



Investigaciones Geográficas (Mx)
ISSN: 0188-4611
edito@igg.unam.mx
Instituto de Geografía
México

Priego, Ángel G.; Moreno Casasola, Patricia; Palacio Prieto, José Luis; López Portillo, Jorge; Geissert Kientz, Daniel

Relación entre la heterogeneidad del paisaje y la riqueza de especies de flora en cuencas costeras del estado de Veracruz, México

Investigaciones Geográficas (Mx), núm. 52, diciembre, 2003, pp. 31-52
Instituto de Geografía
Distrito Federal, México

Disponible en: <http://www.redalyc.org/articulo.oa?id=56905203>

- ▶ Cómo citar el artículo
- ▶ Número completo
- ▶ Más información del artículo
- ▶ Página de la revista en redalyc.org

Relación entre la heterogeneidad del paisaje y la riqueza de especies de flora en cuencas costeras del estado de Veracruz, México

Ángel Priego Santander*
Patricia Moreno Casasola**
José Luis Palacio Prieto***
Jorge López Portillo**
Daniel Geissert Kientz**

Recibido: 26 de junio de 2003
Aceptado en versión final: 29 septiembre de 2003

Resumen. La heterogeneidad del paisaje varía en el espacio dependiendo de la proporción entre polígonos y unidades tipológicas. La alta variabilidad del espacio geográfico le confiere una elevada connotación ecológica, lo cual sugiere una estrecha relación con la distribución de la biodiversidad. El objetivo de este estudio es conocer si se puede predecir la riqueza de especies a través de indicadores de variabilidad espacial. Para esclarecer esto, se exploró la relación entre heterogeneidad del paisaje y la riqueza de flora, en tres cuencas costeras del estado de Veracruz. La riqueza, dominancia, abundancia y diversidad de los paisajes resultaron variables explicativas de la riqueza de especies. Los modelos obtenidos explican más de 75% de la relación. Estos resultados indican que la riqueza de especies de flora puede ser pronosticada por valores de heterogeneidad del paisaje. Se sugiere explorar la probable existencia de zonas de elevada biodiversidad en áreas de difícil acceso o poco conocidas, con el uso de sensores remotos.

Palabras claves: Geoecología del paisaje, diversidad del paisaje, complejidad geoecológica, biodiversidad, riqueza de especies.

Relationship between landscape heterogeneity and plant species richness in coastal basins of Veracruz, Mexico

Abstract. The landscape heterogeneity varies in the space depending on the proportion between polygons and typological units. The high variability of the geographical space confers it a high ecological connotation, which suggests a narrow relationship with the biodiversity distribution. The aim of this study is to know if we can predict the species richness through indicators of space variability. To clarify this, it was explored the relationship between landscape heterogeneity and the number of flora species, in three coastal basins of the state of Veracruz. The landscapes richness, dominance, abundance, and diversity were explanatory variable for species richness. The obtained models explained more than 75% of the relationship. These results indicate that the richness of flora species can be predicted by values of landscape heterogeneity. It is suggested to explore the probable existence of areas with high biodiversity in zones of difficult access or not very well-known, with the use of remote sensors.

Key words: Landscape geoecology, landscape heterogeneity, geoecological complexity, biodiversity, species

INTRODUCCIÓN

Las investigaciones sobre las relaciones entre la biodiversidad y la estructura geográfica de los ecosistemas han resultado de amplio interés en el contexto de la ecología del paisaje, además de ser importantes para la conservación biológica. La predicción de la ri-

queza biológica puede ser útil en la investigación, conservación y manejo de los recursos naturales. Algunos problemas no resueltos de la Biogeografía (Hovenkamp 1997) se podrían abordar desde otra visión si se pudiesen inferir diseños cartográficos de la distribución paleogeográfica de la biota. El pronóstico de la riqueza de especies ayu-

* Instituto Nacional de Ecología, SEMARNAT, Periférico Sur 5000, 2º Piso, Col. Insurgentes Cuiculco, 04530, Coyoacán, México, D. F. E-mail: apriego@ine.gob.mx

** Instituto de Ecología, A. C, Apdo. Postal 63, km. 2.5 Antigua Carretera a Coatepec, 91000, Xalapa, Veracruz, México. E-mail: patricmo@ecologia.edu.mx; lopez-p@ecologia.edu.mx; geissert@ecologia.edu.mx

*** Instituto de Geografía, UNAM, Ciudad Universitaria, 04510, Coyoacán, México, D. F. E-mail: palacio@servidor.unam.mx.

daría al manejo adecuado de poblaciones (Boone y Krohn, 2000). Además, podría ser una herramienta poderosa en la selección y planificación de áreas protegidas, pues con frecuencia no existen recursos o tiempo suficiente para inventariar correctamente las áreas a proteger (Araújo *et al.*, 2001) o porque sabemos que los organismos son inseparables de sus ambientes y un programa para la preservación de paisajes puede compensar a largo plazo la ignorancia taxonómica (Rowe 1994).

De acuerdo con Boone y Krohn (2000), durante mucho tiempo la predicción de la distribución de especies ha sido publicada como mapas de rangos y constituyen respuestas binarias; es decir, polígonos potencialmente ocupados y no ocupados. En algunos casos se identifican el hábitat y otras características del sitio (topografía, historia del uso del suelo), donde puede ser localizada la especie en cuestión (Cousins y Eriksson, 2002) o simplemente, si se conoce bien su autoecología, basta con conocer los tipos de hábitat que usa la misma, para obtener una hipótesis de ubicación (Grenouillet *et al.*, 2002). En otros casos se acude a la síntesis de la heterogeneidad de uno de los componentes del paisaje; por ejemplo, Burnett *et al.* (1998) ofrecen un índice que sintetiza la variación del relieve y las propiedades del suelo para probar la influencia de esta heterogeneidad sobre la distribución de la biodiversidad a nivel local, mientras que Nichols *et al.* (1998) estimaron índices de heterogeneidad geomorfológica y probaron su relación con la diversidad biológica en 26 refugios de Rhode Island, Audubon (EUA). También se miden índices de heterogeneidad ambiental o de la vegetación, para ser correlacionados con la biodiversidad (Araújo *et al.*, 2001, Brose 2001, Honnay *et al.*, 2003) o se integran en un sistema de información geográfica (SIG) datos de atributos de uso del suelo, regímenes de perturbación y complejidad del relieve junto a otras variables ambientales,

para delinear patrones espaciales de riqueza biológica (Roy y Tomar, 2000).

Las unidades objeto de evaluación (para el pronóstico) suelen variar según la escala, objetivos y métodos de estimación, pero suelen ser unidades de vegetación o uso del suelo las más empleadas (Cousins y Eriksson, 2002), aunque también son frecuentes los pixeles de las imágenes de satélites a diferentes resoluciones (Luoto *et al.*, 2002) y con menor frecuencia, "ecosistemas claves" (Stohlgren *et al.*, 1997), áreas protegidas (Nichols *et al.*, 1998) y diferentes unidades regionales (Márquez *et al.*, 2001).

Sin embargo, la aplicación de los principios de la ecología del paisaje para el pronóstico territorial de la biodiversidad, raramente ha ocurrido tomando como base unidades definidas de paisajes geográficos (Fairbanks y Benn, 2000) y aunque los resultados han sido alentadores, en muchos de los estudios citados hasta aquí se asumen como unidades de paisajes los tipos de vegetación o uso del suelo (Roy y Tomar, 2000; Cousins y Eriksson, 2002), o en su defecto, grandes áreas geográficas de miles de kilómetros cuadrados (Gould y Walker, 1999; Boone y Krohn, 2000).

