



UNIVERSIDAD DE GUADALAJARA

Centro Universitario de Ciencias Biológicas y Agropecuarias

**Variación en la Estructura, Composición
y Diversidad del Bosque Tropical
Caducifolio en las Barrancas de la Cuenca
del Río Santiago, México**

Tesis

para obtener el grado de

**Maestra en Ciencias en Biosistemática y
Manejo de Recursos Naturales y Agrícolas**

Presenta

Ana Teresa Nuño Rubio

Zapopan, Jalisco

Junio de 2020



UNIVERSIDAD DE GUADALAJARA

Centro Universitario de Ciencias Biológicas y Agropecuarias

Variación en la Estructura, Composición y Diversidad del Bosque Tropical Caducifolio en las Barrancas de la Cuenca del Río Santiago, México

Tesis

para obtener el grado de

**Maestra en Ciencias en Biosistemática y
Manejo de Recursos Naturales y Agrícolas**

Presenta

Ana Teresa Nuño Rubio

Director:

Dr. Miguel Ángel Muñiz Castro

Asesores:

Dr. Fabián Alejandro Rodríguez Zaragoza

Dr. Guillermo Ibarra Manríquez

Dr. Pablo Carrillo Reyes

Dr. Miguel Ángel Macías Rodríguez



UNIVERSIDAD DE GUADALAJARA

Centro Universitario de Ciencias Biológicas y Agropecuarias

Variación en la Estructura, Composición y Diversidad del Bosque Tropical Caducifolio en las Barrancas de la Cuenca del Río Santiago, México

Por

Ana Teresa Nuño Rubio

Maestría en Ciencias en Biosistemática y Manejo de Recursos Naturales y Agrícolas

Aprobado por:

Dr. Miguel Ángel Muñoz Castro
Director de Tesis e integrante del jurado

05/03/2020
Fecha

Dr. Fabián Alejandro Rodríguez Paragoza
Asesor del Comité Particular e integrante del jurado

05/05/2020
Fecha

Dr. Guillermo Ibarra Manríquez
Asesor del Comité Particular e integrante del jurado

05/05/2020
Fecha

Dr. Pablo Carrillo Reyes
Asesor del Comité Particular e integrante del jurado

04/06/2020
Fecha

Dr. Miguel Ángel Molas Rodríguez
Asesor del Comité Particular e integrante del jurado

06/MAYO/2020
Fecha

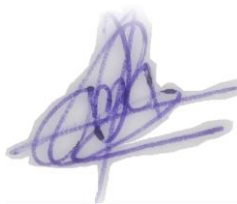
DECLARATORIA DE ORIGINALIDAD

A Quien Corresponda:

Por este conducto el (la) abajo firmante, autor(a) del Trabajo Recepcional (Tesis) titulada: "Variación en la Estructura, Composición y Diversidad del Bosque Tropical Caducifolio en las Barrancas de la Cuenca del Río Santiago, México", declaro que el contenido del mismo constituye un documento inédito y original por lo que cumple con los términos de originalidad a los que se hace mención en el Artículo 73 del Reglamento General de Posgrado y el Artículo 147 Fracción I del Reglamento General de Titulación de la Universidad de Guadalajara.

A T E N T A M E N T E

Guadalajara, Jalisco, a 03 de junio de 2020



Biol. Ana Teresa Nuño Rubio

Código: 209369775

DEDICATORIA

Este proyecto está dedicado fundamentalmente a mi familia, los pilares de mi vida:

A mi madre Teresa Rubio Gutiérrez, por enseñarme a vivir.

Porque a pesar de no entender bien qué era lo que hacía metida en el cerro midiendo árboles, estabas orgullosa de mí. Te voy a extrañar por siempre, me haces mucha falta.

A mi hermano Beto, por ser mi modelo a seguir y mi compañero incansable de aventuras en La Barranca. Gracias por enseñarme tanto, nadie sabe más que tú de esas barrancas del Santiago.

A Jaime Arámbula por ser mi sostén y amigo durante esta etapa, por las desveladas, por tomar mi mano cada vez que creí no poder más, por tus palabras de aliento, por acompañarme en mis locuras y no salir corriendo, por todo.

AGRADECIMIENTOS

Al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACYT), por haber destinado los impuestos del pueblo de México en mi formación como Maestro en Ciencias.

A la Universidad de Guadalajara, particularmente al posgrado BIMARENA por haberme brindado la oportunidad de realizar mis estudios y por su apoyo incondicional.

A mi director el Dr. Miguel Ángel Muñiz Castro, por su dirección y gran apoyo durante la realización de este proyecto, por su gran paciencia y por haber creído en mí.

A mis sinodales: Dr. Fabián Alejandro Rodríguez Zaragoza, Dr. Pablo Carrillo Reyes, Dr. Guillermo Ibarra Manríquez y Dr. Miguel Ángel Macías Rodríguez, por sus acertados comentarios y sugerencias para mejorar este trabajo.

A mis súper amigos el Dr. Alex Zabalgoitia, Juve, Alex Dahua, Meque, El Padrino, Larbye y Lepe que desinteresadamente me acompañaron en el trabajo de campo. Cruzamos cerros, presas, ríos, breñales y barrancas para descubrir los maravillosos tesoros vegetales e increíbles paisajes de la intrincada topografía de las barrancas del río Santiago, Verde, Cuixtla y Juchipila.

Sin ustedes no lo habría logrado, mil gracias por su apoyo.

CONTENIDO

ÍNDICE

RESUMEN.....	II
ABSTRACT.....	III
LISTA DE FIGURAS.....	IV
LISTA DE TABLAS.....	V
LISTA DE APÉNDICES.....	VI
1. INTRODUCCIÓN.....	1
2. ANTECEDENTES.....	4
3. HIPÓTESIS.....	6
4. OBJETIVOS.....	6
Objetivo general.....	6
Objetivos específicos.....	6
4. MATERIALES Y MÉTODOS.....	7
4.1 Área de estudio.....	7
4.2 Diseño de muestreo.....	9
4.3 Caracterización del medio ambiente y perturbación.....	10
4.4 Análisis de datos.....	11
5. RESULTADOS.....	14
5.1 Composición y diversidad.....	14
5.2 Estructura de la vegetación.....	18
5.3 Respuesta a las variables ambientales.....	20
6. DISCUSIÓN.....	24
7. CONCLUSIONES.....	31
8. LITERATURA CITADA.....	33

RESUMEN

En el presente trabajo se analizó la variación en la estructura, composición florística y diversidad específica de las plantas leñosas del bosque tropical caducifolio (BTC) en dos zonas altitudinales (cuenca alta y cuenca baja) y cuatro exposiciones de ladera (N-NE, NO, S-SO, SE) en las barrancas de la cuenca del Río Santiago, así como su relación con distintas variables ambientales (diseño experimental de dos vías con factores cruzados de Exposición y Zona). Se identificaron y midieron las plantas leñosas con un DAP > 2.5 cm, en 20 sitios de muestreo de 0.1 ha (10 subparcelas de 0.01 ha). Se registró un total de 154 especies en 104 géneros y 40 familias. Fabaceae (20 géneros, 29 especies), Burseraceae (un género, 12 especies) y Euphorbiaceae (siete géneros, 12 especies) fueron las familias más representativas. Los resultados de los ANOVAs permutacionales sugieren que la variación espacial de los atributos estructurales de la vegetación (densidad de individuos, área basal y altura máxima), así como de la diversidad específica (riqueza, diversidad de Shannon y dominancia de Simpson) es explicada por las interacciones entre exposiciones y zonas (Exposición* Zona). El PERMANOVA evidenció una variación importante en la composición y abundancia de especie en ambos factores (Exposición y Zona) y en la interacción de éstos. La partición aditiva canónica basada en los análisis de redundancia canónica (RDA) mostró que los conjuntos de variables climáticas, topográficas y de disturbio humano, son importantes en la determinación de los atributos del BTC, pero cada conjunto de variables tiene sus efectos específicos. En los atributos estructurales de la vegetación, la variación en la densidad de individuos está relacionada con la inclinación de la pendiente y con la actividad humana, mientras que para la diversidad de Shannon y la dominancia de Simpson está relacionada únicamente a la actividad humana pura, donde la apertura de caminos y los incendios jugaron un papel importante. La variación en la composición y abundancia de especies fue explicada principalmente por la pedregosidad y la temperatura media anual. Los resultados del presente estudio sugieren que tanto la exposición de la ladera, como la zona altitudinal, juegan un papel fundamental en la variación de los atributos de las comunidades de plantas leñosas del BTC, así como el efecto de otras variables climáticas, topográficas y de disturbio humano.

Abstract

This paper analyzes the variation in the structure, floristic composition and specific diversity of woody plants of the tropical deciduous forest (TDF) in two altitude zones (upper and lower basin) and four hillside exposures (N-NE, NW, S- SW, SE) in the canyons of the Santiago River basin, and its relationship with environmental variables (two way cross-factor experimental design for Exposure and Zone). The woody plants from 20 sampling sites of 0.1 ha (10 subplots of 0.01 ha) with a DBH > 2.5 cm were identified and measured. A total of 154 species were registered in 104 genera of 40 families. The most representative families were Fabaceae (20 genera, 29 species), Burseraceae (one genus, 12 species) and Euphorbiaceae (seven genera, 12 species) The results of the permutational ANOVAs suggest that the spatial variation of the structural attributes of vegetation (individual density, basal area and maximum height), as well as specific diversity (richness, Shannon's diversity index and Simpson's dominance index) is explained by the interactions between the zones and exposures (Exposure* Zone). The PERMANOVA showed a significant effect on species composition and abundance in both factors (Exposure and Zone) and their interaction. Additive canonical partitioning based on canonical redundancy analysis (CDA) showed that sets of climatic, topographic, and human disturbance variables are important in determining TDF attributes, but each set of variables has its specific effects. In the structural attributes of vegetation, variation in individual density is related to slope gradient and human activity, while for Shannon diversity and Simpson dominance index is related strictly to human activity, where road openings and fires play an important role. The variation in species composition and abundance was mainly explained by the stoniness and the average annual temperature. The results of the present study suggest that both hillside exposure and altitudinal zone play a fundamental role in the variation of the attributes of the TDF woody plant communities, as well as the effect of other climatic, topographical and human disturbance variables.

LISTA DE FIGURA

Figura 1. Área de estudio en la cuenca alta (Jalisco y Zacatecas) y cuenca baja (Nayarit) del río Santiago.....	8
Figura 2. Curvas de acumulación de especies observadas y estimadas.....	14
Figura 3. Variación en los atributos de estructura y diversidad de especies leñosas del bosque tropical caducifolio de las barrancas de la cuenca del Río Santiago.....	19
Figura 4. Particiones aditivas canónicas de la variación de la composición y abundancia de especies en dos zonas de la cuenca de río Santiago.....	21
Figura 5. Particiones aditivas canónicas de la densidad de individuos (DEN), altura máxima (ALT), diversidad de Shannon (H') y dominancia de Simpson (D) de las barrancas de la cuenca del río Santiago, México.....	22

LISTA DE TABLAS

Tabla 1. Zonas altitudinales, grupos de exposiciones de la pendiente, sitios y su abreviación.....	9
Tabla 2. Resultados del análisis de varianza permutacional univariado (ANOVA) y del análisis de varianza permutacional multivariado (PERMANOVA). Ex, exposición; Zo, zona. Los números en negritas corresponden a una significancia estadística $p < 0.05$	16
Tabla 3 Pruebas a posteriori del PERMANOVA con la interacción exposición * zona (Ex * Zn).....	17

LISTA DE APÉNDICES

Apéndice 1. Listado florístico de especies leñosas de las barrancas de la cuenca del Río Santiago registradas en 20 sitios de 0.1 ha.....	42
Apéndice 2. Resultados del análisis de similitud (SIMPER) entre las zonas baja y alta de las barrancas de la cuenca del río Santiago.....	48
Apéndice 3. Resultados del análisis de similitud (SIMPER) entre las exposiciones de la zona baja y la zona alta de las barrancas de la cuenca del río Santiago.....	49
Apéndice 4. Variables climáticas por sitio de muestreo. TEM= temperatura media anual; PREC= temperatura media anual; EVAP= evapotranspiración.....	52

INTRODUCCIÓN

La comprensión de los patrones de diversidad de la vegetación es fundamental para la conservación de los ecosistemas (Zhang-Tun *et al.*, 2013). Una amplia gama de procesos ecológicos determina los patrones de diversidad de la vegetación leñosa (Woodward *et al.*, 2004). El clima es uno de las principales variables que influyen en el establecimiento, crecimiento, reproducción y supervivencia de los seres vivos, por lo que determina a escalas regionales la presencia de determinadas biomas y comunidades (Woodward *et al.*, 2004). El clima cálido, con precipitaciones estacionales, es un clima ampliamente extendido por la zonas intertropicales del planeta, lo que ha provocado que las especies vegetales presentes en los biomas asociados a este clima presenten estrategias de resistencia a periodos de sequía prolongada, tales como la capacidad de perder sus hojas durante el periodo seco, la transformación de hojas a espinas, tallos fotosintéticos, entre otras (Rzedowski, 1978; Granados-Sánchez *et al.*, 1990; Trejo, 1998, Trejo, 2010).

Sin embargo, los principales atributos de este clima cálido y estacionalmente seco, tales como la temperatura y humedad, a escalas locales (y sobre todo en zonas montañosas y de cañones) pueden ser modificados por otros factores tales como la topografía (exposición, pendiente de las laderas, altitud) (Daws *et al.*, 2002; Segura *et al.*, 2003; Bennie *et al.*, 2008; Dyer 2009; Gallardo-Cruz *et al.*, 2009; Méndez-Toribio *et al.*, 2016). A este nivel, en los bosques tropicales caducifolios (BTCs) neotropicales algunos estudios se han enfocado en evidenciar el efecto de la exposición y altitud en la variación de la composición florística, estructura y diversidad de plantas leñosas (Trejo y Hood, 2004; Gallardo-Cruz *et al.*, 2009; Méndez-Toribio *et al.*, 2016). Estos estudios han concluido que existe una respuesta de los atributos de la comunidad ante los factores topográficos, heterogeneidad ambiental y disturbio humano.

La radiación solar que incide en una ladera de montaña o en una cañada influye en sus temperaturas ambientales y en el movimiento del agua, así como en las propiedades del suelo y los regímenes de perturbación (Oldfather *et al.*, 2016). En el hemisferio norte las pendientes orientadas hacia el Ecuador (exposición sur) reciben una mayor radiación solar a lo largo del año, lo que aumenta la disponibilidad de luz y las temperaturas máximas en relación a las laderas orientadas hacia el norte (Holland y Steyn, 1975). Las laderas

orientadas hacia el suroeste tienen generalmente una carga de calor efectivo más alto que las laderas orientadas al sureste, a pesar de recibir una cantidad de radiación similar, debido a las temperaturas más altas por las tardes, cuando la radiación solar incide por el suroeste la mayor parte del año (McCune y Keon 2002). Los sitios de elevaciones más bajas tienen temperaturas más cálidas, así como una mayor variación en la temperatura diaria y una menor variación en las temperaturas estacionales (Köner, 2003).

La duración de la estación seca y la estacionalidad de la precipitación son dos de las principales causas que determinen los patrones de riqueza de especies arbóreas en los BTCs. Más del 60% de la flora de los BTC se distribuye exclusivamente en México (Rzedowski, 1991). Además, es considerado el ecosistema tropical más amenazado por actividades humanas, con pérdidas estimadas en 54% de su extensión original (Janzen, 1988; Trejo, 2010). Los patrones de la vegetación y la diversidad de especies de las áreas de conservación cerca de las grandes ciudades, en varios casos siguen siendo poco conocidas (Zhang *et al.*, 2013) y a su vez son las más impactadas por las actividades humanas. Por su valor biológico, ecosistémico y escénico, diferentes porciones de las barrancas de la cuenca del río Santiago (BCRS) han sido decretadas como área natural protegida (ANP), pues además de proporcionar numerosos servicios ambientales a las comunidades y ciudades aledañas, es una zona importante por su diversidad (Sahagún, *et al.*, 2014).

