Resulta interesante comparar este dato con el reportado por Martínez *et al.* (1994) sobre la existencia de aproximadamente un total 573 especies arbóreas en la Selva Lacandona. Es decir, en solo 1.39 hectáreas se reconoció 48% de la diversidad de árboles registrados para esta selva.

Posiblemente esto se debe a que los sitios muestreados, aunque corresponden todos a la selva alta perennifolia, representan una buena parte de los diferentes hábitats en que esta selva se establece en la región: lomeríos bajos, terrazas aluviales y planicies inundables. Vale la pena hacer notar que las especies únicas registradas en los senderos a los alrededores de la Estación Chajul fueron 56, las de los muestreos del río Tzendales fueron 84 y las del Jolochero en Marqués de Comillas fueron 10; es decir, 43% de las especies no comparten los diferentes hábitats, lo cual puede indicar un problema de submuestreo. Las especies más importantes que se comparten en todos los hábitats son *Terminalia amazonia*, *Ampelocera hottlei*, *Callophyllum brasiliense*, *Vochysia hondurensis*, *Hirtella americana* y *Calyptanthus* sp.

Para complementar la representación de especies sería necesario, además de muestrear más superficie, incluir los hábitats de las sierras kársticas que también se presentan en esta zona.

No obstante la necesidad de ampliar el muestreo, los índices de biodiversidad de este análisis demuestran que se trata de selvas muy diversas. Este dato se corrobora al compararlo con otros estudios; por ejemplo, el índice de biodiversidad Shannon-Wiener de estas selvas (entre 2.6 y 3.7) es comparable con el de la selva de Los Tuxtlas cuyo valor fue de 3.7 (Flores 1971), o el de la selva de Bonampak, en donde se reporta un valor entre 4.25 y 4.98 (Meave 1983).

Por otro lado, el análisis arroja resultados contrastantes en cuanto a la estructura de esta selva según los diferentes hábitats en los que se establece. Los valores de los parámetros en las distintas áreas de muestreo reflejan un gradiente que va de los hábitats de suelos bien drenados (planicies inundables y terrazas aluviales) a los mal drenados (lomeríos) y en el extremo la vegetación tipo sabanoide. La tendencia que se observa es la siguiente: a mayor área basal y altura de los árboles, la densidad y riqueza de especies es menor y viceversa (excepto por las condiciones extremas de la vegetación sabanoide respecto a la riqueza de especies) (cuadro 2.3.2).

En síntesis, podemos concluir que la selva alta perennifolia de esta zona, ubicada en un amplio espectro de hábitats heterogéneos, adquiere diferentes expresiones, sobre todo estructurales, dependiendo del hábitat en el que se establezca y, particularmente, de las condiciones edáficas. Es

importante señalar que, aunque los árboles en los hábitats mal drenados no alcanzan su talla máxima, eso no coloca a estas selvas en la categoría de medianas o bajas, ya que esta particularidad les dan los atributos de la composición florística y, como vimos, las especies dominantes se comparan y son, según la literatura especializada (Pennington y Sarukhán 2005; Miranda y Hernández-X. 2014) características de las selvas altas perennifolias, o de los bosques tropicales perennifolios (Rzedowski 1978).

A partir del análisis anterior podemos concluir que:

- La selva alta perennifolia de esta región se caracteriza por la presencia de *Ampelocera hottlei* y otros árboles de los géneros *Brosimum*, *Protium* y *Guarea*. Cuando esta selva se establece en las planicies inundables los árboles del dosel alto alcanzan sus tallas máximas, que superan los 50 m; la densidad es baja porque el área basal (biomasa) es muy alta; se caracterizan por tener estratos bien formados, en donde dominan las especies de *Ficus* y *Brosimum*, y *Clarisa biflora* en el estrato alto y *Bravaisia integerrima* y *Bactris* spp. en el estrato bajo.

Estas características estructurales se comparten con las terrazas aluviales de Tzendales, pero su composición florística difiere. En este caso predomina *Licania platypus*, *Blepharidium guatemalense*, *Dialium guianense*, *Croton schiedeana*, *Pseudolmedia glabrata*, *Quararibea funebris*, *Guarea grandifolia* y *Spondias radlkoferi* en el estrato alto y *Bravaisia integerrima* y *Bactris* spp. en el bajo, las mismas que las de las planicies inundables.