Es pertinente señalar que estos aportes se han desarrollado dentro de lo que Moss (2001) ha denominado la dirección "bioecológica" de la Ecología del Paisaje, la cual se caracteriza por su enfoque biocéntrico y define las unidades de paisajes según los tipos de vegetación o uso del suelo (Forman, 1995; Burel y Baudry, 2002), lo cual puede conducir a resultados tautológicos, puesto que la composición de las unidades básicas de evaluación (tipos de vegetación) es la misma biota que se intenta predecir. Teniendo esto en cuenta, se propone analizar el pronóstico de la riqueza de especies desde la dirección "geoecológica" de la Ecología del Paisaje, la cual posee enfoque policén-

trico y fundamentos integrales en la definición de las unidades de paisaje (Moss, 2001). Un análisis de las escuelas que pueden considerarse en la dirección "geo-ecológica" se aprecia en Zonneveld (1995).

Partiendo de esta premisa, el objetivo de este estudio es conocer si existe correlación estadística entre la heterogeneidad del paisaje y la riqueza de flora vascular, en el ejemplo de una zona tropical costera del Golfo de México. La hipótesis planteada es que un aumento en la heterogeneidad de los paisajes debe estar relacionado con un incremento en la riqueza de flora y, por ende, es posible predecir de manera aproximada, pero estadísticamente significativa, el número de especies de un territorio a partir de la heterogeneidad de los paisajes geográficos.

El trabajo analiza esta relación en las cuencas de las lagunas de La Mancha, El

Farallón y El Llano en el municipio de Actopan, Veracruz, México. El territorio ha sido objeto de numerosas investigaciones sobre las condiciones naturales, cobertura vegetal y ecología de poblaciones, entre otras, sin embargo, no se han abordado la estructura y composición de los paisajes geográficos, ni se ha explorado su relación con la distribución de la biodiversidad.

MATERIALES Y MÉTODOS

Área en estudio

El límite del área se define por el parteaguas que delimita las cuencas de las lagunas La Mancha, El Farallón, y El Llano, aproximadamente, entre los 19° 30' y 19° 42' de latitud norte y los 96° 22' y 96 30' de longitud oeste y el área en estudio ocupa una superficie aproximada de 154 km² (Figura 1).

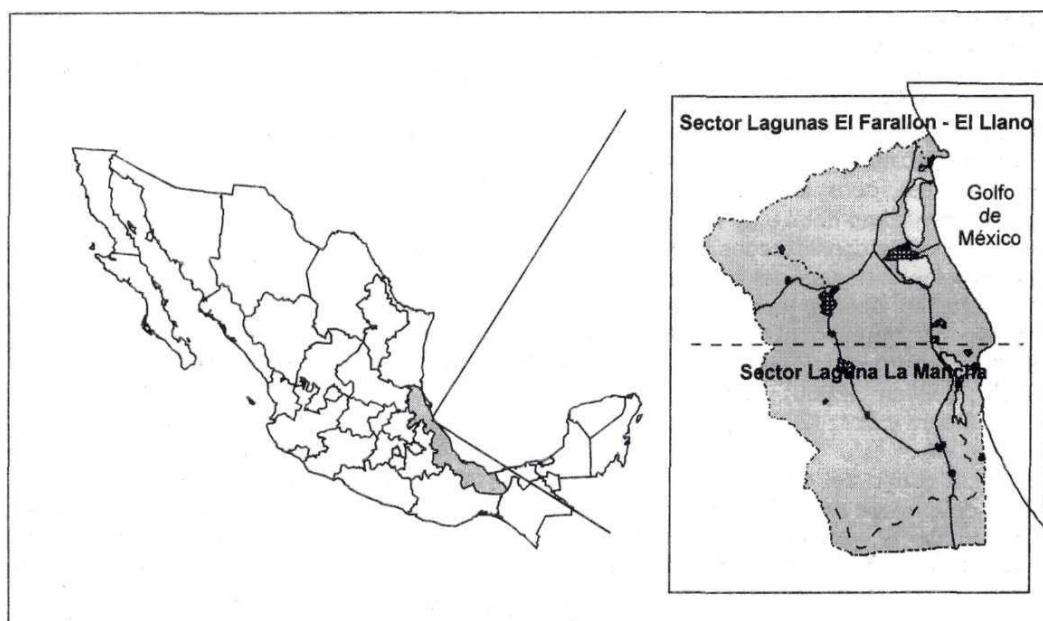


Figura 1. Ubicación del área en estudio.

Aspectos conceptuales

En de la dirección geoecológica (Moss, 2001), este trabajo se basa en los fundamentos de la Geografía Física Compleja o Geografía de los Paisajes (Solntsev, 1948; Preobrazhenskii, 1966; Isachenko, 1973; Hasse, 1986; Isachenko, 1991; Mateo, 2002), cuyos principios teórico-metodológicos han sido aplicados por algunos especialistas latinoamericanos a las condiciones de nuestro continente (Priego y Rodríguez, 1998a; González *et al.*, 1999; Passos, 2000; Mateo, 2001; Mateo y Ortiz, 2001).

Según Mateo (1984, 2002), las unidades tipológicas de los paisajes naturales, geocomplejos o complejos territoriales naturales (CTN), se distinguen de acuerdo con los principios de analogía, homogeneidad relativa, repetibilidad y existencia de muchos contornos con desunión territorial de los mismos, aunque pertenezcan al mismo tipo. Al nivel local, Mateo (1984, 2002) propone distinguir cuatro unidades tipológicas: localidades, comarcas, subcomarcas y facies.

En el Cuadro 1 se aprecian las definiciones e índices diagnósticos de las mismas (Mateo, 2002). Las facies son las unidades geográficas menores, pero su cartografía exige escalas de máximo detalle ($> 1:5\,000$), por lo que no han sido consideradas en este estudio. Ejemplos recientes del uso del enfoque paisajístico se pueden apreciar en los trabajos de Doing (1995), Priego y Rodríguez (1998a), Golubev (1999), Salinas *et al.* (1999), Bastián (2000), Bakhirev *et al.* (2001), Mateo y Ortiz (2001).

Es común el uso del concepto de heterogeneidad del paisaje para referirse a la heterogeneidad de la vegetación o del uso del suelo (Kotliar y Wiens, 1990; Forman, 1995; Brose, 2001), considerando como tal la variación espacial en agregación y contraste. Se entiende por agregación la dispersión de los parches de tipos de cobertura y contraste

como el grado de diferencia entre parches y matriz. En este trabajo, se comprende por heterogeneidad del paisaje la diferenciación de la estructura horizontal de los CTN, condicionada por la composición en tipos y por el número de polígonos de cada clase, con respecto a la unidad superior. Así, la heterogeneidad de una comarca está determinada por las distintas clases de subcomarcas que la integran y por el número de polígonos de cada una de éstas.