Para comprender las diferencias que presentan las comunidades vegetales de una cuenca con barrancos y cañones es necesario identificar las fuentes de variación que han participado más significativamente en su evolución. Estos procesos incluyen las limitaciones climáticas, las interacciones bióticas y el disturbio (Woodward *et al.*, 2004), así como los cambios en la elevación, exposición y pendiente (Daws, *et al.*, 2002; Bennie, *et al.*, 2008; Dyer, 2009; Ashcroft, y Gollan, 2013). Las BCRS son una depresión fisiográfica originada por una gran falla geológica del límite noroeste de la Faja Volcánica Transversal Mexicana (Falla de Tepic-Zacoalco) y constituye el límite entre la Sierra Madre Occidental y la Faja Volcánica Transmexicana (Rossotti *et al.*, 2002). El punto de inicio del cañón puede localizarse en el poblado de Puente Grande, Jalisco y continúa hacia Nayarit con una dirección Noroeste. Por su extensión, profundidad y clima, la BCRS

constituye un corredor biológico entre los ecosistemas templados del centro de Jalisco y los ambientes tropicales de la costa (Ochoa- Gaona, 2007).

Dada la falta de un estudio que se enfoque en identificar los patrones de la vegetación y la magnitud del impacto que ejercen las actividades humanas en la variación de los atributos de la comunidad de plantas en la BCRS, el objetivo del presente trabajo fue analizar la estructura de la vegetación, composición y diversidad de especies de las comunidades de plantas leñosas del BTC, en zonas altitudinales con diferentes exposiciones de la ladera, así como determinar cómo afecta a estos atributos comunitarios las condiciones ambientales regionales (temperatura y evapotranspiración) y locales (elevación, pendiente y exposición de la ladera), junto con alteraciones humanas (senderos, ganado, fuego, extracción de madera)

ANTECEDENTES

Algunos BTC del occidente del país ya han sido ampliamente estudiados en cuanto a su florística, sin embargo, de sus procesos ecológicos poco se sabe. En las BCRS la exploración botánica ha sido intensa y como resultado existen varios inventarios florísticos, especies nuevas para la ciencia y guías. Ornelas (1987) y Frías-Castro (2010) describieron las barrancas del río Santiago a lo largo de la carretera México 23, entre Zapopan y San Cristóbal de la Barranca. A su vez, Cházaro (1993), Guerrero (1994), y Acevedo-Rosas *et al.*, (2008) y Ramírez-Díaz (2016) elaboraron inventarios florísticos de las BCRS, Harker (2002), realizó el inventario de la familia Asteraceae, Cházaro *et al.*, (2007), Juárez *et al.*, (2018) describieron especies nuevas para la ciencia, y endémicas a las BCRS, así como el libro de Árboles de las Barrancas del Río Santiago y Verde, elaborado por la Comisión Estatal del Agua (CEA) (2011) y la Guía de Campo de los Árboles Tropicales de la Barranca del Río Santiago en Jalisco, México realizado por Sahagún *et al.*, (2014). Sin embargo, ningún estudio ha examinado las variaciones de la vegetación y la diversidad de especies asociadas a las principales variables climáticas, topográficas y de disturbio humano.

Algunos estudios se han realizado en la región Neotropical para tratar de dilucidar la magnitud de la biodiversidad del BTC, así como para identificar los factores que la propician. Mediante un protocolo de muestreo estandarizado de 0.1 ha, Gentry (1982, 1988, 1995) intentó cuantificar en forma sistematizada la diversidad de especies de plantas en bosques tropicales, principalmente de la región Neotropical, lo cual constituye un enfoque valioso para el estudio de los patrones de variación de la diversidad de plantas leñosas en diferentes regiones tropicales y ecosistemas del mundo. Gentry registró el número de especies de plantas en distintos sitios y en diferentes tipos de vegetación, donde se incluye BTC. En particular, encontró que la variación en la diversidad de especies en el Neotrópico presentó, en gran parte, una correlación positiva con la precipitación total anual de los sitios (Gentry 1982, 1988).

Sin embargo, Lott *et al.* (1987) demostraron que para un BTC en Chamela (México) la riqueza florística excedía a la de otros bosques secos Neotropicales con más del doble de precipitación. Sin embargo, esta alta tasa de riqueza observada por Lott *et al.* estuvo

influenciada por una alta heterogeneidad ambiental debida a su diseño de muestreo, que abarcó tanto crestas, como laderas y fondos de cañadas en una misma unidad de muestreo. De igual manera, Trejo y Dirzo (2002) encontraron que la diversidad de especies fue considerablemente mayor a lo esperado de acuerdo con la precipitación de los sitios estudiados y que, por el contrario, una medida de evapotranspiración potencial (índice de Thornthwaite) explica de manera significativa la variación en la diversidad de especies. Por otro lado, algunos autores han reportado que las variables ambientales regionales (precipitación, temperatura y radiación solar), locales (elevación, pendiente y exposición de la ladera) y de disturbio humano influyen en las características estructurales, de diversidad y riqueza de las especies del BTC (Bullock *et al.*, 1995; Gentry, 1995; Gillespie *et al.*, 2000; Trejo y Dirzo, 2002; Segura *et al.*, 2003; Gordon *et al.*, 2004; White y Hood 2004; Balvanera y Aguirre, 2006; Williams y Lorea, 2009; Méndez-Toribio, *et al.*, 2016). Las alteraciones por la actividad humanas causan fragmentación del hábitat, afectan de manera importante a la composición, diversidad y estructura del BTC donde estas acciones llegan a agotar los recursos del ecosistema (William y Lorea, 2009). Gillespie *et al.*, (2000) encontraron que en varios BTCs de Nicaragua y Costa Rica había una correlación significativa entre el disturbio humano (fuego, recolección de leña y pastoreo) y la riqueza de especies. Williams y Lorea (2009) reportaron que las alteraciones humanas actúan sinérgicamente en un BTC de Veracruz, ya que los senderos juegan un papel fundamental en la determinación de la estructura y la diversidad de las especies.

HIPÓTESIS

Los atributos estructurales (ARB, ALT y DEN), la composición y diversidad de especies (S, H' y D) varía con el efecto de la exposición de la ladera aunado a variables ambientales y de disturbio humano en dos zonas altitudinales de las barrancas de la cuenca del río Santiago.

OBJETIVO

Evaluar los cambios en la estructura, composición y diversidad de especies leñosas en las diferentes exposiciones de la ladera y la zonación altitudinal de las comunidades de plantas leñosas del BTC, y su relación con variables ambientales y de disturbio humano en las barrancas de la cuenca del Río Santiago, México.

Objetivos específicos

1. Analizar el efecto de la zonación altitudinal y exposición de ladera en la estructura (DEN, ARB y ALT) composición y diversidad de las especies leñosas del BTC.
2. Evaluar el efecto de distintas variables ambientales (topográficas, climáticas y de disturbio antrópico) en relación con la estructura, composición y diversidad de especies leñosas del BTC en cuatro exposiciones de ladera de dos zonas altitudinales.

MATERIALES Y MÉTODOS

Área de estudio

La depresión que forma la BCRS está ubicada en los límites de las provincias fisiográficas Sierra Madre Occidental y el Eje Volcánico Transversal. El Río Santiago nace en el lago de Chapala, en Jalisco, cerca de Ocotlán. En los límites de los municipios de Tonalá y Zapotlanejo, cerca del Puente Fernando Espinoza, inicia el cañón originado por la erosión del mismo río, y representa el límite sur de la Sierra Madre Occidental. En su recorrido por el centro del estado de Jalisco, hacia el Océano Pacífico, el río Santiago atraviesa, además, los municipios de Guadalajara, Zapopan, Ixtlahuacán del Río, San Cristóbal de la Barranca, Amatitán, Tequila, y Hostotipaquillo, hasta llegar al estado de Nayarit, donde tras cruzar los municipios de La Yesca, Jala, Santa María del Oro, El Nayar y Tepic, desemboca al Océano Pacífico, en el municipio de Santiago Ixcuintla y San Blas. Los principales afluentes del río Santiago son el río Verde, el río Cuixtla o Patitos, el río Juchipila, el río Huaynamota y el río Bolaños. En la BCRS predominan unidades litológicas de origen volcánico y depósitos sedimentarios continentales recientes de origen lacustre y aluvial (INEGI, 2014).

El relieve típico de la cuenca se caracteriza por depresiones profundas (barrancas) originadas por erosión, principalmente hídrica, cuyas laderas presentan pendientes escarpadas con afloramientos rocosos y suelos someros en la sus partes media y alta. Por su extensión, profundidad y clima, la BCRS alberga una gran diversidad de especies vegetales, muchas de ellas endémicas y constituye un importante corredor biológico entre los ecosistemas templados del centro, norte y este de Jalisco y los ambientes tropicales de la costa (Ochoa-Gaona, 2007), donde se desarrolla el BTC, el tipo de vegetación predominante dentro de la cuenca (Sahagún- Godínez *et al.*, 2014). La temperatura media anual varía entre los 19.1 °C y los 24.8 °C, mientras que la precipitación total anual va desde los 801 mm a los 1385 mm (Hijmans *et al.*, 2005) (Apéndice 4).

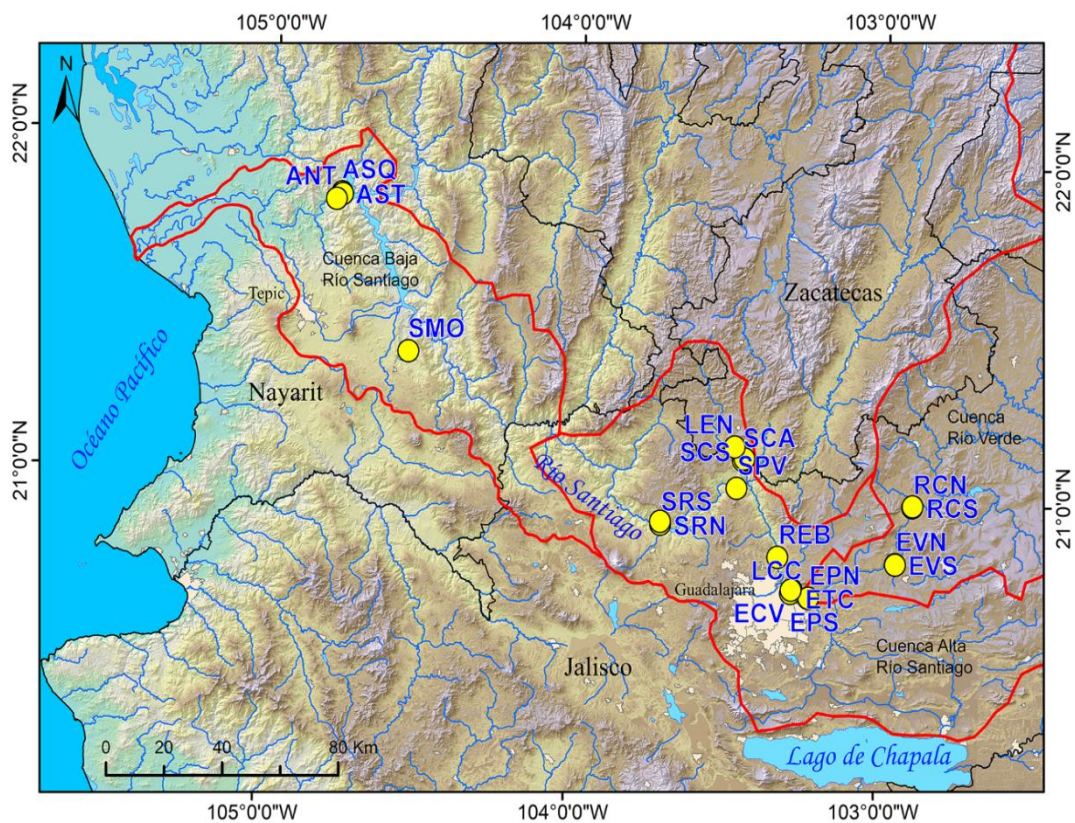


Figura 1. Área y sitios de estudio en la cuenca alta (Jalisco y Zacatecas) y cuenca baja (Nayarit) del Río Santiago en el occidente de México. Los círculos amarillos representan los 20 sitios de muestreo. Aguamilpa norte 300 (ANT), Aguamilpa sur 500 (ASQ), Aguamilpa sur 300 (AST), Santa María del Oro (SMO), La Encinera (LEN), Santa Cruz de Atístique sur (SCS), Santa Cruz de Atístique (SCA), Sitio Palo Verde (SPV), Santa Rosa sur (SRS), Santa Rosa norte (SRN), Rancho el Barquita (REB), La Casa Colorada (LCC), El Clavellinal (ECV), El Purgatorio norte (EPN), El Purgatorio sur (EPS), El Tencuanete (ETC), Río Caliente norte (RCN), Río Caliente sur (RCS), El Venado norte (EVN), El Venado sur (EVS).

Diseño de muestreo

La estrategia de muestreo comprendió un diseño experimental de dos factores cruzados donde la cuenca se dividió en dos zonas altitudinales; zona baja (ZB) (300-1100 m s.n.m.) y zona alta (ZA) (1100-1700 m s.n.m.) (Figura 1). En cada zona se realizó el muestreo de diez sitios de 0.1 ha y se agruparon en cuatro categorías de acuerdo a la orientación de la pendiente (Tabla 1). El muestreo de vegetación se realizó en el periodo de agosto de 2015 a enero de 2017.

Tabla 1.- Zonas altitudinales, grupos de sitios de acuerdo a su exposición de la pendiente, sitios y su abreviación.

Zona	Grupo	Sitio	Código	
Zona baja (ZB) (300-1100 msnm)	N-NE (Norte y Noreste)	Aguamilpa Norte 300	ANT	
		Santa María del Oro	SMO	
		Santa Rosa Norte	SRN	
		Santa Cruz de Atístique	SCA	
	NO (Noroeste)	Rancho El Barquito	REB	
		SE (Sureste)	Aguamilpa Sur 300	AST
		S-SO (Sur y Suroeste)	Aguamilpa Sur 500	ASQ
	Santa Rosa Sur		SRS	
	El Clavellinal		ECV	
	Santa Cruz de Atístique Sur	SCS		
Zona alta (ZA) (1100-1700 msnm)	N-NE (Norte y Noreste)	Palo Verde	SPV	
		El Purgatorio Norte	EPN	
		Río Caliente Norte	RCN	
		Rancho El Venado norte	EVN	
	NO (Noroeste)	La Casa Colorada	LCC	
		SE (Sureste)	El Tencuanete	ETC
			Rancho El Venado Sur	EVS
	S-SO (Sur y Suroeste)		La Encinera	LEN
		El Purgatorio Sur	EPS	
		Río Caliente Sur	RCS	

El método de muestreo que se utilizó fue el propuesto por Gentry (1988), con adaptaciones para el presente trabajo. La finalidad de las adaptaciones del método fue la de controlar la altitud y la exposición de la ladera en la que se trabajaba. En cada sitio se establecieron 10 subparcelas rectangulares de 50×2 m (100 m^2), sumando una superficie de 0.1 ha por cada

sitio. Las subparcelas se dispusieron sobre la ladera en dos columnas de cinco subparcelas separadas por 10 metros unas de otras. Las primeras dos subparcela se orientó de manera perpendicular a la exposición de la ladera, si la pendiente fue de exposición norte, la subparcela se orientó de este a oeste, en forma horizontal.

En cada subparcela se registraron y midieron a todos los individuos con tallos de diámetro a altura de pecho (DAP, 1.3 m de altura) mayores a 2.5 cm. De cada individuo se registró la identidad (especie), DAP y altura total (se midió directamente con pértiga o se estimó trigonométricamente con clinómetro Suunto). Se realizó la colecta de ejemplares botánicos de referencia, en caso de tener duda acerca de su identidad, para su posterior identificación taxonómica en el herbario del Instituto de Botánica de la Universidad de Guadalajara (IBUG).