En contraste están los lomeríos bajos con suelos mal drenados que no permiten que los árboles desplieguen toda su altura potencial. En general no llegan a los 30 metros y en algunas parcelas ni siquiera alcanzaron los 20 metros. Su densidad es mayor porque las áreas basales son menores y se caracterizan por la presencia de *Terminalia amazonia*, *Vochysia hondurensis*, *Guettarda combsii*, *Callophyllum brasiliense*, *Xylopia frutescens* y *Martaya oppositifolia*.

Cuadro 2.3.2 Variables de estructura en los diferentes sitios de muestreo

	Altura m	Área basal m ³ /ha	Número de individuos por hectárea	Riqueza
El Jolochero	50	71	980	64
Río Tzendales	50	32.3	1579	168
Chajul	30	28	1737	136
Sabana	10	5.9	1310	16

La vegetación sabanoide se puede caracterizar por tener la dominancia de ciperáceas, con árboles que no rebasan los 10 metros aunque pertenecen a las mismas especies de los lomeríos, particularmente *Terminalia amazonia*, *Vochysia hondurensis*, *Guettarda combsii*, *Xylopia frutescens* y se suma *Byrsonima crassifolia*.

Dada la importancia biológica y ecológica de la RBMA resulta indispensable tener una mejor descripción y distribución de los tipos de vegetación que se encuentran dentro de ella y su relación con las distintas unidades geomorfológicas. Este conocimiento permitirá un mejor entendimiento de su influencia sobre las dinámicas poblacionales de especies animales y ayudará a sentar las bases para su óptimo manejo y conservación.

REFERENCIAS

- Flores, S., 1971. Estudio de la vegetación del Cerro del Vigía de la Estación Biológica Tropical de Los Tuxtlas, Ver. Tesis profesional, Facultad de Ciencias, UNAM.
- Gentry, A.H., 1982. Patterns of neotropical plant species diversity, en M.K. Hecht, B. Wallace y G.T. Prance (eds.), *Evolutionary Biology* 15: 1-84, Nueva York, Plenum Press.
- Hawksworth, D.L., y M.T. Kalin-Arroyo, 1995. Magnitude and distribution of biodiversity, en V.H. Heywood (comp.), *Global Biodiversity Assessment*, Nueva York, Cambridge University Press, pp. 107-191.
- Kaufman, L., y P.J. Rousseeuw, 2009. *Finding Groups in Data: An Introduction to Cluster Analysis*, vol. 344, Nueva York, John Wiley & Sons.
- Magurran, A.E., 2004. *Measuring Biological Diversity*. Oxford, Blackwell Publishing.
- Martínez, E., C.H. Ramos y F. Chiang, 1994. Lista florística de la Lacandona, Chiapas, *Bol. Soc. Bot. Méx.* 54: 99-177.
- Meave, J., 1983. *Estructura y composición de la selva alta perennifolia en los alrededores de Bonampak, Chiapas*. Tesis de licenciatura, Facultad de Ciencias, UNAM.
- Miranda, F., y E. Hernández-X., 2014. *Los tipos de vegetación de México y su clasificación*. México, Sociedad Botánica de México-Conabio-Fondo de Cultura Económica.
- Mueller-Dombois, D., y H. Ellenberg, 1974. *Aims and methods of vegetation analysis*. Nueva York, J. Wiley & Sons.
- Pennington, T. D., y J. Sarukhán, 2005. *Árboles tropicales de México: manual para la identificación de las principales especies*. México, UNAM.
- Primack, B., R. Rozzi, P. Feinsinger, R. Dirzo y F. Massardo, 2001. *Fundamentos de conservación biológica. Perspectivas latinoamericanas*. México, Fondo de Cultura Económica.
- Rzedowski, J., 1978. *Vegetación de México*. México, Limusa.
- Rzedowski, J., 1991. El endemismo en la flora fanerogámica mexicana: una apreciación analítica preliminar. *Acta Botánica Mexicana* (15): 47-64.
- Siebe, C., M. Martínez-Ramos, G. Segura-Warnholtz, J. Rodríguez-Velázquez y S. Sánchez-Beltrán, 1996. Soil and vegetation patterns in the tropical rainforest at Chajul Southeast Mexico, en D. Sigmarangkir (ed.), *Proceedings of the International Congress on Soil of Tropical Forest Ecosystems, 3rd Conference on Forest Soils (ISSS-AISS)*.
- Semarnat, 2006. *La gestión ambiental en México*. México, Semarnat.
- Whitmore, T.C., 1990. *An Introduction to Tropical Rain Forest*, Oxford, Clarendon Press.