Inventario de paisajes

Se analizaron las cartas geológicas y edafológicas elaboradas por INEGI (1984 a y b) a escala 1:250 000, así como los trabajos ya realizados en el área (Geissert y Dubroeucq, 1995; Moreno *et al.*, 1982; Travieso, 2000). Se elaboraron mapas morfométricos del relieve (Spiridonov, 1981) y se interpretaron fotografías aéreas pancromáticas a escala 1:37 500 de 1994 y 1:75 000 de 1995, para establecer un esquema inicial de la estructura morfológica de los paisajes. En el trabajo de campo se realizaron 29 estaciones de levantamiento y se tomaron datos sobre la composición litológica, tipo y génesis del relieve, periodicidad de inundación de las superficies, tipos de vegetación y propiedades morfológicas del suelo. Además, se verificaron los límites obtenidos en la estereovisión.

La clasificación de los suelos corresponde al esquema FAO-UNESCO (1998). Muy útil resultó el trabajo de Geissert y Dubroeucq (1995), donde analizaron la génesis y las propiedades de los suelos de las dunas costeras. El grado de humedecimiento se estimó a partir de contrastar los mapas de disección horizontal y disección vertical del relieve en las áreas que no se inundan, mientras que para las superficies inundables se obtuvo la periodicidad de inundación durante el trabajo de campo. La vegetación y uso del suelo es de acuerdo con Travieso (2000).

Cuadro 1. Definiciones e índices diagnósticos de las unidades locales de paisajes

Definición	Índices Diagnósticos
<i>Localidad:</i> genéticamente homogénea, está formada por comarcas, subcomarcas y facies, que se difunden en un mismo basamento geológico, un determinado complejo de mesoformas del relieve y un mismo clima.	Comunidad territorial. Igual tipo morfogenético del relieve. Homogeneidad litológica y/o del tipo de depósitos. Iguales grupos principales de suelos. Mismas formaciones vegetales o tipos de uso del suelo.
<i>Comarca:</i> formada por un sistema de facies y subcomarcas que están genética, dinámica y territorialmente interrelacionadas entre sí. La comarca se difunde en una mesoforma completa o parte de la misma, con el predominio de un tipo de roca madre y de la misma clase de suelos o complejo de suelos.	Asociación del mismo conjunto morfológico de mesoformas del relieve. Homogeneidad territorial del grado de humedecimiento. Predominio de un mismo agrupamiento de suelos. Similar conjunto de subformaciones vegetales y/o tipos de usos del suelo.
<i>Subcomarca:</i> compuesta de grupos de facies que están muy relacionadas, a causa de una situación común en uno de los elementos de una mesoforma del relieve y por medio del escorrimiento superficial o subsuperficial. En tales condiciones, predominan variedades genéticamente asociadas de suelos y biocenosis.	Igual situación en una mesoforma del relieve. Similitud de la desmembración vertical y horizontal del relieve. Igual inclinación de la pendiente. Similar tipo y subtipo de suelo. Mismo tipo de comunidades vegetales o igual tipo de aprovechamiento del suelo.

El diagnóstico de los paisajes se obtuvo del análisis de las discontinuidades morfogenéticas del relieve y se fundamenta en la variación de la estructura vertical de los paisajes; es decir, de acuerdo con el cambio regular de la forma, génesis y morfometría del relieve, del grado de humedecimiento y periodicidad de inundación, y de la asociación de los suelos con las comunidades vegetales. La taxonomía de los geocomplejos se logró según el esquema integral de componentes naturales (Mateo, 2002), subordinando a la morfogénesis del relieve el resto de los componentes, pero observando la asociación genética del relieve con la litología y los suelos; así como la influencia del humedecimiento en la distribución de la biota. Toda la información se integró, procesó y editó, con apli-

caciones de SIG Arc/Info 8.0.1 (ESRI, 1999) y Arc View 3.2 (ESRI, 1999). La escala de trabajo fue 1:50 000 y la edición final se hizo, aproximadamente, a 1:65 000. Para facilitar la lectura del mapa, se decidió subdividir el área en dos sectores (Figura 2a y Figura 2b). En la representación cartográfica se emplearon los métodos del fondo cualitativo y símbolos lineales.

Inventario de flora

La riqueza de flora (S) se obtuvo de los resultados de Moreno *et al.* (1982), Martínez *et al.* (1997), Moreno (1997) y Travieso (2000). Se definió el número de especies por comunidades de vegetación y se prestó atención a aquellas especies que están pre-

sententes en más de una comunidad, para no considerarlas más de una vez en un mismo CTN. En algunas unidades, poco exploradas, se realizaron conteos de campo mediante transectos, para definir S por geocomplejos.

Análisis estadístico

Se hizo el computo del número de polígonos de paisajes por clases tipológicas y con esta información se calculó la heterogeneidad del paisaje para el nivel de comarcas. Según Forman (1995), dos o tres indicadores son suficientes para obtener la respuesta a una pregunta sobre heterogeneidad. Aquí se emplearon complejidad corológica y complejidad tipológica de Snacken y Antrop (1983), así como varios índices contenidos en el paquete BIODIV 5.1 (Baev y Lyubomir, 1995); es decir, diversidad y dominancia de McIntosh; diversidad de Shannon; abundancia de Pielou; abundancia de Hill y, además, los índices de dominancia y riqueza propuestos por Turner (1989).

La mayoría de estos índices tradicionalmente se han usado para explorar la diversidad biológica; en este caso se ha empleado para conocer la heterogeneidad geoecológica, sustituyendo número de especies por clases de paisajes e individuos por cantidad de polígonos. Se realizaron análisis de correlación para explorar la asociación entre los indicadores de heterogeneidad y la riqueza de especie y se seleccionaron aquéllos que resultaron significativos a $P<0.05$. Se exploró la relación entre la riqueza de especies y la heterogeneidad del paisaje mediante modelos de regresión. En uno de cuatro casos, se realizó la transformación de los datos a $1n$, para cumplir con el supuesto de normalidad. Se analizaron gráficos de los valores observados y esperados, así como la frecuencia de distribución de los residuales. Se realizó la clasificación de S en cinco clases según el método de recesos naturales, tanto para los

valores observados como para los esperados en los cuatro indicadores que mostraron mayor valor de r^2 .

Este método de clasificación encuentra agrupaciones inherentes en los datos, identificando puntos de ruptura entre las clases mediante algoritmos de optimización. Todo el procesamiento se ejecutó en Statistica 98 (StatSoft, 1998). Para explorar la correspondencia espacial entre valores observados y esperados se confeccionaron cinco cartogramas.

RESULTADOS Y DISCUSIÓN

Factores de diferenciación de los paisajes

Las cuencas se ubican en la zona de confluencia del Cinturón Neovolcánico Transversal y la Planicie Costera del Golfo de México (Geissert, 1999), lo cual condiciona la coexistencia de geoestructuras volcánicas y sedimentarias.