Caracterización del medio ambiente y perturbación

En cada subparcela se registró el ángulo de la pendiente de la ladera (en grados) (PEN), pedregosidad en porcentaje de cobertura (PDD), orientación de la exposición de la ladera (en grados) (EXP), altitud (metros sobre el nivel del mar) (ALT), y coordenadas geográficas (latitud y longitud, datum WGS 84), con un geoposicionador Garmin modelo Monterra. Así mismo, se evaluó el impacto de las actividades humanas como evidencia de disturbio con base en el registro de las siguientes variables: i) Caminos en aparente uso (aquellos caminos registrados dentro de los sitios de muestreo y que muestran evidencia del paso constante del ganado mediante el desgaste del mismo, evidencia de ramoneo y excretas recientes o bien avistamiento de ganado) (CAU); ii) Caminos de uso intermitente (Aquellos caminos presentes dentro de los sitios de muestreo y que no muestran presencia de excretas de ganado y están cubiertos de vegetación) (CAA); iii) Excretas de ganado (EXC), número de tocones (TOC), árboles caídos (ARC) y evidencia de incendios (INC). Para el registro de los caminos y la evidencia de incendios solo tomamos presencia o ausencia, como dato. La precipitación media acumulada anual (PRE) y temperatura media anual (TEM) se obtuvieron de la plataforma de WorldClim (Hijmans *et al.*, 2005), mientras que la evapotranspiración (EVA) de la base de HYDRO1K (USGS EROS, 2018).

Análisis de datos

El esfuerzo de muestreo se evaluó con rarefacciones basadas en muestras, utilizando, la riqueza de especies observada vs. la riqueza esperada calculada con los estimadores no paramétricos Chao 1, Chao 2, Jackknife 1, Jackknife 2, ACE e ICE a nivel de zona y de toda el área de estudio. Para ello se utilizaron 10,000 aleatorizaciones sin reemplazo con el programa EstimateS 9.1.0 (Colwell, 2013) (Colwell *et al.*, 2005). Para evaluar la estructura de las comunidades de plantas leñosas se calcularon para cada subparcela las siguientes variables: densidad de individuos (DEN), área basal (m²/ha) (ARB) y altura total (ALT). La diversidad alfa se analizó con la estimación de la riqueza de especies (S), diversidad de Shannon (H') (usando el logaritmo natural para calcularlo) y dominancia de Simpson (D). Se evaluó la variación espacial de estos atributos estructurales con el diseño experimental de dos vías con factores cruzados, dónde los factores fueron Zona (Zo) y Exposición (Ex). La ecuación del diseño fue la siguiente:

$$Y = \mu + Z_{O_i} + E_{X_j} + E_{X_j} * Z_{O_i} + \epsilon_{ij}$$

Donde Y es la variable de respuesta que están conformadas por los atributos estructurales (DEN, ARB y ALT), composición de especies, diversidad específica (S, H' y D), μ es la media de la variable analizada, y ϵ es el error acumulado de los factores del diseño. El factor Zo correspondió a dos zonas altitudinales con condiciones medioambientales diferentes, mientras que el factor Ex consideró cuatro exposiciones contrastantes. El diseño es desbalanceado a nivel de exposición.

Se realizó un análisis de varianza (ANOVA, por sus siglas en inglés) permutacional de dos vías con factores cruzados y desbalanceado a nivel de exposición, que se consideró de efecto fijo para los dos factores (modelo tipo I). Los ANOVAs fueron construidos con matrices de distancias euclidianas, siguiendo el criterio de Anderson (2008). Se utilizaron modelos no restringidos, ya que los datos no se ajustaron a una distribución Gaussiana y no tuvieron homocedasticidad.

La variación espacial de las comunidades de plantas leñosas (composición y abundancia de especies) fue determinada con un análisis de varianza multivariado basado en permutaciones (PERMANOVA) con base en el mismo diseño experimental descrito para los ANOVAs permutacionales. El PERMANOVA se realizó con matrices de similitud

de Bray-Curtis con datos transformados con una raíz cuarta para reducir la contribución de las especies más abundantes y aumentar las especies de menor abundancia (Clarke y Warwick 2001). La significancia estadística del PERMANOVA se probó con 10,000 permutaciones bajo un modelo reducido y la suma de cuadrados tipo III (Anderson *et al.*, 2008).

Las contribuciones de las especies a la disimilitud entre grupos se estimaron mediante un análisis de porcentaje de disimilitud (SIMPER), el cual fue generado con matrices de similitud de Bray-Curtis, y el mismo pretratamiento empleado en el PERMANOVA. Estos análisis ANOVAs permutacionales, PERMANOVA y SIMPER se realizaron con el programa Primer 6.1 + PERMANOVA 1.11 (Anderson *et al.*, 2008).

El análisis espacial de la evaluación de la relación de la composición y abundancia de especies *vs.* las variables ambientales consideró un análisis exploratorio con base en un análisis de correspondencia corregido (DCA), con el fin de determinar el tamaño gradiente de dispersión ambiental de los datos. El DCA mostró una dispersión de un gradiente corto con menos de 2 desviaciones estándar. En este sentido, se usó un análisis de correspondencia canónica (RDA) que considera una relación lineal en un espacio euclidiano entre la composición y abundancia de las especies (CYA) *vs.* tres subconjuntos de variables ambientales predictivas: climáticas, topográficas y disturbio humano.

Se utilizaron particiones aditivas canónicas a través de diferentes regresiones múltiples y ordenamientos generados con distintos RDA parciales. En el análisis univariado, las variables biológicas correspondieron distintos vectores Y construidos con la densidad de individuos (DEN), área basal (ARB), altura total (ALT), riqueza de especies (S), diversidad de Shannon (H') y dominancia de Simpson (D). Por otro lado, el análisis multidimensional correspondió a una matriz Y generada con la composición y abundancia de las especies. En cambio, la matriz X1 fue construida con el subconjunto de variables climáticas asociadas al área de estudio, (TEM, PRE, EVA); la matriz X2 correspondió a las variables obtenidas de la heterogeneidad topográfica (ALT, PEN y PDD); por último, la matriz X3 representó el disturbio humano (EXC, ARC, TOC, CAU, CAA e INC) (Legendre y Legendre 1998).

Las particiones aditivas canónicas se realizaron con base en los criterios de Legendre y Legendre (2012), donde se estimó el porcentaje de variación explicada de los atributos estructurales (DEN, ARB, ALT, S, H'y D) por las distintas combinaciones de los tres subconjuntos de variables ambientales predictivas (climáticas, topográficas y disturbio humano). En este sentido, se utilizaron las siguientes fracciones: [a] La variación climática pura o la influencia de las variables climáticas en los atributos de la comunidad; [b] La variación pura explicada específicamente por las variables topográficas; [c] La variación pura de la contribución de las variables de disturbio humano; [d] El efecto conjunto de las variables topográficas y climáticas; [e] La aportación en conjunto de las variables topográficas y las de disturbio humano; [f] El efecto conjunto de variables climáticas y disturbio humano; [g] La variación explicada por los subconjuntos de variables ambientales; [h] La variación no explicada por el modelo.

Para reducir la multicolinealidad entre las variables predictivas se utilizaron correlaciones de Pearson (r), donde se eliminaron variables que tuvieran una $r \geq 0.90$. Asimismo, se utilizó el factor de inflación de variación (VIF) ≤ 10 . La significancia estadística de los RDAs fue probada con 10,000 permutaciones bajo un modelo reducido en el programa CANOCO v4.5 (Braak y Šmilauer, 2002).

Resultados

Composición y diversidad

Los estimadores no paramétricos Chao 1, Chao 2, Jackknife 1 Jackknife 2, ACE e ICE mostraron una representatividad de esfuerzo de muestreo de especies observadas del 86.6% en promedio para la ZA, 90.1% para la ZB y del 90.8% para el área total de estudio (Figura 2A-C).

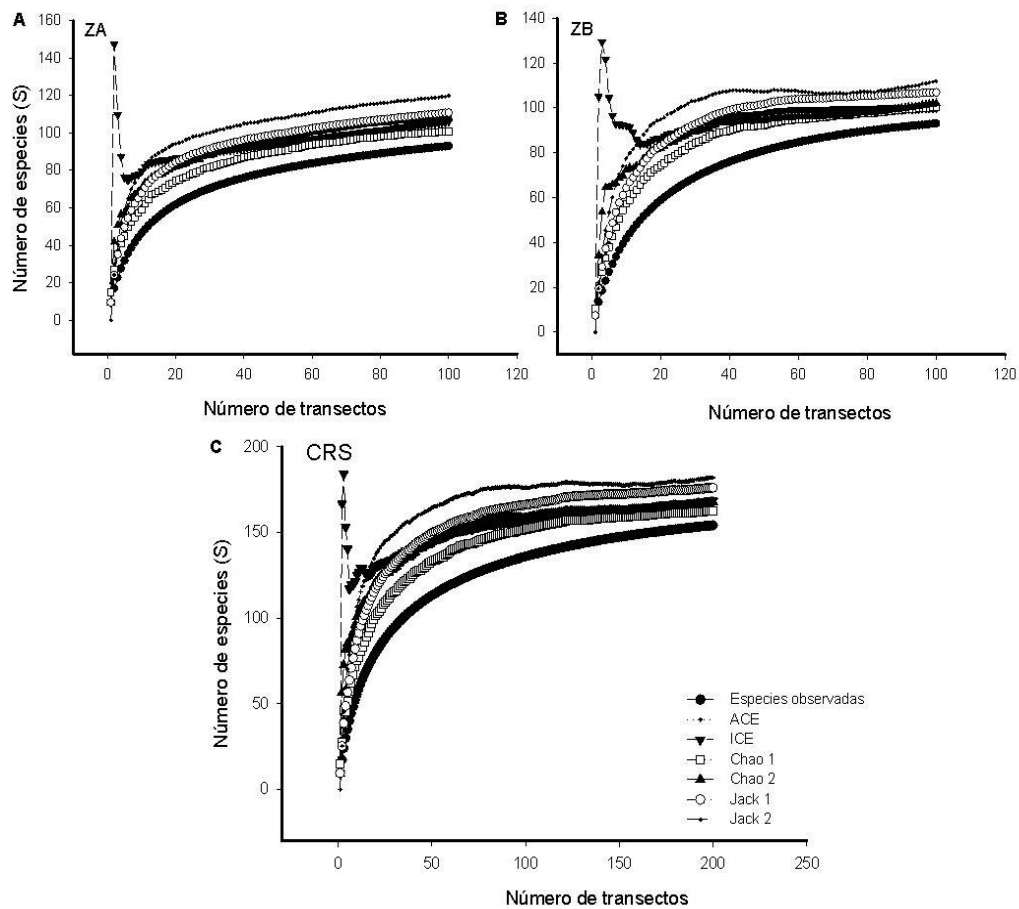


Figura 2. Curvas construidas con rarefacciones basadas en muestras con base en el número de especies observadas y estimadas con ACE, ICE, Chao 1, Chao 2, Jackknife 1 y Jackknife 2 al nivel zonas y del área total de estudio (cuenca de Río Santiago). Códigos: ZB = zona baja (B); ZA= zona alta (A); BCRS = cuenca del Río Santiago (C). Las curvas fueron construidas con 10,000 iteraciones sin reemplazo.

En los 20 sitios estudiados se registró un total de 154 especies en 104 géneros de 40 familias. De estas últimas, las más representativas fueron Fabaceae (20 géneros, 29 especies), Burseraceae (un género, 12 especies) y Euphorbiaceae (siete géneros, 12 especies) (Apéndice 1). Los resultados de los ANOVAs permutacionales mostraron que la riqueza de especies, diversidad de Shannon y dominancia de Simpson tuvieron diferencias significativas en la interacción de los factores (Ex * Zo) (Tabla 2). Las pruebas *a posteriori* para el factor Ex mostraron que la riqueza de especies y diversidad de Shannon tuvieron diferencia significativa entre la exposición NO con las N-NE, S-SO y SE, mientras que en la dominancia de Simpson la exposición NO presentó sólo diferencias con N-NE y S-SO. Las comparaciones *a posteriori* para la interacción de los factores mostraron que en la ZA hubo diferencias significativas entre la exposición N-NE y las exposiciones S-SO, SE y NO en la riqueza de especies y diversidad de Shannon. En cambio, la dominancia de Simpson presentó diferencias entre las exposiciones antes mencionadas además de S-SO con NO. En la ZB hubo diferencias significativas entre la exposición S-SO y las exposiciones N-NE y NO, para la diversidad de Shannon y la dominancia de Simpson, mientras que para la riqueza además hubo diferencias entre la exposición SE y NO (Figura 3, Tabla 2).

Los resultados del PERMANOVA mostraron un importante cambio en la variación espacial de la composición y abundancia de las especies (Tabla 2). Las pruebas *a posteriori* evidenciaron diferencias significativas en la interacción de los factores (Ex*Zn) (Tabla 3)

Tabla 2.- Resultados del análisis de varianza permutacional univariado (ANOVA) y del análisis de varianza permutacional multivariado (PERMANOVA). Códigos: Ex= exposición; Zo= zona. Los números en negritas corresponden a una significancia estadística $p \leq 0.05$.

	FUENTE	PSEUDO F	P(perm)		FUENTE	PSEUDO-F	P(perm)
ANOVA							
Riqueza de especies (S)	Ex	5.1108	0.0014	Altura al dosel (ALT)	Ex	1.0614	0.3655
	Zo	9.9124	0.7556		Zo	17.994	0.0001
	Ex*Zo	7.9868	0.0001		Ex*Zo	4.4998	0.0045
Diversidad de Shannon (H)	Ex	6.0444	0.0008	Área basal (ARB)	Ex	0.3091	0.8268
	Zo	0.0145	0.9023		Zo	0.4534	0.4881
	Ex*Zo	6.2906	0.0003		Ex*Zo	3.3906	0.0304
Dominancia de Simpson (D)	Ex	6.6506	0.0007				
	Zo	0.0023	0.9629				
	Ex*Zo	3.8739	0.0106				
PERMANOVA							
Densidad de individuos (N)	Ex	2.1616	0.0926	Abundancia y composición	Ex	7.8122	0.0001
	Zo	6.7536	0.9388		Zo	12.394	0.0001
	Ex*Zo	3.9425	0.0092		Ex*Zo	6.3193	0.0001

Tabla 3.- Pruebas a *posteriori* del PERMANOVA con la interacción exposición * zona (Ex * Zn). Zonas: zona alta (ZA) y zona baja (ZB). Exposición: Norte y Noreste (N-NE), Noroeste (NO), Sur y Suroeste (S-SO) y Sureste (SE).

Composición y abundancia

	Grupo	t	P(Perm)		Grupo	t	P(Perm)
ZA	N-NE vs S-SO	2.431	0.0001	ZB	N-NE vs S-SO	2.5687	0.0001
	N-NE vs SE	2.6136	0.0001		N-NE vs SE	2.78	0.0001
	N-NE vs NO	2.9539	0.0001		N-NE vs NO	2.2465	0.0001
	S-SO vs SE	2.5531	0.0001		S-SO vs SE	2.9044	0.0001
	S-SO vs NO	2.6107	0.0001		S-SO vs NO	2.3227	0.0001
	SE vs NO	3.1711	0.0001		SE vs NO	3.6901	0.0001

Los resultados del SIMPER mostraron que hubo una disimilitud de 88.01% entre la ZA y ZB (Apéndice 2). Las especies que contribuyeron a la disimilitud fueron *Lysiloma divaricatum*, *Heliocarpus terebinthinaceus*, *Coursetia glandulosa* y *Bursera penicillata*. Entre las exposiciones SE de la ZA y ZB hubo una disimilitud de un 97.82%, entre las exposiciones N-NE de ambas zonas un 93.77%, entre las S-SO un 81.33% y entre las NO un 66.39% (Apéndice 3). Las especies que mayormente aportaron a la disimilitud fueron *Lysiloma divaricatum*, *Heliocarpus terebinthinaceus*, *Bursera roseana*, *B. fagaroides*, *Stenocereus queretaroensis*, *Bursera copallifera*, *Coursetia glandulosa*, *Bursera penicillata*, *Cordia sonora*, *Vachellia campechiana*, *Croton flavescens*, *Brongniartia* sp. 1, *Bursera grandifolia* y *Heliocarpus occidentalis* (Apéndice 3).