El papel preponderante en la diferenciación paisajística, corresponde al factor geológico-geomorfológico, que condiciona la subdivisión del área en cuatro localidades (Figuras 2a y 2b, Anexo 1), porque la altura máxima que se alcanza ($H < 780$ m) no es suficiente para la generación de pisos térmicos altitudinales y, como todas las laderas pertenecen a la macrovertiente de barlovento, se crea cierta homogeneidad en la influencia marítima, sin dar oportunidad a la diferenciación de interfluvios de sotavento. La disposición de los bloques determina la dirección de los sistemas tectónico-fluviales. En la franja litoral se acumulan importantes espesores de arenas biotrituradas mezcladas con arenas de origen ígneo, resultado del transporte fluvial hacia la costa del Golfo y su posterior redistribución por las corrientes litorales. El sector limítrofe entre los cerros volcánicos y las dunas costeras, ocupado por la depresión tectónico-abrasiva, funciona como zona de emisión de los sistemas fluviales. El clima

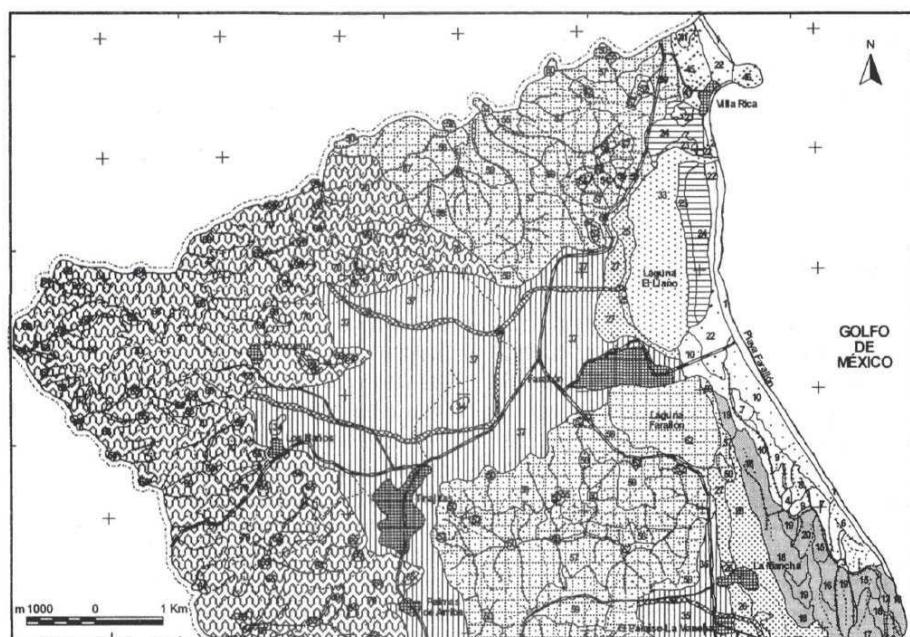


Figura 2a. Paisajes sector lagunas El Farallón-El Llano, Veracruz, México.

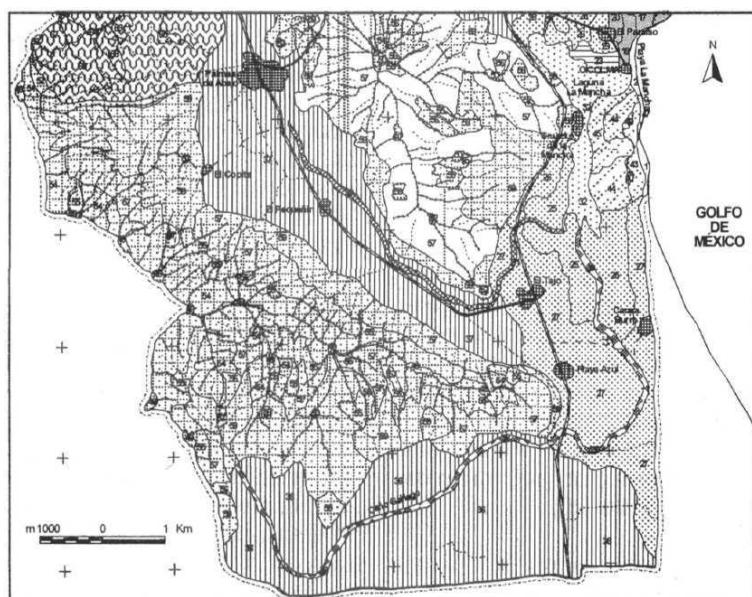


Figura 2b. Paisajes sector laguna La Mancha, Veracruz, México.

es del tipo Aw₂, según García (1988), y se caracteriza por ser cálido subhúmedo, con régimen de lluvias de verano, pero no constituye un factor de diferenciación. Sin embargo, el grado de humedecimiento como expresión de la disección del relieve y de la periodicidad de inundación, constituye un importante factor de diferenciación, debido al contraste entre pendientes de fuerte inclinación y superficies planas que se inundan periódicamente. Esto se evidencia en la distribución de la vegetación y los suelos, que varían significativamente entre tipos morfogenéticos del relieve. Así, todas las comunidades vegetales, poco modificadas por el hombre, poseen una distribución bien definida y asociada a un tipo de relieve. Aún la selva baja caducifolia, que se puede encontrar por igual en las dunas y en las montañas, posee importantes diferencias en la composición de especies entre ambos geosistemas (Travieso, 2000). Similar comportamiento se puede apreciar en la distribución de la cobertura edáfica, con breve sobreposición entre unidades limítrofes (los fluvisoles y arenosoles o fluvisoles y gleysoles).

Características de las unidades de paisajes

Se distinguieron cuatro localidades, 11 comarcas y 72 subcomarcas (Figuras 2a y 2b). Considerando que la leyenda del mapa (Anexo 1) es explícita y explicativa en cuanto a la composición y estructura de los geocomplejos, a continuación se realiza la breve descripción de las unidades superiores. Las localidades se designan por un número romano (**IV**), las comarcas por un número romano seguido de un punto y un número natural (**11.2**) y las subcomarcas por números naturales sucesivos (**24, 25, 26**).

Localidad I: Colinas y llanuras marino-eólicas (H £ 100 m). Se componen de arenas de sílice y biodetriticas de granos finos a medios. Se identificaron cuatro comarcas y 22

subcomarcas. La inclinación de las pendientes puede alcanzar los 30°. La cobertura edáfica es únicamente de Arenosoles, que en dependencia del contenido de materia orgánica, nivel de lixiviación y contenido de carbonatos, pueden ser lúvico, cámbico o calcárico y sus intergrados (por ejemplo, luvicálcárico). La cubierta vegetal incluye selva mediana subcaducifolia, selva baja caducifolia, matorrales y comunidades herbáceas costeras, vegetación secundaria, vegetación cultural y pioneras litorales dispersas en las playas. Se destaca por el gran contraste de las unidades inferiores, a pesar de sus escasas dimensiones (7.8 km²), pero conserva cinco tipos de vegetación muy poco modificados, entre los que destaca la selva mediana subcaducifolia. La inestabilidad de las dunas, las condiciones eólicas extremas, la cercanía e influencia marítima y la propia permeabilidad del substrato, pueden haber condicionado la presencia de múltiples escenarios ecológicos que han favorecido la mayor variedad de comunidades vegetales en esta unidad.

Localidad II: Depresión tectónico-abrasiva. Formada por depósitos aluviales y lacunopalustres de textura limo-arenosa, que llenaron el zócalo abrasivo costero, con posterioridad a la estabilización de los bloques tectónicos. Se encontraron tres comarcas y 11 unidades inferiores en una extensión aproximada de 18.1 km². Acorde con su situación limítrofe entre los geosistemas litorales e interiores, se puede apreciar una notable diferenciación de suelos, que incluye histosol fíbrico, arenosol glélico, luviglélico y cambiglélico, gleysol mólico, solonchak térrico, phaeozems háplico y fluvisol gleymólico. Son típicas las condiciones de inundación y su periodicidad. El manglar rodea las lagunas costeras y ocupa parte importante de esta unidad. Se destacan las lagunas de trampas de postbarra con cuencas de alimentación muy débiles, formadas casi en su totalidad por corrientes intermitentes.

La mayor peculiaridad de esta unidad radica en la presencia del manglar, las lagunas costeras y en la diversidad edáfica. Son frecuentes los suelos gleysoles o subtipos gley. Esto se debe a que la unidad funciona como área de emisión de los acuíferos y, además, a su hipsometría y situación geográfica, anterior a las dunas, lo cual provoca las frecuentes inundaciones en la temporada húmeda del año.

Localidad III: Valles tectónico-fluviales acumulativos. Se disponen en dirección sublatitudinal entre los macizos ígneos y están formados por depósitos aluviales poligenéticos. Constituyen la unidad de mayor simplicidad estructural y han sido ampliamente modificados por la actividad antrópica, a pesar de ser la segunda en extensión superficial (38.4 km²). Se encontraron sólo tres tipos de suelos; vertisol fluvieútrico, phaeozems háplico y fluvisol eútrico y terrieútrico. La cobertura vegetal se compone de acahuales, cultivos, pastos y frutales. Esta unidad se caracteriza por su gran simplicidad interna (sólo se compone de una comarca y seis subcomarcas), así como por el mayor grado de modificación antrópica, pues ya no conserva ningún tipo de vegetación natural.

Localidad IV: Montañas bajas y alturas tectónico-estructurales ($H \leq 800$ m). Se componen de depósitos piroclásticos y andesitas basálticas. Es el tipo más complejo y se subdivide en tres comarcas y 33 subcomarcas. Es la unidad de mayor área (89.5 km²), pero ha sido fuertemente asimilada. Los suelos pueden ser cambisoles, luvisoles o leptosoles. Se conservan algunos sectores de vegetación primaria o poco modificada, muy rica en especie (selva baja caducifolia), en zonas de laderas abruptas y difícil acceso. Se destaca una laguna de tectónica de agua dulce (El Farallón) en una cuenca endorreica.

El área en estudio se caracteriza por el alto contraste entre unidades, debido a la diversidad morfológica y a la desigual distribución

de la variabilidad de los geocomponentes; por ejemplo, la localidad de máxima diversidad de suelos (**II**) no coincide con la unidad que conserva la mayor cantidad de comunidades en buen estado de conservación (**I**), ni con el geocomplejo de mayor heterogeneidad geomorfológica (**IV**). En contraste con esto, la segunda unidad en superficie (**III**), reporta la mayor simplicidad morfológica del relieve y la mayor pobreza de suelos se verifica en la localidad que conserva mayor cantidad de tipos de comunidades vegetales naturales (**I**; Anexo 1).

Relación entre heterogeneidad del paisaje y riqueza de flora

En la Tabla 1 se resumen los resultados del inventario geoecológico, el cálculo de los diferentes índices de heterogeneidad y la riqueza de flora para el área en estudio. Se excluye la unidad **11.3**, por tratarse de espejos de agua y no conocerse el dato sobre su composición florística.

En la Tabla 2, se resumen los indicadores que poseen correlación significativa con la variable dependiente. La Figura 3 ilustra los resultados de las regresiones realizadas. Como los algoritmos de los índices de complejidad tipológica y riqueza relativa son bastante similares, se decidió explorar la relación con el índice de riqueza, que fue el que observó mayor R^2 . Para todos los casos, se encontró una relación significativa ($P < 0.05$) entre la variable independiente y la riqueza de especies. Los modelos hallados explican un porcentaje considerable de la relación (R^2 0.75).

Seis índices de heterogeneidad resultaron significativamente correlacionados con la riqueza de especies de flora, como se aprecia en la Tabla 2 (así como los datos transformados de U a logaritmo natural). La riqueza de los paisajes observa una relación positiva (Figura 3a), pero es el índice que menos explica a la variable dependiente

($r^2 = 0.75$), quizás, porque sólo tiene en cuenta el número de grupos tipológicos, pero no la cantidad de polígonos, y al analizar las Figuras 2a y 2b, se puede apreciar una elevada complejidad para la escala de trabajo, lo cual puede limitar su precisión. El índice de diversidad de McIntosh's (Figura 3b) muestra una relación directamente proporcional con la riqueza de especies. Con el aumento de la diversidad de los paisajes se reporta un aumento de S, lo cual indica que a mayor complejidad estructural, se debe esperar un mayor contingente de especies; es decir, al aumentar el número de clases de paisajes, así como la cantidad de polígonos, es factible esperar un incremento en S.

Con el índice de dominancia de Turner (1989) se vuelve a encontrar una relación positiva con la riqueza de especies (Figura

3c). El modelo indica que, valores altos de dominancia propician mayor S. En la propuesta de Turner (1989; $D = H_{\max} - H'$) los altos valores de D, señalan unidades donde existe una mayor diversidad de grupos tipológicos y, por ende, dominan al unísono distintos tipos; por el contrario, valores pequeños de D, señalan geocomplejos con dominancia de muy pocos tipos, pero además, con pocos polígonos. De esta forma, D podría interpretarse más bien como un índice de abundancia o de "equitatividad de la dominancia". En el caso del índice de abundancia de Hill's (Figura 3d) se presenta una relación negativa, que indica que con el aumento de la abundancia de alguna subcomarca al interior de las comarcas, disminuye S al simplificarse la estructura horizontal. El inverso, o sea, la menor abundancia de unidades del mismo grupo tipológico y, por

Tabla 1. Inventario geoecológico, indicadores de heterogeneidad y riqueza de especies por CTN

CTN	Área (km ²)	Núm. de políg.	Núm. de clases	Índices heterogeneidad del paisaje								S
				CC	R	CT	U	H'	D	D ₁	E	
I.1	0.99	5	2	5.04	2.77	2.5	1.28	0.67	0.02	0.5	0.97	0.98
I.2	2.42	22	9	9.08	12.50	2.44	2.25	1.90	0.3	0.72	0.86	0.8
I.3	3.48	29	10	8.33	13.88	2.90	2.53	1.93	0.37	0.69	0.84	0.77
I.4	0.91	3	1	3.31	1.38	3.00	1.10	0.00	0	0	0	1
II.1	1.70	6	2	3.53	2.77	3.00	1.50	0.63	0.06	0.43	0.92	0.95
II.2	12.75	22	7	1.73	9.72	3.14	2.29	1.72	0.22	0.7	0.88	0.88
III.1	38.43	15	6	0.39	8.33	2.50	1.93	1.67	0.12	0.73	0.93	0.89
IV.1	2.14	14	9	6.54	12.50	1.55	1.52	2.14	0.06	0.89	0.97	0.94
IV.2	59.48	553	14	9.3	19.44	39.50	5.63	1.78	0.86	0.51	0.67	0.66
IV.3	27.91	259	10	9.28	13.88	29.90	4.89	1.63	0.68	0.52	0.71	0.74
												781

CC: Complejidad corológica; R: Riqueza de paisajes; CT: Complejidad tipológica; U: Diversidad de McIntosh; H': Diversidad de Shannon-Weiner; D: Dominancia de McIntosh; D₁: Dominancia de Turner; E: Abundancia de Pielou; E': Abundancia de Hill; S: Especies de flora vascular.