Estructura de la vegetación

Se registraron un total de 4,172 individuos y 7,310 tallos en un total de dos hectáreas muestreadas (sumatoria de 20 sitios de 0.1 ha). Los ANOVAs permutacionales mostraron un efecto estadísticamente significativo de la interacción de factores (Ex * Zo) en todos los atributos estructurales de la vegetación (DEN, ALT y ARB) (Tabla 2). Las comparaciones *a posteriori* mostraron que hubo diferencias significativas en el ARB entre las exposiciones SE y S-SO en las dos zonas y entre N-NE y S-SO únicamente en la ZB. La altura máxima tuvo diferencias significativas en la ZB entre la exposición S-SO y las exposiciones N-NE y NO. La densidad de individuos presentó diferencias únicamente en la ZA entre S-SO y las exposiciones N-NE y SE (Figura 3).

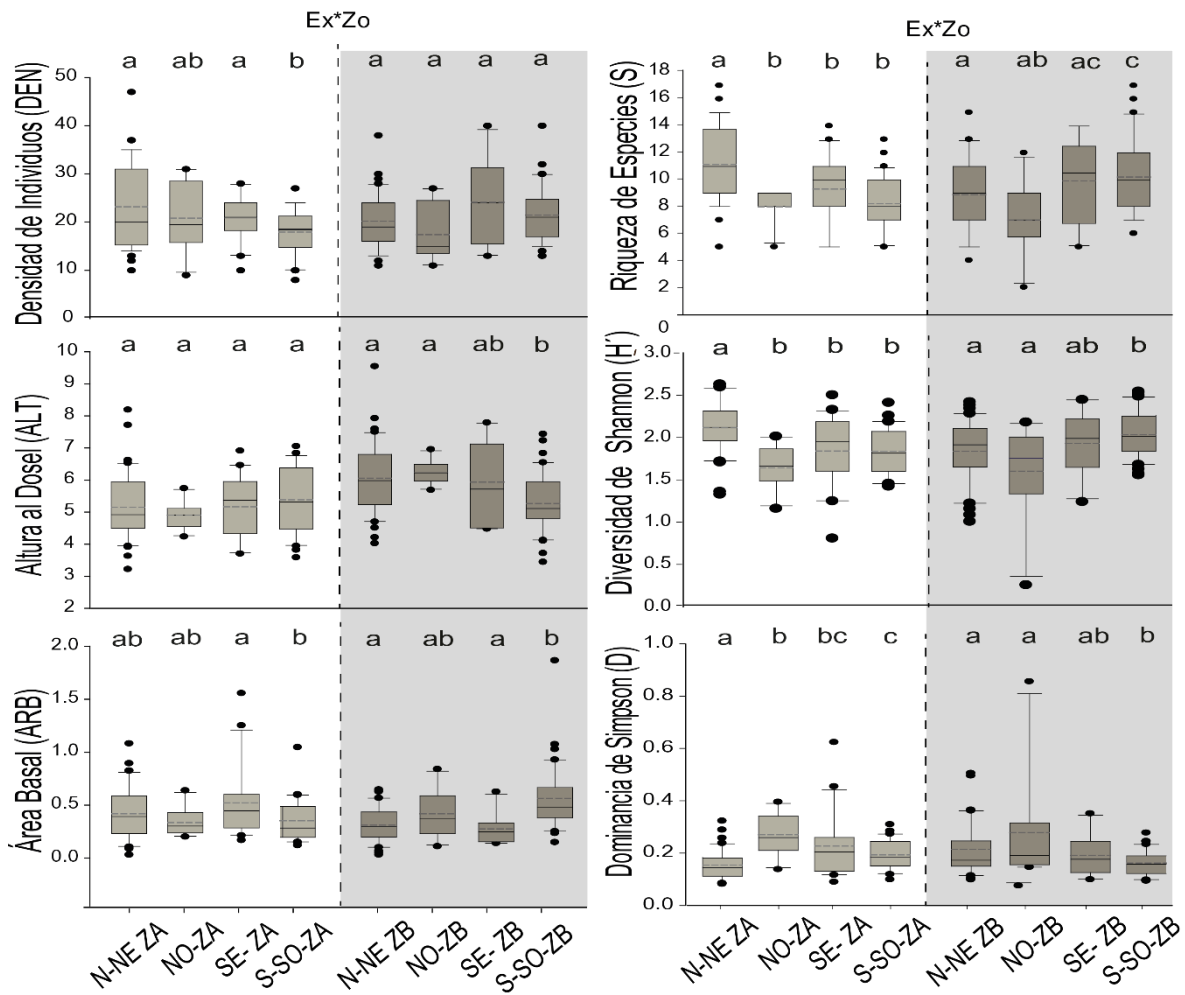


Figura 3. Variación en los atributos de estructura y diversidad de especies leñosas del bosque tropical caducifolio de las barrancas de la cuenca del Río Santiago de cuatro exposiciones de la ladera en dos zonas altitudinales (Ex*Zo). Riqueza de especies (S), diversidad de Shannon (H') y dominancia de Simpson (D). Área basal ($m^2/0.01$ ha), altura máxima (m), densidad (número de individuos), zona alta (ZA) y zona baja (ZB).

Respuesta a las variables ambientales

Por medio de las particiones canónicas aditivas se obtuvo que el ARB y D fueron explicadas mayormente por la covariación de las variables climáticas junto con los factores de disturbio [e], así como la riqueza de especies fue explicada principalmente por la variación topográfica pura [b] y climática pura [a]. La altura del dosel fue explicada en su mayoría por la variación topográfica y los factores de disturbio [f], mientras que la densidad de individuos fue explicada por la interacción de las variables climáticas, topográficas y de disturbio [g]. La diversidad de Shannon se explicó mayormente por la variación provocada por el disturbio humano puro [c] (Figura 5), por último, la abundancia y composición de especies fueron explicadas principalmente por la variación topográfica pura [b] (Figura 4)

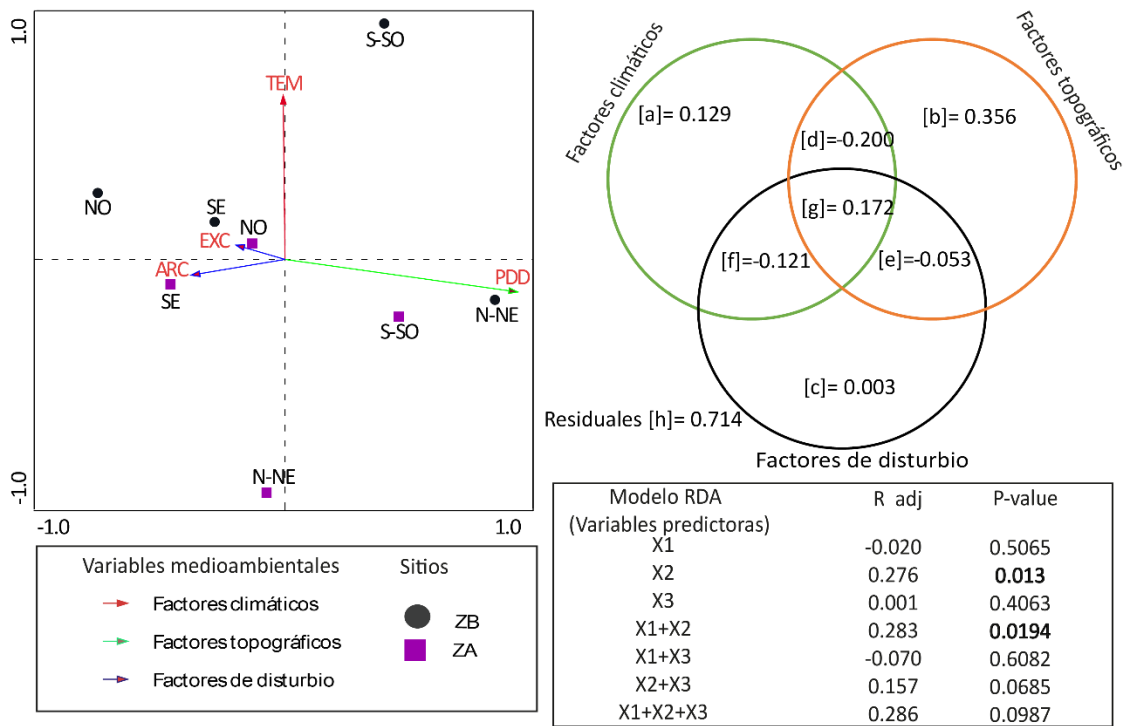


Figura 4.- Particiones aditivas canónicas de la variación de la composición y abundancia de especies en dos zonas de la cuenca de Río Santiago. ZB= zona baja; ZA; zona alta; NO=Noroeste; N-NE = Norte-Noreste; SE=Sureste; PDD= % de pedregosidad; TEM= temperatura; EXC=excretas de ganado; ARC=árboles caídos.

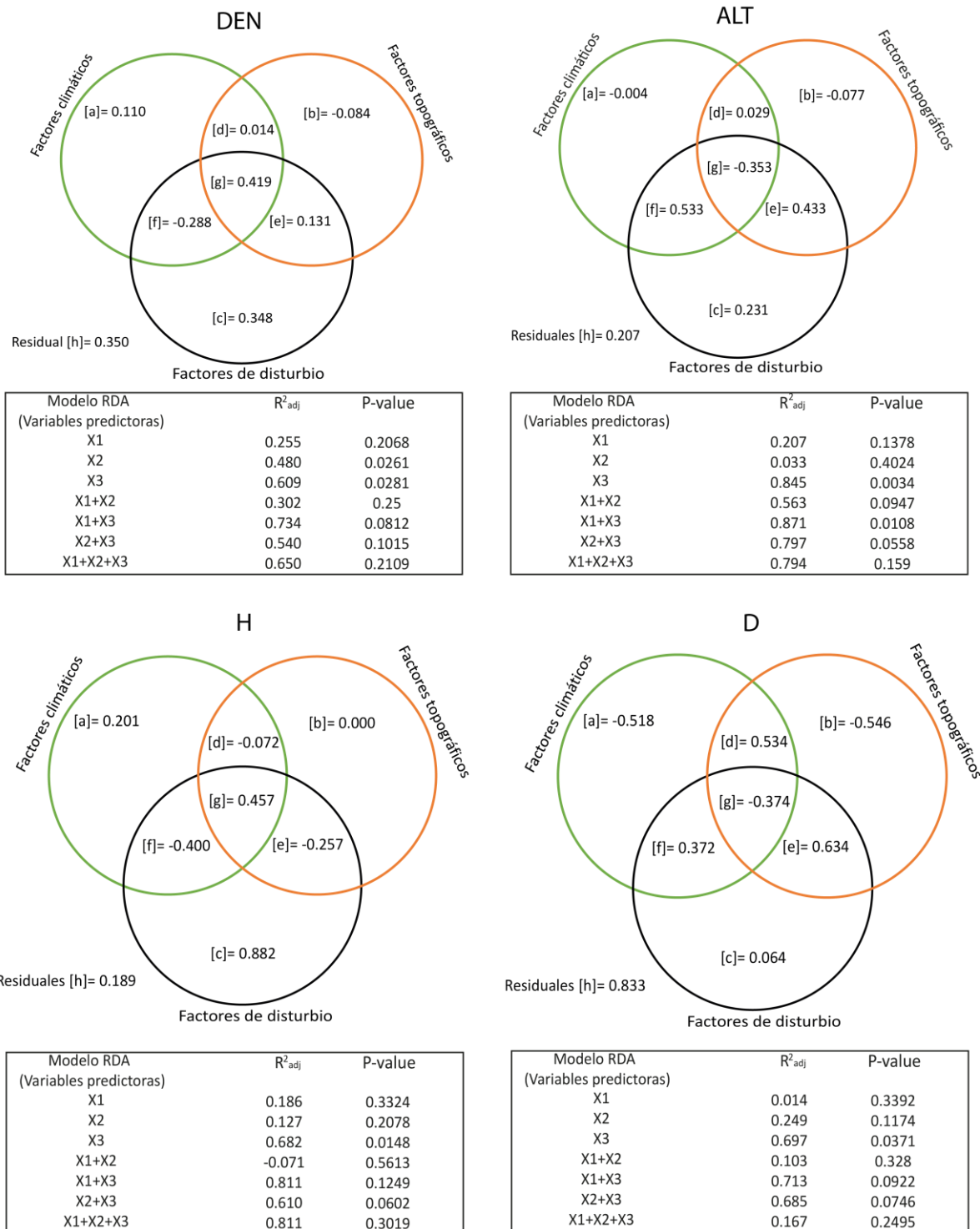


Figura 5. Particiones aditivas canónicas de la densidad de individuos (DEN), altura máxima (ALT), diversidad de Shannon (H) y dominancia de Simpson (D) de las barrancas de la cuenca del río Santiago, México.

*Nota: Los atributos estructurales de la vegetación (DEN, ALT y ARB), la composición de especies y la diversidad específica (S, H' y D) estuvo representada por el vector Y. La matriz X1 fue construida con el subconjunto de variables climáticas (Var. Clim.) donde TEM= temperatura y EVA= evapotranspiración. La matriz X2 correspondió a las variables topográficas (Var. Topo) donde PEN= pendiente y PDD= pedregosidad. Por último, la matriz X3 representó el disturbio humano (Var. Dist.) donde, EXC= excretas; ARC=árboles caídos; TOC= tocones CAU= caminos en uso; CAA= caminos abandonados e INC = evidencia de incendio. La variación total explicada (Total Exp. Var.) Fue representada por la fracción $[a + b + c + d + e + f + g]$, donde $[a + b + c] = Y$ vs. X1, X2 y X3; $[a + d + f + g] = Y$ contra X1; $[b + e + d + g] = Y$ contra X2; $[e + c + f + g] = Y$ contra X3; [a] = variación ambiental pura; [b] = variación topográfica pura; [c] = variación por disturbio humano puro; y [h] = variación inexplicable.

Discusión

Estructura de la vegetación

Los atributos estructurales de densidad de individuos y área basal de las comunidades de plantas leñosas del BTC de las BCRS, no respondieron significativamente al factor altitudinal ni al de exposición de la ladera. Sin embargo, la interacción de los factores (Ex*Zn) sí manifestó diferencias significativas. Las pruebas a *posteriori* mostraron que, para la densidad, sólo en la ZA hubo diferencias significativas entre exposiciones de ladera. El mayor contraste se registró entre las laderas con exposiciones N-NE y las del S-SO, donde la primera mostró mayor densidad. Este resultado se relaciona al hecho de que las laderas orientadas al norte suelen conservar mayor humedad, situación que puede aumentar el establecimiento de ciertas especies, aunado a esto, se registró un disturbio moderado producido por la apertura de caminos en tres de los sitios incluidos en este grupo (N-NE). El disturbio registrado ocasionó que ciertas especies de sucesión secundaria como *Eysenhardtia platycarpa*, *Ipomoea intrapilosa* e *Iresine sp*, se establecieran después del evento de disturbio provocando un aumento de la riqueza y la densidad. Las exposiciones S-SO fueron las que presentaron menor densidad de individuos, lo que puede estar relacionado a que la exposición suroeste es la más seca debido a una mayor irradiación anual y carga de calor (McCune y Keon, 2002). Ha sido demostrado que la insolación está claramente relacionada con el contenido de agua en el suelo durante la estación seca del año (Galicia *et al.*, 1999; Balvanera y Lott, 2002). Aunado a esto, en las exposiciones orientadas al sur se encontró una fuerte actividad ganadera.