Tabla 2. Matriz de correlación entre heterogeneidad del paisaje y riqueza de flora (S)

R. de Flora	índices de heterogeneidad del paisaje									
	CC	R	CT	U	ln(U)	H'	D	D ₁	E	E'
S	0.73	0.88	0.86	0.95	0.96	0.56	0.98	0.17	-0.01	-0.96

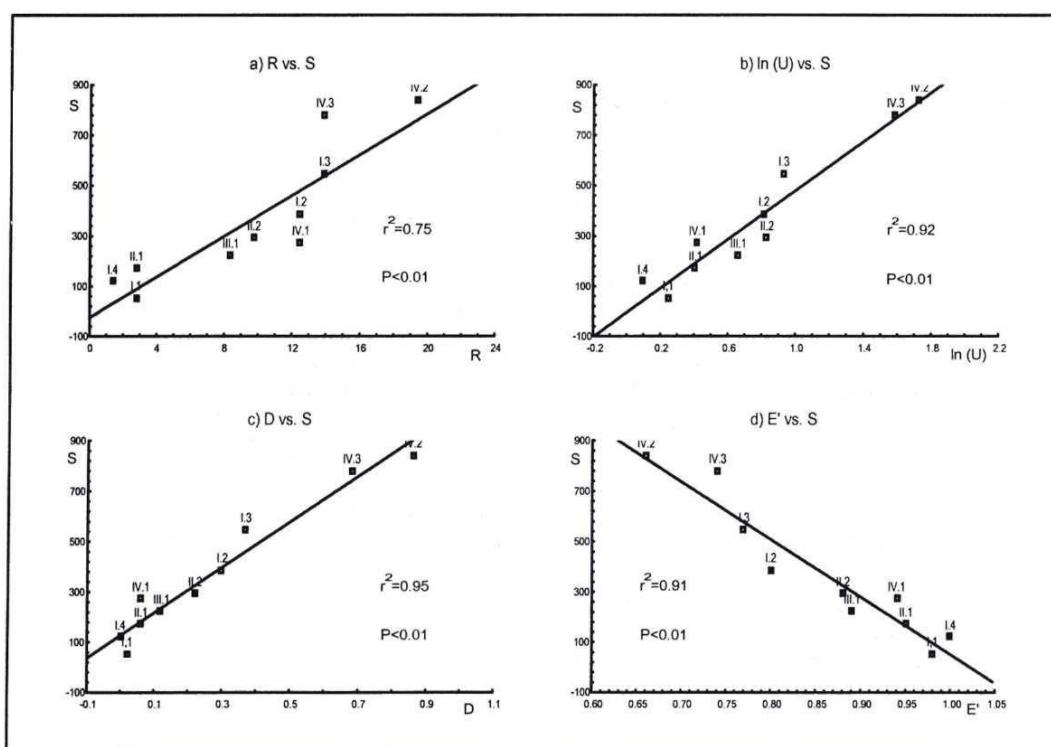
Nota: Las correlaciones marcadas (cursivas) son significativas a $P < 0.05$.

tanto, la mayor concurrencia de diversos tipos, garantiza mayor biodiversidad.

La Tabla 3, que presenta los pronósticos de S y su comparación con los valores observados, muestra la validez de los resultados obtenidos y permite ratificar la hipótesis de la investigación. Esto indica que la heterogeneidad del paisaje es un adecuado indicador de la riqueza biológica y confirma las bondades del enfoque geoecológico para análisis de distribución de biodiversidad.

Sin embargo, es evidente que las mejores predicciones de biodiversidad no siempre se obtienen con el mismo índice. La riqueza de

paisajes (R) ofreció el mejor pronóstico para la unidad I.3, que entre las de medianas dimensiones (I.2; I.3; y IV.1, Tabla 1) es la que posee mayor área, número de polígonos y tipos de paisajes. Al unísono, R constituye la mejor predicción para la unidad I.1, pero este valor no debe ser considerado aceptable, pues este indicador sobreestima la riqueza específica en 63%. Esto pudiera deberse a la difícil representación cartográfica de este CTN a la escala 1:50 000, debido a sus pequeñas dimensiones (0.99 km^2) y configuración; estrecha y alargada (Figuras 2a y 2b). La diversidad de paisajes (1n U) parece óptima para geocomplejos que mués-



R: Riqueza de paisajes; U: Diversidad de McIntosh; D: Dominancia de McIntosh; E': Abundancia de Hill; S: Riqueza de flora; I.1,...IV.3: Unidades de paisajes. Ecuaciones. Figura 3a: $y = 24.704 + 40.578(R)$; Figura 3b: $y = 4.855 + 485.612 \ln(U)$; Figura 3c: $y = 126.761 + 902.002(D)$; Figura 3d: $y = 2340.167 - 2288.93(E')$.

Figura 3. Regresión lineal. Heterogeneidad del paisaje y riqueza de flora.

Tabla 3. Valores observados y esperados de riqueza de flora

CTN	Valores Observados	Valores esperados según:				% Pronosticado	Residuales
		R	ln (U)	D	E		
I.1	54	87.64	115.02	144.80	97.02	162.30	+ 33.64
I.2	388	482.27	388.94	397.36	509.02	100.24	+ 0.94
I.3	548	538.24	445.90	460.50	577.69	98.22	-9.76
I.4	120	31.27	41.43	126.76	51.24	105.63	+ 6.76
II.1	172	87.64	192.04	180.88	165.69	96.33	-6.31
II.2	293	369.52	397.50	325.20	325.91	110.99	+ 32.20
III.1	223	313.15	314.44	235.00	303.02	105.38	+ 12.00
IV.1	273	482.27	198.44	180.88	188.57	70.70	- 74.82
IV.2	842	763.75	834.34	902.48	829.47	99.09	-7.66
	781	538.24	765.91	740.12	646.36	98.07	-15.09

Los valores marcados (cursivas) son el mejor pronóstico para cada unidad. CTN: Unidades de paisajes; R: Riqueza de paisajes; U: Diversidad de McIntosh; D: Dominancia de McIntosh; E: Abundancia de Hill. El porcentaje pronosticado y los residuales son referidos al mejor pronóstico.

tran amplia equitatividad, es decir, adecuada proporción entre polígonos y tipos de paisajes con independencia de su área total (Tabla 1). Tal es el caso de **I.2**, **IV.2** y **IV.3**, donde este índice pronostica riqueza de especies con diferencias menores al 2%. En las dos últimas unidades los residuales son negativos, lo cual pudiera indicar algún proceso de perturbación, provocando la invasión de especies ruderales o secundarias, como de hecho está ocurriendo por el uso agrícola y pecuario.

La unidad **IV.1** también tiene su mejor predicción en la diversidad de paisajes, pero sólo alcanza 70% de las especies con residual negativo de 75 taxa. Una explicación puede ser la alta diversidad morfológica de este geocomplejo (el índice H' señala aquí la máxima diversidad de paisajes; Tabla 1) y en contraste con esto, la existencia de dos subcomarcas muy pobres en especie; el acantilado abrasivo y la playa rocosa donde $S=0$, pues está desprovista de vegetación. La dominancia (D) es buen indicador para geocomplejos de estructura simple y poca fragmentación, independientemente de la su-

perficie total, como **I.4**, **II.2** y **III.1** (Tabla 1). Así, en la comarca **III.1**, las diferencias entre valores observados y esperados es de 12 especies y los residuales son positivos, lo cual puede indicar nichos desocupados o fuerte modificación por el hombre. La unidad **I.4** presenta diferencia de apenas siete especies, pero este valor no debe ser considerado, pues en la Tabla 1 se puede apreciar que D tiene valor cero en este geocomplejo. El pronóstico se logró porque el proceso estadístico contempla sustituir los valores cero por la media y puede ser por esto que el valor esperado está muy próximo al observado. Para la unidad **II.2** la dominancia pronostica 111 % de las especies observadas y los residuales son positivos (Tabla 3). Se trata de una superficie de humedales, pero la mayoría de sus subcomarcas han sido asimiladas para la actividad antrópica con pastos y cultivos (Anexo 1). Esta puede ser la causa de que todos los indicadores pronostiquen mayor cantidad de especies que las observadas, pues los humedales son geosistemas frágiles, donde se puede disminuir drásticamente S y la recuperación es lenta y compleja. Con el índice de abundancia (E^1) se obtu-

vo el mejor pronóstico para la unidad **II.1**, que se caracteriza por sus escasas dimensiones y equitatividad entre polígonos y clases de paisajes (Tabla 1). La diferencia es de, aproximadamente, seis especies y los residuales son negativos. Como en el caso anterior, se trata de un ecosistema de humedales que ha sufrido cierta modificación para uso ganadero (Anexo 1), lo cual puede haber condicionado la entrada de especies oportunistas o ruderales, aumentando el valor de S en cuanto a especies observadas.

Correspondencia espacial entre heterogeneidad del paisaje y riqueza de especies

La clasificación de la riqueza específica de las unidades se ofrece en la Tabla 4. En la Figura 4 se puede apreciar la correspondencia espacial de la riqueza de especies por comarcas, según valores observados y esperados. Sin embargo, los rangos en que fueron agrupados los valores observados y esperados (Tabla 4), así como la clasificación de los paisajes (Tabla 5), no reflejan de manera precisa el valor observado de S (Tabla 3). Esto es comprensible considerando las diferencias entre el número de especies de las distintas unidades (puede ser de cientos de taxa) y que la muestra analizada es realmente pequeña ($n = 10$).

La expresión espacial que se observa en la Figura 4 indica que el índice de dominancia ofrece el mejor pronóstico territorial, pues como se aprecia en la Tabla 5, logra coincidir en siete de las diez unidades; diversidad y abundancia coinciden en seis geocomplejos, mientras que la riqueza sólo acierta en el 50% de los casos.

La riqueza de especies de la unidad **I.2**, que posee la mejor predicción por un índice de heterogeneidad ($\ln U$), no logra ser pronosticada de manera correcta desde el punto de vista espacial y algo similar ocurre con la unidad **IV.1**. Para las unidades **I.2**, **I.3**, **I.4** y **IV.2** todos los índices pronostican igual

clase de riqueza de especies (Tabla 5), no obstante, la unidad **I.3** sólo tiene predicción correcta en la abundancia de paisajes y **I.4** sólo con dominancia, mientras que en el caso de **IV.2**, todos coinciden en el máximo rango cualitativo, pero distanciados a veces, por más de 300 taxa. Esto indica que los cartogramas deben ser analizados cuidadosamente y que este pronóstico espacial debe asumirse como un patrón general, pero de ninguna manera como un algoritmo que proporcione de manera precisa la distribución exacta de la biodiversidad.

A pesar de lo anterior, es evidente la utilidad potencial de los esquemas de clasificación (Figura 4), pues a partir de los mismos se puede obtener una aproximación inicial de la distribución de la riqueza de flora en el área. Así, por ejemplo, con el índice de dominancia se puede predecir cualitativamente S en 95.47% de los polígonos de estudio; equivalentes a casi 96.00% del territorio (Tabla 1; sin considerar la unidad **11.3**). La riqueza de paisajes, que es el peor indicador espacial con sólo cinco aciertos, permite predecir la clase de riqueza en 50.89% del área, pero es justo señalar que en el resto de las unidades, el error es sólo de un grado cualitativo.

De aquí se infiere que, de no existir información alguna sobre la biodiversidad de un territorio, podría lograrse una aproximación confiable sobre la base de la heterogeneidad del paisaje, que incluso permitiría definir prioridades de investigación o protección. Para regiones de difícil acceso o en grandes zonas geográficas donde se necesitase una aproximación a las áreas de mayor biodiversidad, el levantamiento de paisajes a partir de sensores remotos y un posterior análisis de geodiversidad para inferir la distribución de la riqueza específica puede ser una solución temporal, incluso para una primera aproximación a la delimitación de áreas protegidas.

Los patrones espaciales obtenidos sobre la

Tabla 4. Biodiversidad esperada y observada según el método de recesos naturales

Riqueza de especies	Valores observados	Valores esperados según índices de heterogeneidad:			
		Riqueza (R)	Diversidad (InU)	Dominancia (D)	Abundancia (E')
Muy Baja	≤ 120	≤ 31	≤ 115	≤ 181	≤ 97
Baja	121 - 223	32-88	116-198	182-235	98-189
Media	224 - 388	89 - 370	199-314	236 - 325	190-326
Alta	389 - 548	371 - 538	315-446	326 - 460	327 - 646
Muy Alta	≥ 549	≥ 539	≥ 447	≥ 461	≥ 647

Tabla 5. Riqueza de flora según valores observados e indicadores de heterogeneidad del paisaje

Riqueza de especies según:	Unidades de paisajes									
	I.1	I.2	I.3	I.4	II . 1	II.2	III.1	IV.1	IV.2	IV.3
Valores observados	MB	M	A	MB	B	M	B	M	MA	MA
Riqueza de paisajes	B	A	A	MB	B	M	M	A	MA	A
Diversidad de paisajes	MB	A	A	MB	B	A	M	B	MA	MA
Dominancia de paisajes	MB	A	A	MB	MB	M	B	MB	MA	MA
Abundancia de paisajes	MB	A	A	MB	B	M	M	B	MA	A

MB: Muy Baja; B: Baja; M: Media; A: Alta; MA: Muy Alta.

riqueza biológica partiendo de los indicadores de heterogeneidad del paisaje (Figura 4), permitirían elaborar hipótesis cartográficas sobre la distribución de la riqueza de especies, aun si no se conociesen los datos de S. Este resultado puede ser de utilidad para la biogeografía histórica, si se elaboran reconstrucciones paleogeográficas de los paisajes y a partir de éstas, se hacen análisis de heterogeneidad del espacio para inferir la distribución de la biodiversidad.