Los resultados del presente estudio difieren con otros estudios. Por ejemplo, el BTC de Chamela, Maass *et al.*, (2002) encontraron que la densidad de árboles fue significativamente mayor en las laderas sur con respecto a la ladera norte, mientras que Méndez-Toribio *et al.*, (2016) en Tziritzícuaró, Michoacán, reportan una disminución de la densidad de individuos hacia las partes altas de la ladera orientada al norte, con una tendencia contraria en la ladera sur. Por el contrario, Gallardo-Cruz *et al.*, (2009) han coincidido en apuntar que los atributos estructurales de la vegetación (área basal, altura total y densidad de individuos) se comportaron de una manera homogénea entre norte y sur.

Estos contrastes en los resultados de diferentes estudios reflejan una heterogeneidad alta en las variables que regulan la densidad de individuos de los BTC.

En área basal sólo se obtuvieron diferencias significativas en la interacción de los factores. En la ZA se registró un contraste entre las exposiciones SE y S-SO. La exposición SE se calienta menos al recibir la irradiación solar por las mañanas, mientras que la exposición SO, la recibe en las tardes, tiempo en el que el aire ya ha sido calentado en el transcurso del día. La exposición SE de la ZA registró la mayor área basal, lo que podría explicarse por la abundancia de *Coursetia glandulosa*, de la cual, su principal característica es que presenta múltiples tallos (hasta ocho tallos por individuo), además de que se ha observado que las condiciones topográficas de los sitios del SE favorecen la incidencia de esta especie que tiende a ser dominante en condiciones de pendientes muy pronunciadas y cercanas a los taludes. En contraste, la exposición S-SO, que es la exposición que recibe mayor carga de calor en la mayor parte del año (McCune y Keon, 2002), presentó densidades bajas, y gran incidencia de arbustos.

Para la ZB las exposiciones que mostraron contraste fueron las S-SO, la cual obtuvo los valores más altos en ARB con respecto a las SE y N-NE. En los sitios de S-SO se registraron especies de tallos voluminosos tales como *Stenocereus queretaroensis* y *Pachycereus pecten-aboriginum*. Estas especies crecen preferentemente en las laderas más secas de la BCRS, gracias a sus tallos engrosados capaces de almacenar agua para sobrevivir a la sequía (Nevo, 2001; Zedillo y Cano-Santana, 2011). Por el contrario, la exposición con menos ARB fue SE, donde la mayoría de individuos fueron especies con tallos delgados, por ejemplo, *Brongniartia* sp., *Croton flavescens* y *Vachellia campechiana*, estas especies tan asociadas a sitios con algún grado de disturbio.

En contraste, la ALT sí presentó diferencias estadísticas entre las zonas altitudinales y en la interacción. Estas disimilitudes podrían ser propiciadas por que las especies que crecen en laderas de orientación norte, adquieren portes mayores gracias a la disponibilidad de agua y a la competencia por luz solar. Las especies que abonan a esta discrepancia son *Ceiba aesculifolia*, *Conzattia multiflora*, *Sapium glandulosum*, *Lysiloma divaricatum* y *Cochlospermum vitifolium* (Apéndice 1). En cuanto a nuestros registros, los resultados difieren con lo reportado por Gallardo-Cruz *et al.*, (2009), Maass *et al.*, (2002) y Méndez-

Toribio *et al.*, (2016) para otros bosques secos, donde no encuentran relación entre factores topográficos, altura máxima y el área basal de la vegetación.

Composición y diversidad

En cuanto a la composición florística, en las BCRS la familia con mayor número de géneros, especies e individuos fue Fabaceae (Apéndice 1), hecho que coincide con resultados de estudios realizados en otros bosques tropicales estacionalmente secos de México como el de Chamela, en la costa de Jalisco (Lott *et al.*, 1987), la región de Nizanda, en Oaxaca (Pérez-Gracia *et al.*, 2001 y Gallardo-Cruz *et al.*, 2005), en la Depresión del Balsas en Guerrero y Michoacán (Pineda-García *et al.*, 2007; Méndez-Toribio *et al.*, 2014) en la Depresión Central de Chiapas (Rocha-Loreto *et al.*, 2010) y en Guerrero (Almazán-Núñez *et al.*, 2012).

La revisión de Rzedowski y Calderón (2013), sobre la flora fanerogámica del BTC de México confirma la predominancia de esta familia en este tipo de vegetación. Así mismo, en las BCRS, Burseraceae y Euphorbiaceae ocupan posiciones importantes en lo que concierne al número de especies, lo que coincide con lo documentado en estudios previos (Gentry, 1995; Phillips y Miller, 2002; Gallardo-Cruz *et al.*, 2005; Sousa, 2010; Almazán-Núñez *et al.*, 2012). El género con mayor número de especies registradas para las BRS es el género *Bursera* (Apéndice 1), lo que apoya el argumento de que el occidente de México funge como uno de los principales centros de diversificación de este género (Becerra, 2005; Rzedowski *et al.*, 2005; De Nova *et al.*, 2011; Becerra *et al.*, 2012).

La riqueza de especies (S), el índice de diversidad de Shannon (H') y el índice de dominancia de Simpson (D) no mostraron diferencias significativas entre las dos zonas altitudinales (ZA y ZB). Sin embargo, sí se presentó una relación significativa con la exposición de la ladera y con la interacción de los factores Ex*Zn (Tabla 1). Los valores de riqueza y diversidad de especies en las laderas expuestas al NO fueron más bajos que los de las otras exposiciones, un aspecto que podría explicarse por la dominancia de *Lysiloma divaricatum*. En la BCRS se ha observado que esta especie es favorecida por lugares con pendientes pronunciadas y espacios donde hubo un evento de disturbio fuerte, condiciones

que regularmente se presentan en esta exposición. Las laderas expuestas al N-NE presentaron los valores de riqueza y diversidad más altos, situación que podría deberse a que mantienen mayor humedad en comparación con las exposiciones orientadas al sur (Auslander, 2003; Mazzola *et al.*, 2008; Zedillo y Corona-cano, 2011). El N-NE también se registró disturbio humano moderado y constante. El pastoreo de ganado junto con el fuego inducido y la recolección de leña son considerados los tipos más importantes de alteraciones humanas en el BTC (Murphy y Lugo 1995; Gillespie *et al.*, 2000; Williams-Linera y Lorea, 2009).

Los resultados de la interacción de los factores mostraron una respuesta heterogénea. En la ZA de la cuenca hubo una respuesta de la vegetación leñosa relacionada con las condiciones de disponibilidad de agua, ya que las laderas orientadas al N-NE presentaron mayor riqueza de especies y mayor diversidad de Shannon. Las laderas con exposición norte son más húmedas en comparación con aquellas con orientación sur (Nobel, 1982; González- Hidalgo *et al.*, 1996; del Castillo, 2000; Valverde-Padilla, 2002; Auslander, 2003; Mazzola *et al.*, 2008). En contraste, las laderas con exposición al SE y S-SO presentaron una riqueza y diversidad más bajas, lo que puede estar relacionado con el déficit hídrico al que está expuesta esta ladera y que por ende, son más susceptibles a incendios, aunado a un disturbio antrópico más intenso debido al pastoreo extensivo que se desarrolla en la zona y a la construcción de nuevos caminos, resultados que concuerdan con lo reportado por Méndez-Toribio *et al.*, (2016), donde relacionan la baja diversidad con la incidencia de ganado. Cabe destacar que la actividad ganadera es independiente a la zona altitudinal de la cuenca, ya que se registró disturbio tanto en la ZB como en la ZA. En el caso de la ZB el efecto de la exposición fue contrario al de la ZA, ya que las exposiciones de la ladera orientadas al S-SO y SE, son las que presentaron mayor riqueza y diversidad de especies.

En las exposiciones con mayor riqueza y diversidad se presentaron condiciones que coinciden con la hipótesis de disturbio intermedio, en la cual se propone que la riqueza de especies se incrementa bajo condiciones periódicas de estrés moderado (Connell, 1978; Lubchenco, 1978). En la ZB de la cuenca la exposición S-SO se calienta más por los dos factores en conjunto, la exposición por sí misma y la menor altitud, pero a pesar de ellos

existe una posible disolución el efecto descendente de la exposición sur debida a una mayor humedad de las tierras bajas por su cercanía al mar y a la Presa de Aguamilpa, caso contrario en la ZA que, por el efecto de la altitud, el clima es menos cálido (Apéndice 4)

En cuanto a la composición de especies, los resultados del PERMANOVA indicaron que los factores (zona y exposición de ladera) y la interacción tuvieron efectos significativos. En la ZB *Albizia lebbeck*, *Lonchocarpus cochleatus*, *Sapium glandulosum*, *Piper jaliscanum* y *Comocladia engleriana* fueron exclusivas de las exposiciones orientadas al Norte, mientras que en los sitios orientados al sur las especies exclusivas fueron *Cordia sonorae*, *Erythrina lanata*, *Pilosocereus alensis*, *Euphorbia colletioides* y *Cnidoscolus tepiquensis*.

En la ZB de la cuenca la influencia del BTSC en las laderas expuestas al norte es muy evidente, estas laderas son más húmedas en comparación con aquellas con orientación sur (Nobel, 1982; González-Hidalgo *et al.*, 1996; del Castillo, 2000; Valverde-Padilla, 2002; Auslander, 2003; Mazzola *et al.*, 2008) lo que permite la colonización de especies menos tolerantes a la sequía, y por esta razón esta exposición es la que tiene mayor número de especies exclusivas (28 especies). En la ZA las especies exclusivas de las laderas orientadas al norte fueron *Otatea acuminata*, *Pistacia mexicana*, *Ptelea trifoliata* y *Thouinia villosa*, mientras que para las laderas expuestas al sur las especies exclusivas fueron *Randia capitata*, *Agave angustifolia* y *Cnidoscolus spinosus*. Por otro lado, especies como *Lysiloma divaricatum*, *Bursera copallifera*, *Amphipterygium molle*, *Bursera grandifolia* y *Heliocarpus terebinthinaceus* no mostraron preferencias por alguna exposición de la ladera ni por alguna zona altitudinal. Estos cambios en composición de especies en las BCRS debidos a la variación altitudinal y en la orientación diferencial de sus exposiciones de ladera reflejan una heterogeneidad ambiental significativa y apoyan la hipótesis del presente estudio. El cambio en la elevación, aunado al efecto de la exposición, conducen a cambios en la humedad, temperatura y otros factores que influyen en la variación de las comunidades de plantas (Zhang 2005, 2013; Kikvidze *et al.*, 2006; Vittoz *et al.*, 2010).

Respuesta a las variables ambientales

Las particiones aditivas canónicas mostraron que la fracción que mejor explica la variación en la densidad de individuos son los factores topográficos y de disturbio humano. En contraste, la variación en la altura máxima fue mejor explicadas sólo por las variables climáticas y por el disturbio humano. Se encontró que, en las laderas con más evidencia de disturbio humano, los valores de la altura del dosel y diversidad de especies se reducen, siendo los caminos (CAU y CAA) las variables más importantes. Esto podría deberse a que se facilita más la extracción de postes en las inmediaciones de los caminos, que en las zonas de más difícil acceso. Así mismo, estos caminos son lugares de ramoneo por el paso constante del ganado vacuno, por lo que no dan oportunidad a la regeneración natural. Estos hallazgos concuerdan con lo reportado por Williams-Linera y Lorea (2009), quienes ponen de manifiesto que los senderos juegan un papel clave en la determinación de la estructura y los patrones de diversidad de la vegetación. En BCRS no existe relación directa entre el disturbio antropogénico y la altitud, al tener una condición de cañada, los espacios planos son muy reducidos, por ende, las actividades agropecuarias extensivas se dan tanto en la ZB como en la ZA de la cuenca. La presión constante que ejerce el paso de ganado y las actividades de recolecta de leña y productos silvestres contribuyen a reducir la regeneración natural en ambas zonas altitudinales.

La abundancia y composición están fuertemente influenciadas por la inclinación de la pendiente y la pedregosidad. Especies asociadas a estas condiciones son *Lysiloma divaricatum* y *Coursetia glandulosa*. Las especies *Bursera fagaroides*, *Plumeria rubra*, *Pseudobombax palmeri*, *Lysiloma acapulcensis* y *Ficus petiolaris*, tiene una afinidad muy marcada por las zonas rocosas, mientras que especies como *Guazuma ulmifolia* y las especies del género *Vachellia*, crecen en lugares menos pedregosos y con pendientes moderadas. Otros estudios han demostrado que la inclinación de la pendiente el suelo tiende a ser pobre y puede afectar la capacidad de los árboles para almacenar los recursos necesarios para su desarrollo (Borchert, 1994; Cruz-Gallardo *et al.*, 2009; Méndez-Toribio *et al.*, 2016).

Los resultados del RDA mostraron que las exposiciones orientadas al norte (NO, N-NE), tanto en la ZA como en la ZB, tienen mayor relación con los factores topográficos y

de disturbio. Cabe destacar que el aspecto con mayor relevancia fue la presencia de caminos. Esto confirma que los caminos ejercen presión constante en la vegetación, facilitan acciones como el ramoneo a los costados del camino, la colecta de productos como pitayas, camotes y la tala de árboles para postes.

En general las exposiciones orientadas al sur (SE y S-SO) de la ZB se relacionaron más con los factores de disturbio y climáticos, donde la exposición SE fue la mejor relacionada con la evapotranspiración y nuevamente, con la presencia de caminos. Variables ambientales regionales como precipitación, temperatura, radiación solar, y locales como elevación, pendiente, junto con alteraciones antropogénicas en forma de senderos, ganado, fuego, extracción de madera se han relacionado con cambios espaciales en la diversidad de especies arbóreas en bosques tropicales secos (Bullock *et al.*, 1995; Gentry 1995; Trejo y Dirzo 2002; Segura *et al.*, 2003; Gordon *et al.*, 2004; White y Hood 2004; Balvanera y Aguirre 2006).

CONCLUSIONES

Los resultados de este estudio demostraron que hubo una respuesta diferencial de los atributos de las comunidades de BTC en respuesta a los factores zona altitudinal y exposición de ladera. La estructura física de la comunidad no mostró cambios significativos relacionados con estos factores por sí solos, pero la interacción entre éstos sí mostró un efecto significativo.

La Ex tuvo un efecto significativo en la variación de ARB y la DEN, pero fue dependiente de la zona altitudinal (Ex*Zn). En la ZB se registró una mayor ARB en las laderas orientadas al S-SO, este incremento estuvo generada por especies típicas de BTC con tallos voluminosos, tales como *Gyrocarpus jatrophifolius*. En la ZA la DEN y el ARB obtuvieron valores más bajos en la exposición S-SO, lo cual puede estar relacionado al disturbio natural dado por la mayor irradiación solar en contraste con las exposiciones de afinidad norte.

La Ex tuvo un efecto significativo en la riqueza y diversidad de las comunidades, pero este efecto fue dependiente de la zona altitudinal. En la ZA la riqueza y diversidad fueron mayores en las exposiciones N-NE, lo que apoya la hipótesis de que a mayor humedad (por una menor irradiación anual y menor carga de calor) mayor diversidad en las comunidades forestales. En contraste, en la ZB, las laderas que tuvieron mayor riqueza fueron las expuestas al SE y SO, lo cual puede estar influenciado por varios factores diferentes a la humedad, tales como un disturbio intermedio y una mayor competencia por recursos en zonas cálidas.

La composición y abundancia de especies leñosas varió de acuerdo a los factores zona altitudinal, exposición y su interacción. El número de especies exclusivas para la ZA fue de 28, y para la ZB fue de 61. Las especies exclusivas más abundantes de la ZA fueron *Bursera roseana*, *Iresine hartmanii*, *Fraxinus reflexiflora*, *Thouinia villosa*, *Iresine grandis*, *Euphorbia tanquahuete* y *Opuntia undulata*, y en la ZB fueron *Lonchocarpus cochleatus*, *Cordia sonora*, *Bursera trimera*, *Croton flavescens*, *Annona reticulata*, *Luehea candida* y *Gyrocarpus jatrophifolius*.

En las exposiciones N-NE las especies exclusivas fueron *Lonchocarpus cochleatus*, *Annona reticulata*, *Luehea candida*, *Stemmadenia tomentosa* y *Alvaradoa amorphoides*.

Las especies exclusivas más abundantes para la exposición N-NO fueron *Heliocarpus occidentalis*, *Fraxinus dubia* y *Pouzolzia palmeri*. Las especies exclusivas abundantes para la exposición S-SE fueron *Brongniartia* sp. 1, *Tabebuia rosea*, *Senna* sp., *Ipomoea bracteata*, *Randia capitata* y *Spondias purpurea*. Las especies exclusivas y abundantes para la exposición S-SE fueron *Haematoxylum brasiletto*, *Cnidoscolus tepiquensis*, *Vachellia campechiana*, *Wimmeria mexicana*, *Havardia acatlensis*, *Euphorbia schlechtendalii* y *Acaciella painteri*.

La estructura, composición y abundancia de especies leñosas de las comunidades de BTC de las BCRS estuvieron influenciadas principalmente por las variables topográficas (pendiente de las laderas y la pedregosidad), climáticas (índice de carga de calor y temperatura media anual) y de disturbio (presencia de caminos).

Los resultados del presente estudio sugieren que tanto la exposición de la ladera, como la zona altitudinal juegan un papel fundamental en la variación de los atributos de las comunidades de plantas leñosas de las BCRS, esto aunado al efecto de las variables climáticas, topográficas y de disturbio antropogénico. Los tres conjuntos de variables son importantes en la determinación de los atributos del BTC, pero cada conjunto de variables tiene sus efectos específicos. La estructura y diversidad de la vegetación están claramente relacionadas con la topografía y con el disturbio antropogénico que se manifiesta mediante actividad ganadera y el paso de caminos, mientras que la composición de especies está más relacionada con las variables topográficas y climáticas, donde la temperatura y la pedregosidad fueron las variables más significativas.

LITERATURA CITADA

- Almazán-Núñez, R. C., Arizmendi, M. del C., Eguiarte, L. E. & Corcuera, P. 2012. Changes in composition, diversity and structure of woody plants in successional stages of tropical dry forest in southwest Mexico. *Revista Mexicana de Biodiversidad* 83:1096-1109.
- Anderson M.J., Gorely, R.N., Clarke K.R. 2008. PERMANOVA+ Primer: Guide to Software and Statistical Methods. PRIMER-E Ltd, Plymouth, UK, 214 pp.
- Ashcroft, M.B., & Gollan, J.R. 2013. The sensitivity of topoclimatic models to fine-scale microclimatic variability and the relevance for ecological studies. . doi: 10.1007/s00704-013-0841-0
- Austrheim, G. 2002. Plant diversity patterns in semi-natural grasslands along an elevational gradient in southern Norway. *Plant Ecology* 161: 193–205.
- Balvanera P., Lott E., Segura G., Siebe C., e Islas A. 2002. Patterrns of β -diversity in a Mexican tropical dry forest. *Journal of Vegetation Science* 13: 145- 158.
- Becerra, J. X. 2005. Timing the origin and expansion of the Mexican tropical dry forest. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 102:10919-10923.
- Bennie, J., Huntley, B., Wiltshire, A., Hill, M.O., & Baxter, R. 2008. Slope, aspect and climate: Spatially explicit and implicit models of topographic microclimate in chalk grassland. *Ecological Modelling* 216: 47–59.
- Borchert, R. 1994. Soil and stem water storage determine phenology and distribution of tropical dry forest trees. *Ecology* 75: 1437–1449.
- Bullock S.H., Mooney H.A. & Medina E. 1995. Seasonally dry tropical forest. Cambridge University Press, Cambridge.
- Braak, T., Šmilauer, P. 2003. CANOCO Reference Manual and CanoDraw for Windows User's Guide: Software for Canonical Community Ordination (version 4.5)
- Brown, J.H. 2001. Mammals on mountainsides: Elevational patterns of diversity. *Global Ecology and Biogeography* 10: 101–109.
- Cházaro B., M., 1993. Investigación preliminar sobre el estado de conservación de la

- comunidad biótica (flora y fauna) en la barranca de Huentitán, Jalisco. *Tiempos de Ciencia* 31: 28-40.
- Clarke, K.R., & Warwick, R.M. 2001. A further biodiversity index applicable to species lists: Variation in taxonomic distinctness. *Marine Ecology Progress Series* 216: 265–278.
- Colwell, R., Mao, C., & Chang, J. 2005. Interpolando, extrapolando y comparando las curvas de acumulación de especies basadas en su incidencia. *Sobre Diversidad Biológica: El significado de las diversidades alfa, beta y gamma*. doi: 84–932807–7–1
- Colwell R.K. 2013. EstimateS: statistical estimation of species richness and share species from samples. Version 9.1. University of Connecticut, Storrs, USA.
- Connell, J. H. 1978. Diversity in tropical rainforests and coral reefs. *Science* 199: 1302–1310.
- Dar, J.A., & Sundarapandian, S. 2016. Patterns of plant diversity in seven temperate forest types of Western Himalaya, India. *Journal of Asia-Pacific Biodiversity* 9: 280–292.
- Daws, M.I., Mullins, C.E., Burslem, D.F.R.P., Paton, S.R., & Dalling, J.W. 2002. Topographic position affects the water regime in a semideciduous tropical forest in Panama. *Plant and Soil* 238: 79–90.
- De-Nova, J. A., Medina, R., Montero J. C., Weeks, A., Rosell, J. A., Olson, M. E., Eguiarte L. E. & Magallón, S. 2012. Insights into the historical construction of species-rich Mesoamerican seasonally dry tropical forests: the diversification of *Bursera* (Burseraceae, Sapindales). *New Phytologist* 193:276-287.
- Dyer, J.M. 2009. Assessing topographic patterns in moisture use and stress using a water balance approach. *Landscape Ecology* 24: 391–403.
- Frías-Castro A., Castro-Castro A., González-Gallegos J.G., Suárez-Muro E.A. y Rendón-Sandoval F.J. 2013. Flora vascular y vegetación del cerro El Tepopote, Jalisco, México. *Botanical Sciences* 91: 53–74.
- Galicia, L., López-Blanco J., Zarco-Arista, A. E., Filips, V. & García-Oliva, F. 1999. The relationship between solar radiation interception and soil water content in a tropical deciduous forest in Mexico. *Catena* 36: 153–164.

- Gallardo-Cruz, J. A., Meave, J. A. & Pérez-García, E. A. 2005. Estructura, composición y diversidad de la selva baja caducifolia del Cerro Verde, Nizanda (Oaxaca), México. *Boletín de la Sociedad Botánica de México* 76:19-35.
- Gallardo-Cruz, J.A., Perez-García, E.A. & Meave, J.A. 2009. b-Diversity and vegetation structure as influenced by slope aspect and altitude in a seasonally dry tropical landscape. *Landscape Ecology* 24: 473–482.
- Gentry A.H. 1982. Patterns of Neotropical plant species diversity. *Evolutionary Biology* 15: 1–54.
- Gentry A.H. 1988. Changes in plant community diversity and floristic composition on environmental and geographical gradients. *Annals of the Missouri Botanical Garden* 75: 1–34.
- Gentry A.H. 1995. Diversity and floristic composition of neotropical dry forests. In: Bullock S.H., Mooney H.A. and Medina E. (eds), *Seasonally Dry Tropical Forests*. Cambridge University Press, Cambridge, UK, pp. 146–194.
- Gillespie, T.W., Grijalva, A., & Farris, C.N. 2000. Diversity, composition, and structure of tropical dry forests in Central America. *Plant Ecology* 147: 37–47.
- Guerrero A., S., 1994. Estudio florístico preliminar de las barrancas aledañas a la zona metropolitana de Guadalajara, Jalisco. Tesis de Licenciatura. Fac. de Ciencias Biológicas. Universidad de Guadalajara. Guadalajara, Jalisco. 76 pp.
- Guitérrez, E., & Trejo, I. 2014. Efecto del cambio climático en la distribución potencial de cinco especies arbóreas de bosque templado en México. *Revista Mexicana de Biodiversidad* 85: 179–188.
- Granados S., D. & Tapia, R.1990. Comunidades vegetales. Primera edición. Universidad Autónoma Chapingo. Chapingo, México.
- Harker-Shumway M.F. 2002. La familia Compositae (Asteraceae) en la barranca del río Santiago, municipios de Guadalajara, Jalisco, México: Un modelo para la conservación. Tesis de Maestría, Centro Universitario de Ciencias Biológicas y Agropecuarias, Universidad de Guadalajara, México, Jalisco. 166 pp.
- Hijmans, R., Cameron , S.E., Parra, J.L., Jones, P.G. & Jarvis, A. 2005. Very high resolution interpolated climate surfaces for global land areas. *International Journal of*

Climatology 25:1965-1978.

- Holland, P.G., & Steyn, D.G. 1975. Vegetational Responses to Latitudinal Variations in Slope Angle and Aspect. *Journal of Biogeography* 2: 179.
- Janzen, D.H. 1988. Tropical dry forests: The most endangered major tropical ecosystem. In: Wilson, E.O. (ed.) Biodiversity, pp. 130-137. Natural Academy Press, Washington, DC, US.
- Kalacska, M., Sanchez-Azofeifa, G.A., Calvo-Alvarado, J.C., Quesada, M., Rivard, B., & Janzen, D.H. 2004. Species composition, similarity and diversity in three successional stages of a seasonally dry tropical forest. *Forest Ecology and Management* 200: 227–247.
- Kikvidze Z, Khetsuriani L, Kikodze D, Callaway RM. 2006. Seasonal shifts in competition and facilitation in subalpine plant communities of the central Caucasus. *Journal of Vegetation Science* 17:77–82.
- Körner, C. 2003. Limitation and stress – always or never? *Journal Vegetation Science*. 14: 141-143.
- Körner, C. 2007. The use of “altitude” in ecological research. *Trends in Ecology and Evolution* 22: 569–574.
- Legendre P., Legendre L. 1998. Numerical ecology. Elsevier, Amsterdam.
- Legendre, P. and L. Legendre. 2012. Numerical ecology, 3rd English edition. Elsevier Science BV, Amsterdam.
- Letcher, S.G., Lasky, J.R., Chazdon, R.L., Norden, N., Wright, S.J., Meave, J.A., Pérez-García, E.A., Muñoz, R., Romero-Pérez, E., Andrade, A., Andrade, J.L., Balvanera, P., Becknell, J.M., Bentos, T. V., Bhaskar, R., Bongers, F., Boukili, V., Brancalion, P.H.S., César, R.G., Clark, D.A., Clark, D.B., Craven, D., Defrancesco, A., Dupuy, J.M., Finegan, B., González-Jiménez, E., Hall, J.S., Harms, K.E., Hernández-Stefanoni, J.L., Hietz, P., Kennard, D., Killeen, T.J., Laurance, S.G., Lebrija-Trejos, E.E., Lohbeck, M., Martínez-Ramos, M., Massoca, P.E.S., Mesquita, R.C.G., Mora, F., Muscarella, R., Paz, H., Pineda-García, F., Powers, J.S., Quesada-Monge, R., Rodrigues, R.R., Sandor, M.E., Sanaphre-Villanueva, L., Schüller, E., Swenson, N.G., Tauro, A., Uriarte, M., Van Breugel, M., Vargas-Ramírez, O., Viani, R.A.G., Wendt,

- A.L., & Williamson, G.B. 2015. Environmental gradients and the evolution of successional habitat specialization: A test case with 14 Neotropical forest sites. *Journal of Ecology* 103: 1276–1290.
- Lomolino, M. V. 2001. Elevation gradients of species-density: Historical and prospective views. *Global Ecology and Biogeography* 10: 3–13.
- Lott, E. J., Bullock, S. H., & Solís-Magallanes, A. 1987. Floristic diversity and structure of Upland and Arroyo forests of coastal Jalisco. *Biotropica* 19: 228–235.
- Lott, E. J. & Atkinson, T. H. 2006. Mexican and Central American seasonally dry tropical forests: Chamela-Cuixmala, Jalisco, as a focal point for comparison. In Plant diversity, biogeography, and conservation, R. T. Pennington, G. P. Lewis y J. A. Ratters (eds.). Taylor and Francis, Boca Raton. p. 315-342.
- Lubchenco, J. 1978. Plant species diversity in a marine intertidal community: importance of herbivore food preference and algal competitive ability. *American Naturalist* 112: 23-39
- Martínez-Yrizar, A., Búrquez, A., Maass, M., Robichaux, R. & Yetman, D. 2000. Structure and functioning of tropical deciduous forest in western Mexico. In The tropical deciduous forest of Alamos. Biodiversity of a threatened ecosystem in Mexico, R. H. Robichaux y D. A. Yetmans (eds.). University of Arizona, Tucson. p. 19-35.
- Maass, J. M., V. Jaramillo, A. Martínez-Yrizar, F. García-Oliva, J. A. Pérez-Jimenez, And J. Sarukhán. 2002. Aspectos funcionales del ecosistema de selva baja caducifolia en Chamela, Jalisco. In F. A. Noguera, J. H. Vega Rivera, A. N. García Aldrete, and M. Quesada Avendaño (Eds.). Historia Natural de Chamela, pp. 525–542. Instituto de Biología, UNAM, México, D.F.
- McCune, B., & Keon, D. 2002. Equations for potential annual direct incident radiation and heat load. *Journal of Vegetation Science* 13: 603–606.
- Méndez-Toribio, M., Meave, J. A., Zermeño-Hernandez, I. & Ibarra-Manríquez, G.. 2016. Effect of slope aspect and topographic position in environmental variables, disturbance and tree community attributes in the seasonal tropical dry forest. *Journal of Vegetation Science* 27: 1094–103.
- Méndez-Toribio, M., Martínez-Cruz, J., Cortes-Flores, J., Rendón-Sandoval, F.J. & Ibarra-

- Manriquez, G. 2014. Composicion, estructura y diversidad de la comunidad arborea del bosque tropical caducifolio en Tziritzícuaru, Depresion del Balsas, Michoacán, México. *Revista Mexicana de Biodiversidad* 85: 1117–1128.
- Murphy, P., & Lugo, A. E. 1986. Ecology of tropical dry forest. *Annual Review of Ecology and Systematics* 17: 67-88.
- Murphy P.G. y Lugo A.E. 1995. Dry forest of Central American and the Caribbean. En: Bullock S.H., Mooney H.A. y Medina E. Eds. *Seasonally Dry Tropical Forests*, pp. 9-34, Cambridge University Press, Cambridge.
- Ochoa-Gaona S. 2007. Una perspectiva del paisaje en el manejo del corredor biológico mesoamericano. En: Harvey, C.A. y Sáenz J.C. Eds. *Evaluación y conservación de biodiversidad en paisajes fragmentados de Mesoamérica*, pp. 31–46, Instituto Nacional de Biodiversidad, Santo Domingo de Heredia, Costa Rica.
- Oldfather, M.F., Britton, M.N., Papper, P.D., Koontz, M.J., Halbur, M.M., Dodge, C., Flint, A.L., Flint, L.E., & Ackerly, D.D. 2016. Effects of topoclimatic complexity on the composition of woody plant communities. *AoB Plants* 8: plw049.
- Ornelas U., R., 1987. “Guía de la excursión a San Cristobal de la Barranca, Jalisco”. En: *Guías de excursiones botánicas en México. VIII. Sociedad Botánica de México* pp.
- Pausas, J.G. 1994. Species richness patterns in the understorey of Pyrenean *Pinus sylvestris* forest. *Journal of Vegetation Science* 5: 517–524.
- Pérez-García, E.A., Meave J. & Gallardo C. 2001. Vegetación y flora de la región de Nizanda, Istmo de Tehuantepec, Oaxaca, México. *Acta Botanica Mexicana* 56:19-88.
- Phillips, O. & Miller, J. S.. 2002. Global patterns of plant diversity: Alwyn H. Gentry’s forest transect data set. *Monographs in Systematic Botany from the Missouri Botanical Garden* 89:1-319.
- Pineda-García, F., Arredondo-Amezcu, L. & 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.
- Podani J. 2000. *Introduction to the Exploration of Multivariate Biological Data*. Leiden, The Netherlands: Backhuys.
- Powers, J.S., Becknell, J.M., Irving, J., & Pérez-Aviles, D. 2009. Diversity and structure of

- regenerating tropical dry forests in Costa Rica: *Geographic patterns and environmental drivers*. *Forest Ecology and Management* 258: 959–970.
- Ramirez-Díaz, C.J. 2016. Estudio florístico del bosque tropical caducifolio de la subcuenca Cuixtla, Jalisco-Zacatecas, México. (tesis de grado). Universidad de Guadalajara, Jalisco, México.
- Rocha-Loredo, A. G., Ramírez-Marcial, N. & González-Espinosa, M.. 2010. Riqueza y diversidad de árboles del bosque tropical caducifolio en la Depresión Central de Chiapas. *Boletín de la Sociedad Botánica de México* 87: 89-113.
- Rossotti, A., Ferrari, L., López-Martínez, M., & Rosas-Elguera, J. 2002. Geology of the boundary between the Sierra Madre Occidental and the Trans-Mexican Volcanic Belt in the Guadalajara region, western Mexico. *Revista Mexicana de Ciencias Geológicas* 19: 1–15.
- Rzedowski J. 1978. Vegetación de México. Ed. Limusa, Mexico.
- Rzedowski, J. 1991. Diversidad y orígenes de la flora fanerogámica de México. *Acta Botanica Mexicana* 14: 3–21.
- Rzedowski, J. y G. Calderón-de Rzedowski. 2013. Datos para la apreciación de la flora fanerogámica del bosque tropical caducifolio de México. *Acta Botanica Mexicana* 102:1-23.
- Rzedowski, J., Medina-Lemos, R. & Calderón- de Rzedowski, G. 2005. Inventario del conocimiento taxonómico, así como de la diversidad y del endemismo regionales de las especies mexicanas de *Bursera* (Burseraceae). *Acta Botanica Mexicana* 70:85-111.
- Sahagún-Godínez E., Macías-Rodríguez M.Á., Carrillo-Reyes P., Larrañaga-González N. & Vázquez-García J.A. 2014. Guía de campo de los árboles tropicales de la Barranca del Río Santiago en Jalisco, México. Universidad Autónoma de Guadalajara/Universidad de Guadalajara/Consejo Estatal de Ciencia y Tecnología, México, Jalisco.
- Segura, G., Balvanera, P., Duran, E. & Perez, A. 2003. Tree community structure and stem mortality along a water availability gradient in a Mexican tropical dry forest. *Plant Ecology* 169: 259–271.

- Sidari, M., Ronzello, G., Vecchio, G., & Muscolo, A. 2008. Influence of slope aspects on soil chemical and biochemical properties in a *Pinus laricio* forest ecosystem of Aspromonte (Southern Italy). *European Journal of Soil Biology* 44: 364–372.
- Sousa, M. 2010. Centros de endemismo: las leguminosas. In *Diversidad, amenazas y áreas prioritarias para la conservación de las selvas secas del Pacífico de México*, G. Ceballos, L. Martínez, A. García, E. Espinoza, J. Bezaury y R. Dirzo (eds.). Fondo de Cultura Económica, México, D. F. p. 77-91.
- Stevens, G.C. 1992. The Elevational Gradient in Altitudinal Range: An Extension of Rapoport's Latitudinal Rule to Altitude. *The American Naturalist* 140: 893–911.
- Trejo I. 1998. Distribución y diversidad de selvas bajas de México: relaciones con el clima y el suelo, Ph.D. Thesis, Facultad de Ciencias, UNAM, Mexico, DF.
- Trejo, I. 2000. Deforestation of seasonally dry tropical forest a national and local analysis in Mexico. *Biological Conservation* 94: 133–142.
- Trejo, I. & Dirzo, R. 2002. Floristic diversity of Mexican seasonally dry tropical forests. *Biodiversity and Conservation* 11: 2063-2084.
- Trejo, I. 2005. Análisis de la diversidad de la Selva Baja Caducifolia en México. *Sobre la diversidad biológica: el significado de las diversidades alfa, beta y gama* 111–122.
- Trejo, I. 2010. Las selvas secas del Pacífico Mexicano. En G. Ceballos Dirzo, L. Martínez, A. García, E. Espinoza, J. Bezaury y R. Dirzo, *Diversidad, amenazas y áreas prioritarias para la conservación de las selvas secas del Pacífico de México* (1a ed., pp. 41-51). Ciudad de México, México: Fondo de cultura económica-Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad.
- USGS EROS. 2018. HYDRO1K Archive - Digital Elevation - HYDRO1K Digital Object Identifier (DOI) number: <https://doi.org/10.5066/F77P8WN0>.
- Vittoz P, Bayfield N, Brooker R, Elston DA, Duff EI, Theurillat J-P, Guisan A. 2010. Reproducibility of species lists, visual cover estimates and frequency methods for recording high-mountain vegetation. *Journal of Vegetation Science* 21:1035–1047.
- Werneck, M.D.S. Sobral, M.E.G. Rocha, C.T.V.; Landau, E.C. & Stehmann, J.R. 2011. Distribution and Endemism of Angiosperms in the Atlantic Forest. *Natureza & Conservação* 9: 188-193.

- Williams-Linera, G. & Lorea, F. 2009. Tree species diversity driven by environmental and anthropogenic factors in tropical dry forest fragments of central Veracruz, Mexico. *Biodiversity and Conservation* 18: 3269–3293
- White, D.A., Hood, C.S., & Harcombe, P. 2004. Vegetation patterns and environmental gradients in tropical dry forests of the northern Yucatan Peninsula. *Journal of Vegetation Science* 15: 151–161.
- Woodward, F.I., Lomas, M.R., & Kelly, C.K. 2004. Global climate and the distribution of plant biomes. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences* 359: 1465–1476.
- Zepeda, C. & Velázquez, E. 1999. El bosque tropical caducifolio de la vertiente sur de la Sierra de Nanchititla, Estado de México; la composición y la afinidad geográfica de su flora. *Acta Botánica Mexicana*, 46, 29-55.
- Zhang J-T. 2005. Succession analysis of plant communities in abandoned croplands in the Eastern Loess Plateau of China. *Journal of Arid Environments* 63(2): 458–474.
- Zhang, J. T., Xu, B., & Li, M. 2013. Vegetation Patterns and Species Diversity Along Elevational and Disturbance Gradients in the Baihua Mountain Reserve, Beijing, China. *Mountain Research and Development* 33: 170–178.

Apéndice 1.- Listado florístico de especies leñosas de las barrancas de la cuenca del Río Santiago registradas en 20 sitios de 0.1 ha. Se muestra la riqueza de especies por familia, abundancia por especie (ABUN), área basal por especie (ARB) y altura total promedio por especie (ALT). Los números en negritas representan valores altos.

Especie	ABUN	ARB (m²/0.01 ha)	ALT(m)
AMARANTHACEAE			
<i>Iresine hartmanii</i> Uline	37	0.05	3.63
<i>Iresine grandis</i> Standl.	21	0.07	3.83
<i>Iresine pringlei</i> S. Watson	4	0.01	3.58
<i>Alternanthera pycnantha</i> (Benth.) Standl.	1	0	4
ANACARDIACEAE			
<i>Amphipterygium molle</i> (Hemsl.) Hemsl. & Rose	71	2.9	7.3
<i>Amphipterygium adstringens</i> (Schltdl.) Standl.	4	2.06	8.63
<i>Comocladia engleriana</i> Loes.	4	0.06	4.13
<i>Pistacia mexicana</i> Kunth	4	3.58	7.13
<i>Spondias purpurea</i> L.	3	0.08	6.9
<i>Rhus barclayi</i> (Hemsl.) Standl.	1	0	4.2
ANNONACEAE			
<i>Annona longiflora</i> S. Watson	50	0.68	4.21
<i>Annona reticulata</i> L.	34	1.05	8.39
APOCYNACEAE			
<i>Plumeria rubra</i> L.	37	0.56	4.66
<i>Stemmadenia tomentosa</i> Greenm	28	0.11	4.92
<i>Cascabela ovata</i> (Cav.) Lippold	20	0.2	5
<i>Marsdenia mexicana</i> Decne.	4	0.01	4.25
ASPARAGACEAE			
<i>Agave angustifolia</i> Haw.	2	0.06	2
ASTERACEAE			
<i>Viguiera quinqueradiata</i> (Cav.) A. Gray ex S. Watson	31	0.37	4.56
<i>Verbesina fastigiata</i> B.L. Rob. & Greenm.	2	0.01	3.63
BIGNONIACEAE			
<i>Tecoma stans</i> (L.) Juss. ex Kunth	41	0.14	2.95
<i>Tabebuia rosea</i> (Bertol.) DC.	14	0.08	4.41
<i>Tabebuia chrysantha</i> (Jacq.) G. Nicholson	9	0.16	5.89
<i>Godmania aesculifolia</i> (Kunth) Standl.	4	0.06	5.49
<i>Amphilophium paniculatum</i> (L.) Kunth	2	0.04	5
<i>Jacaranda mimosifolia</i> D. Don	1	0.04	10
BIXACEAE			
<i>Cochlospermum vitifolium</i> (Willd.) Spreng.	3	0.15	8.83

Especie	ABUN	ARB (m²/0.01 ha)	ALT(m)
BORAGINACEAE			
<i>Cordia sonorae</i> Rose	55	0.55	5.82
BURSERACEAE			
<i>Bursera penicillata</i> (DC.) Engl.	148	4.53	5.58
<i>Bursera copallifera</i> (DC.) Bullock	116	3.03	5.44
<i>Bursera grandifolia</i> (Schltdl.) Engl.	94	1.04	4.66
<i>Bursera fagaroides</i> (Kunth) Engl.	90	1.38	4.23
<i>Bursera roseana</i> Rzed., Calderón & Medina	84	2.26	5.96
<i>Bursera bipinnata</i> (DC.) Engl.	56	0.97	4.78
<i>Bursera trimera</i> Bullock	53	0.84	3.73
<i>Bursera kerberi</i> Engl.	16	0.43	6.31
<i>Bursera multijuga</i> Engl.	16	0.44	4.45
<i>Bursera arborea</i> (Rose) L. Riley	15	0.95	7.2
<i>Bursera schlechtendalii</i> Engl.	15	0.17	3.36
<i>Bursera excelsa</i> (Kunth) Engl.	2	0	3.75
CACTACEAE			
<i>Stenocereus queretaroensis</i> (F.A.C. Weber ex Mathes) Buxb.	116	7.84	5.92
<i>Pachycereus pecten-aboriginum</i> (Engelm. ex S. Watson) Britton & Rose	36	1.44	5
<i>Opuntia fuliginosa</i> Griffiths	24	0.86	4.44
<i>Opuntia undulata</i> Griffiths	10	0.11	2.9
<i>Pilosocereus alensis</i> (F.A.C. Weber) Byles & G.D. Rowley	7	0.07	2
<i>Hylocereus</i> sp.	6	0.02	2.55
<i>Isolatocereus dumortieri</i> (Scheidw.) Backeb.	6	0.26	4.63
<i>Opuntia auberi</i> Pfeiff.	2	0	3.5
CANNABACEAE			
<i>Celtis caudata</i> Planch.	9	0.11	6.08
<i>Celtis iguanaea</i> (Jacq.) Sarg.	1	0	2.5
CAPPARACEAE			
<i>Quadrella asperifolia</i> (C. Presl) Iltis & Cornejo	3	0.03	4.5
CELASTRACEAE			
<i>Wimmeria mexicana</i> (DC.) Lundell	16	0.12	4.51
COMBRETACEAE			
<i>Combretum farinosum</i> Kunth	7	0.02	7.86
CONVOLVULACEAE			
<i>Ipomoea intrapilosa</i> Rose	73	2.7	5.26
<i>Ipomoea bracteata</i> Cav.	4	0.01	7
<i>Ipomoea</i> sp.	2	0	9

Especie	ABUN	ARB (m²/0.01 ha)	ALT(m)
ERYTHROXYLACEAE			
<i>Erythroxylum mexicanum</i> Kunth	28	0.15	4.52
EUPHORBIACEAE			
<i>Acalypha</i> sp.	1	0	3
<i>Manihot caudata</i> Greenm.	61	2.4	5.58
<i>Euphorbia tanquahuete</i> Sessé & Moc.	59	0.72	4.47
<i>Euphorbia schlechtendalii</i> Boiss.	65	1.26	5.33
<i>Euphorbia colletioides</i> Benth.	2	0	2.2
<i>Croton flavescens</i> Greenm.	47	0.07	3.21
<i>Jatropha cordata</i> (Ortega) Müll. Arg.	39	0.21	3.27
<i>Manihot aesculifolia</i> (Kunth) Pohl	17	1.33	7.08
<i>Cnidoscolus tepiquensis</i> (Costantin & Gallaud) McVaugh	16	0.51	4.48
<i>Croton alamosanus</i> Rose	16	0.02	2.83
<i>Cnidoscolus spinosus</i> Lundell	5	0.02	3.36
<i>Sapium glandulosum</i> (L.) Morong	4	0.12	9.58
FABACEAE			
<i>Lysiloma divaricatum</i> (Jacq.) J.F. Macbr.	580	10.43	6.54
<i>Coursetia glandulosa</i> A. Gray	211	2.36	4.93
<i>Lonchocarpus cochleatus</i> Pittier	79	0.87	7.51
<i>Vachellia campechiana</i> (Mill.) Seigler & Ebinger	56	0.56	6.26
<i>Conzattia multiflora</i> (B.L. Rob.) Standl.	59	1.85	7.71
<i>Haematoxylum brasiletto</i> H. Karst.	55	1.85	5.45
<i>Brongniartia nudiflora</i> S. Watson	52	0.15	3.66
<i>Bauhinia pringlei</i> S. Watson	43	0.25	4.88
<i>Havardia acatlensis</i> (Benth.) Britton & Rose	31	0.23	4.63
<i>Brongniartia</i> sp. 1	29	0.19	5.57
<i>Lysiloma acapulcense</i> (Kunth) Benth.	24	1.58	8.52
<i>Senegalia picachensis</i> (Brandege) Britton & Rose	18	0.08	5.21
<i>Zapoteca formosa</i> (Kunth) H.M. Hern.	18	0.25	4.64
<i>Leucaena esculenta</i> (DC.) Benth.	15	0.9	7.8
<i>Vachellia farnesiana</i> (L.) Wight & Arn.	15	0.07	4.62
<i>Vachellia pennatula</i> (Schltdl. & Cham.) Seigler & Ebinger	14	0.26	4.94
<i>Acaciella painteri</i> Britton & Rose	13	0.04	4.2
<i>Platymiscium trifoliolatum</i> Benth.	12	0.07	6.05
<i>Senna</i> sp.	8	0.08	6.29
<i>Erythrina flabelliformis</i> Kearney	6	0.02	3.5
<i>Albizia lebbek</i> (L.) Benth.	5	0.04	7.1

Especie	ABUN	ARB (m²/0.01 ha)	ALT(m)
<i>Bauhinia unguolata</i> L.	5	0.01	4.23
<i>Brongniartia</i> sp. 2	5	0.02	5
<i>Eysenhardtia platycarpa</i> Pennell & Saff.	5	0.03	6.9
<i>Lonchocarpus</i> sp. 2	4	0.05	7.5
<i>Gliricidia sepium</i> (Jacq.) Kunth ex Walp.	3	0.01	4.75
<i>Enterolobium cyclocarpum</i> (Jacq.) Griseb.	2	0	5.5
<i>Erythrina lanata</i> Rose	2	0.11	7
<i>Lonchocarpus</i> sp. 1	1	0.07	11
HERNANDIACEAE			
<i>Gyrocarpus jatrophifolius</i> Domin	31	0.44	5.73
LAMIACEAE			
<i>Vitex pyramidata</i> B.L. Rob. ex Pringle	4	0.81	9.25
<i>Vitex mollis</i> Kunth	2	0.01	4.5
MALPIGHIACEAE			
<i>Bunchosia palmeri</i> S. Watson	17	0.08	3.74
<i>Malpighia mexicana</i> A. Juss.	14	0.04	4.53
<i>Heteropterys brachiata</i> (L.) DC.	10	0.03	4.58
MALVACEAE			
<i>Heliocarpus terebinthinaceus</i> (DC.) Hochr.	138	2.28	5.3
<i>Heliocarpus occidentalis</i> Rose	93	1.25	5.74
<i>Ceiba aesculifolia</i> (Kunth) Britten & Baker f.	53	2.04	6.9
<i>Pseudobombax palmeri</i> (S. Watson) Dugand	43	4.34	5.68
<i>Guazuma ulmifolia</i> Lam.	39	1.57	5.96
<i>Luehea candida</i> (DC.) Mart.	33	0.9	5.55
MELIACEAE			
<i>Trichilia americana</i> (Sessé & Moc.) T.D. Penn.	4	0.04	6.63
MORACEAE			
<i>Ficus petiolaris</i> Kunth	2	0.74	7.75
<i>Ficus pringlei</i> S. Watson	1	0.05	3
<i>Ficus</i> sp.	1	0	4
MYRSINACEAE			
<i>Psidium guajava</i> L.	5	0.01	2.66
<i>Eugenia capuli</i> (Schltdl. & Cham.) Hook. & Arn.	1	0.01	6.5
OLEACEAE			
<i>Fraxinus reflexiflora</i> Lundel	35	0.35	5.3
<i>Forestiera phillyreoides</i> (Benth.) Torr.	32	0.51	4.4
<i>Fraxinus dubia</i> (Willd. ex Schult. & Schult. f.) P.S. Green &	10	0.24	4.09

Especie	ABUN	ARB (m²/0.01 ha)	ALT(m)
M. Nee			
<i>Fraxinus</i> sp.	1	0.01	5
<i>Fraxinus uhdei</i> (Wenz.) Lingelsh.	1	0	3.5
OPILIACEAE			
<i>Agonandra racemosa</i> (DC.) Standl.	14	0.08	4.59
PICRAMNIACEAE			
<i>Alvaradoa amorphoides</i> Liebm.	22	0.28	5.09
PIPERACEAE			
<i>Piper jaliscanum</i> S. Watson	1	0	2
<i>Piper aduncum</i> L.	1	0.01	11.5
POACEAE			
<i>Oatea acuminata</i> (Munro) C.E. Calderón & Soderstr.	4	0.01	4.5
RHAMNACEAE			
<i>Karwinskia humboldtiana</i> (Schult.) Zucc.	5	0.07	5.12
<i>Karwinskia latifolia</i> Standl.	2	0.02	5.5
<i>Gouania rosei</i> Wiggins	1	0	3
RUBIACEAE			
<i>Hintonia latiflora</i> (DC.) Bullock	40	0.64	5.01
<i>Randia armata</i> (Sw.) DC.	15	0.28	3.95
<i>Hamelia versicolor</i> A. Gray	8	0.08	2.8
<i>Randia laevigata</i> Standl.	6	0.02	2.82
<i>Randia capitata</i> DC.	3	0.01	3.31
RUTACEAE			
<i>Zanthoxylum</i> sp. 1	64	0.28	4.78
<i>Zanthoxylum arborescens</i> Rose	4	0.01	3.13
<i>Zanthoxylum fagara</i> (L.) Sarg.	2	0	3.85
<i>Zanthoxylum</i> sp. 2	2	0.07	4.98
<i>Casimiroa edulis</i> La Llave	1	0	3.5
<i>Ptelea trifoliata</i> L.	3	0.01	4.9
SALICACEAE			
<i>Casearia corymbosa</i> Kunth	30	0.12	5.3
<i>Xylosma flexuosa</i> (Kunth) Hemsl.	5	0.03	5.48
SAPINDACEAE			
<i>Thouinia acuminata</i> S. Watson	55	1.36	6.32
<i>Thouinia villosa</i> DC.	22	0.32	5.18
<i>Serjania triquetra</i> Radlk.	12	0.02	4.42
<i>Serjania brachycarpa</i> A. Gray ex Radlk.	5	0.01	5.65
SAPOTACEAE			

Especie	ABUN	ARB (m²/0.01 ha)	ALT(m)
<i>Sideroxylon capiri</i> (A. DC.) Pittier	2	0.02	6.25
SOLANACEAE			
<i>Nicotiana glauca</i> Graham	1	0.01	4
URTICACEAE			
<i>Pouzolzia guatemalana</i> (Blume) Wedd.	5	0.01	2.78
<i>Pouzolzia palmeri</i> S. Watson	4	0	2.99
<i>Urera pacifica</i> V.W. Steinm.	4	0.03	4.69
VERBENACEAE			
<i>Lippia umbellata</i> Cav.	8	0.08	3.89
<i>Lantana camara</i> L.	1	0	4

Apéndice 2.- Resultados del análisis de similitud (SIMPER) entre las zonas baja y alta de las barrancas de la cuenca del Río Santiago. ZB = zona baja; ZA, = zona alta; AP = abundancia promedio; %CD = porcentaje de contribución a la disimilitud; %CDA = contribución acumulada a la disimilitud; Dis. Prom = disimilitud promedio.

	AP	AP	%CD	%CDA
Dis. Prom. = 88.01%	ZB	ZA		
<i>Stenocereus queretaroensis</i>	0.37	0.37	2.58	21.37
<i>Bursera grandifolia</i>	0.5	0.15	2.45	23.82
<i>Bursera fagaroides</i>	0.01	0.53	2.17	25.99
<i>Heliocarpus occidentalis</i>	0.39	0.16	2.15	28.13
<i>Bursera roseana</i>	0	0.47	2.08	30.22
<i>Amphipterygium molle</i>	0.17	0.37	2.07	32.28
<i>Ipomoea intrapilosa</i>	0.07	0.44	2.06	34.34
<i>Eysenhardtia platycarpa</i>	0	0.4	1.71	36.05
<i>Haematoxylum brasiletto</i>	0.38	0	1.68	37.73
<i>Vachellia campechiana</i>	0.34	0	1.62	39.35
<i>Bursera bipinnata</i>	0.2	0.23	1.59	40.94
<i>Ceiba aesculifolia</i>	0.13	0.3	1.55	42.49
<i>Conzattia multiflora</i>	0.28	0.11	1.51	44.01
<i>Brongniartia nudiflora</i>	0.18	0.19	1.49	45.5
<i>Pseudobombax palmeri</i>	0.2	0.15	1.39	46.89
<i>Bauhinia pringlei</i>	0.16	0.18	1.35	48.24
<i>Annona longiflora</i>	0	0.31	1.31	49.55
<i>Cordia sonora</i>	0.31	0	1.3	50.85
<i>Hintonia latiflora</i>	0.18	0.15	1.3	52.15
<i>Thouinia acuminata</i>	0.05	0.23	1.26	53.4
<i>Plumeria rubra</i>	0.21	0.11	1.21	54.61
<i>Lonchocarpus cochleatus</i>	0.29	0	1.2	55.81
<i>Viguiera quinqueradiata</i>	0.01	0.26	1.2	57.01
<i>Zanthoxylum sp 1</i>	0.06	0.24	1.15	58.16
<i>Euphorbia schlechtendalii</i>	0.23	0.05	1.14	59.3
<i>Bursera trimera</i>	0.25	0	1.13	60.43

Apéndice 3.- Resultados del análisis de similitud (SIMPER) entre las exposiciones de la zona baja y la zona alta de las barrancas de la cuenca del Río Santiago. S-SO= grupo Sur y Suroeste; N-NE= grupo norte y noreste; SE= grupo sureste; NO= grupo noroeste; **AP = abundancia promedio**; %CD = porcentaje de contribución a la disimilitud; %CDA = contribución acumulada a la disimilitud; Dis. Prom = disimilitud promedio entre exposiciones por zona.

	AP	AP	%CD	%CDA
	Zona Baja	Zona Alta		
<i>Dis. Prom. = 81.33</i>	S-SO	S-SO		
<i>Lysiloma divaricatum</i>	1.43	1.77	5.43	5.43
<i>Stenocereus queretaroensis</i>	0.86	0.55	4.49	9.91
<i>Bursera copallifera</i>	0.75	0.53	4.34	14.25
<i>Heliocarpus terebinthinaceus</i>	0.11	0.9	4.32	18.57
<i>Coursetia glandulosa</i>	0.33	0.73	4.29	22.86
<i>Bursera penicillata</i>	0.54	0.59	3.45	26.31
<i>Brongniartia nudiflora</i>	0.31	0.36	2.81	29.12
<i>Bursera bipinnata</i>	0.39	0.29	2.61	31.73
<i>Haematoxylum brasiletto</i>	0.52	0	2.53	34.27
<i>Bursera fagaroides</i>	0	0.5	2.38	36.65
<i>Bursera trimera</i>	0.45	0	2.32	38.97
<i>Bursera roseana</i>	0	0.48	2.29	41.26
<i>Pachycereus pecten-aboriginum</i>	0.38	0.09	2.14	43.4
<i>Bauhinia pringlei</i>	0.11	0.39	2.14	45.54
<i>Euphorbia schlechtendalii</i>	0.36	0.17	2.13	47.67
<i>Havardia acatlensis</i>	0.36	0.06	2.12	49.79
<i>Ipomoea intrapilosa</i>	0.13	0.37	2.06	51.85
<i>Pseudobombax palmeri</i>	0.35	0.17	2.03	53.87
<i>Bursera grandifolia</i>	0.4	0	1.99	55.86
<i>Plumeria rubra</i>	0.36	0.08	1.81	57.67
<i>Opuntia fuliginosa</i>	0.3	0	1.61	59.28
<i>Conzattia multiflora</i>	0.33	0	1.49	60.77
	AP	AP	%CD	%CDA
	Zona Baja	Zona Alta		
<i>Dis. Prom. = 93.77%</i>	N-NE	N-NE		
<i>Lysiloma divaricatum</i>	1.46	0.7	5.33	5.33
<i>Heliocarpus terebinthinaceus</i>	0	1.08	4.3	9.63
<i>Bursera roseana</i>	0	0.82	3.4	13.03
<i>Bursera fagaroides</i>	0.03	0.84	3.07	16.1
<i>Lonchocarpus cochleatus</i>	0.72	0	2.64	18.75
<i>Thouinia acuminata</i>	0	0.55	2.47	21.22
<i>Bursera. penicillata</i>	0.27	0.49	2.21	23.43

<i>Zanthoxylum sp 1</i>	0.16	0.49	2.09	25.52
<i>Coursetia glandulosa</i>	0.48	0.04	2.09	27.61
<i>Ipomoea intrapilosa</i>	0.04	0.5	2.05	29.66
<i>Bursera grandifolia</i>	0.48	0.09	1.98	31.63
<i>Manihot caudata</i>	0	0.5	1.96	33.6
<i>Eysenhardtia platycarpa</i>	0	0.52	1.95	35.55
<i>Ceiba aesculifolia</i>	0.2	0.39	1.82	37.37
<i>Erythroxylum mexicanum</i>	0.41	0	1.64	39.01
<i>Luehea candida</i>	0.39	0	1.62	40.63
<i>Haematoxylum brasiletto</i>	0.41	0	1.6	42.23
<i>Fraxinus reflexiflora</i>	0	0.44	1.58	43.81
<i>Annona reticulata</i>	0.38	0	1.48	45.29
<i>Stemmadenia tomentosa</i>	0.3	0.12	1.46	46.76
<i>Gyrocarpus jatrophiifolius</i>	0.35	0	1.45	48.21
<i>Forestiera phillyreoides</i>	0	0.41	1.42	49.63
<i>Amphipterygium molle</i>	0.1	0.28	1.42	51.05
<i>Casearia corymbosa</i>	0.34	0.03	1.41	52.46
<i>Jatropha cordata</i>	0.03	0.35	1.41	53.87
<i>Bauhinia pringlei</i>	0.24	0.15	1.4	55.27
<i>Conzattia multiflora</i>	0.1	0.24	1.32	56.59
<i>Tecoma stans</i>	0.03	0.3	1.29	57.88
<i>Bursera bipinnata</i>	0.1	0.27	1.27	59.15
<i>Annona longiflora</i>	0	0.35	1.24	60.39

	AP	AP	%CD	%CDA
	Zona Baja	Zona Alta		
<i>Dis. Prom.</i> = 97.82%	SE	SE		
<i>Cordia sonorae</i>	1.88	0	7.37	7.37
<i>Coursetia glandulosa</i>	0	1.6	6.41	13.78
<i>Vachellia campechiana</i>	1.29	0	5.34	19.12
<i>Croton flavescens</i>	1.24	0	4.3	23.42
<i>Brongniartia sp 1</i>	1.18	0	4.3	27.72
<i>Bursera penicillata</i>	0	1.11	4.25	31.97
<i>Annona longiflora</i>	0	0.82	3.23	35.2
<i>Lysiloma divaricatum</i>	0.91	0.31	3.2	38.4
<i>Zapoteca formosa</i>	0.81	0	3.11	41.52
<i>Amphipterygium molle</i>	0	0.68	2.66	44.18
<i>Heliocarpus occidentalis</i>	0.71	0	2.66	46.84
<i>Ipomoea intrapilosa</i>	0	0.66	2.49	49.33
<i>Senna sp.</i>	0.61	0	2.44	51.77

<i>Conzattia multiflora</i>	0.64	0.07	2.37	54.14
<i>Tabebuia rosea</i>	0.61	0	2.3	56.44
<i>Heliocarpus terebinthinaceus</i>	0	0.61	2.26	58.69
<i>Cochlospermum vitifolium</i>	0.54	0	2.16	60.85
<i>Dis. Prom. = 66.39%</i>	NO	NO		
<i>Bursera penicillata</i>	0	1.25	8.47	8.47
<i>Lysiloma divaricatum</i>	2.55	2.25	8.21	16.68
<i>Bursera grandifolia</i>	0.3	1.34	8.08	24.77
<i>Heliocarpus occidentalis</i>	1.55	1.25	6.42	31.19
<i>Amphipterygium molle</i>	0.54	0.82	5.62	36.8
<i>Guazuma ulmifolia</i>	0.74	0	5.58	42.39
<i>Bursera copallifera</i>	0.62	0.14	4.59	46.97
<i>Hintonia latiflora</i>	0.67	0.44	4.43	51.41
<i>Thouinia villosa</i>	0.56	0	3.67	55.08
<i>Fraxinus dubia</i>	0.47	0	3.17	58.25
<i>Conzattia multiflora</i>	0	0.48	3.04	61.29

Apéndice 4. Variables climáticas por sitio de muestreo. TEM= temperatura media anual; PREC= temperatura media anual; EVAP= evapotranspiración.

	Abreviación	TEM	PREC	EVAP
Aguamilpa sur 300	AST	23.2	1145	878
Aguamilpa Norte	ANT	23	1007	891
Aguamilpa sur 500	ASQ	24.8	1385	921
Sta. María del Oro	SMO	23.5	1230	939
Sta. Rosa Sur	SRS	24.8	912	770
Sta. Rosa Norte	SRN	24.2	910	767
Sta. Cruz de Atístique	SCA	23.6	858	722
Rancho El Barquito	REB	23.3	915	776
El Clavellinal	ECV	23.6	854	722
Sta. Cruz de Atístique Sur	SCS	22.9	903	763
La Casa Colorada	LCC	22.2	906	765
El Tencuanete	ETC	22.9	903	763
La Encinera	LEN	21.4	875	738
Palo Verde	SPV	22.1	905	774
El Purgatorio Norte	EPN	19.5	912	782
El Purgatorio Sur	EPS	19.5	912	782
Río Caliente Sur	RCS	20.3	801	680
Río Caliente Norte	RCN	19.4	809	681
Rancho El Venado norte	EVN	19.1	873	738
Rancho El Venado Sur	EVS	19.1	873	738