Como regularidad general, la mayor heterogeneidad del paisaje se asocia a una alta complejidad geomorfológica y, con ella, la mayor riqueza de especies. Esto coincide con lo encontrado por Velázquez y Bocco (2001), quienes obtuvieron patrones pare-

cidos al cartografiar la biodiversidad a través de otro enfoque geoecológico (Land Unit; Zonneveld, 1995). Como las unidades de paisajes se definen por la diferenciación morfogenética de tipos y formas del relieve, una elevada heterogeneidad geomorfológica garantiza una alta riqueza específica, coincidiendo con Antvogel y Bonn (2001), quienes reportaron patrones similares, aun a nivel de microrelieve. Estos resultados a escala 1:50 000 coinciden con los encontrados en otras zonas tropicales (Priego y Rodríguez, 1998b) a escala regional (1:1000 000). Sin embargo, en ocasiones, la alta riqueza biológica de un territorio puede depender de un factor abiótico en particular, en condiciones de relativa homogeneidad geológico-geomorfológica e hidroclimática (Priego y

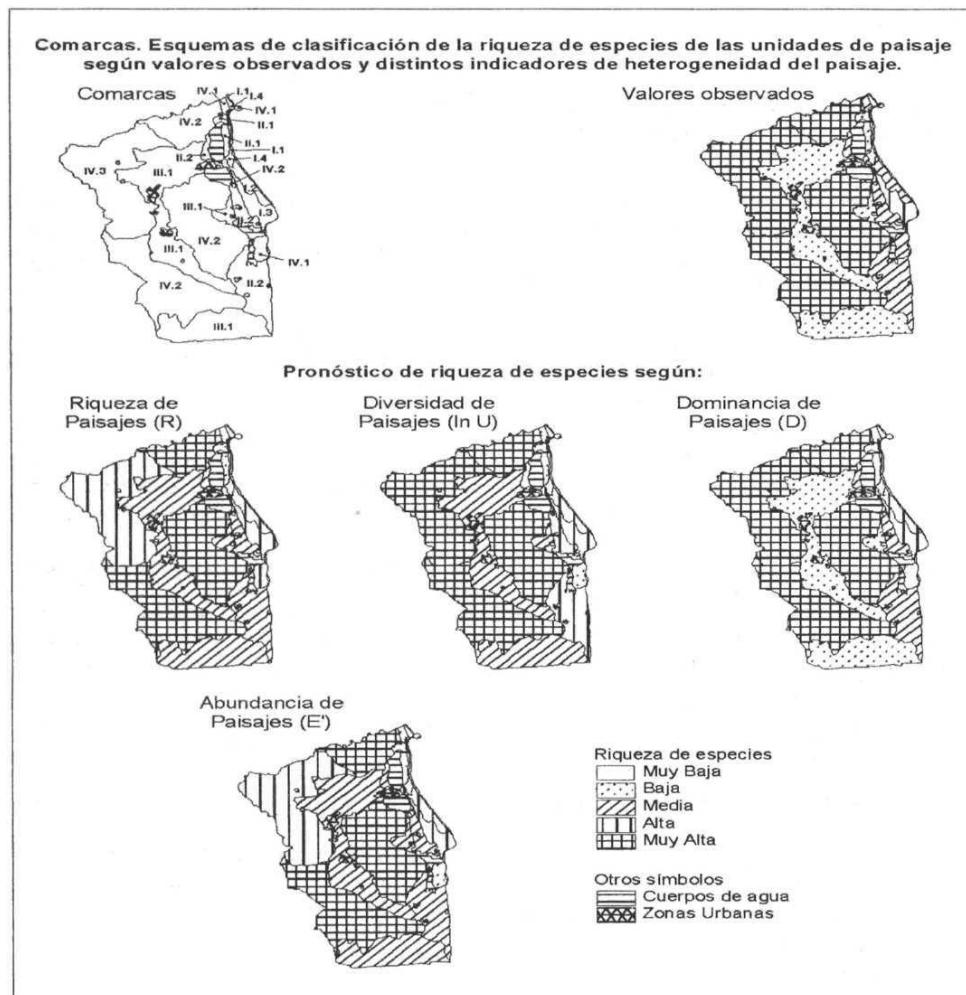


Figura 4. Cartogramas comparativos de la riqueza de especies observada y esperada.

Rodríguez, 1998b), por lo tanto, las tendencias encontradas aquí deben asumirse como regularidades generales.

CONCLUSIONES

El enfoque paisajístico permitió conocer la estructura geográfica compleja del territorio. Se distinguieron cuatro localidades, 11 co-

marcas y 72 subcomarcas. La estructura taxonómica de los paisajes facilita la aplicación de indicadores para conocer la heterogeneidad espacial de los geocomplejos. La relación significativa encontrada entre la heterogeneidad del paisaje y la riqueza de especies permite confirmar que la elevada heterogeneidad del paisaje se corresponde, geográficamente, con una alta riqueza es-

pecífica, es decir, la distribución de la biodiversidad puede ser inferida a través de datos de geodiversidad.

Estos resultados muestran que el enfoque geoecológico puede ser de gran utilidad para explicar la distribución geográfica de la diversidad biológica; para la identificación de probables zonas de alta riqueza de especies; en el diseño de áreas protegidas de difícil acceso y en la definición de estrategias de conservación para zonas poco conocidas. El uso de imágenes de satélites podría favorecer el inventario de áreas de importantes valores de biodiversidad, aun con escaso trabajo de campo, si a partir de ellas se obtiene una primera aproximación de la heterogeneidad del paisaje. Algunos problemas no resueltos de la biogeografía histórica pudieran abordarse desde la perspectiva geoecológica, para enriquecer hipótesis o explorar nuevas direcciones. Sería conveniente verificar la existencia de estos patrones a otras escalas (1:25 000) y en otras zonas geográficas.

AGRADECIMIENTOS

Este trabajo se realizó como parte de los requisitos obligatorios del Posgrado en Ecología y Manejo de Recursos Naturales del INECOL (Xalapa, Veracruz), para lo cual el primer autor fue apoyado por una beca CONACyT de intercambio entre México y Cuba. Los autores agradecen la asistencia brindada por E. Isunza en la edición final de los mapas; a A. C. Travieso Bello por la revisión de los datos de flora, así como a J. Mateo por las críticas al manuscrito. El estudio se llevó a cabo dentro de los Proyectos Conacyt 18-30 P-N y 25938-N.

REFERENCIAS

- Antvogel, H. y A. Bonn (2001), "Environmental parameters and microspatial distribution of insects: a case study of carabids in an alluvial forest", *Ecography*, 24:470-482.
- Araujo, M. B., P. J. Densham, R. Lampinen, W. J. M. Hagemeijer, A. J. Mitchell-Jones, J. P. Gasc y C. J. Humphries (2001), "Would environmental diversity be a good surrogate for species diversity?", *Ecography*, 24:103-110.
- Baev, P. V. y DP. Lyubomir (1995), BIODIV ver. 5.1, PENSOFT, Exeter Software.
- Bakhirev, G. I., I. I. Vasenev y G. V. Khakhulin (2001), "The landscape-typological differentiation of land", *Russian Agricultural Sciences*, 6:24-28.
- Bastian, O. (2000), "Landscape classification in Saxony (Germany), a tool for holistic regional planning", *Landscape and Urban Planning*, 50 (1-3):145-155.
- Boone, R. B. y W. B. Krohn (2000), "Predicting broad-scale occurrences of vertebrates in patchy landscapes", *Landscape Ecology*, 15:63-74.
- Brose, U. (2001), "Relative importance of isolation, area and habitat heterogeneity for vascular plant species richness of temporary wetlands in East-Germany farmland", *Ecography*, 24:722-730.
- Burel, F. y J. Baudry (2002), *Ecología del Paisaje*, Ed. Mundiprensa.
- Burnett, M. R., P. V. August, J. H. Brown y K. T. Killinbeck (1998), "The influence of geomorphological heterogeneity on biodiversity", *Conservation Biology*, 12 (2):363-370.
- Cousins, S. A. O. y O. Eriksson (2002), "The influence of management history and habitat on plant species richness in a rural hemiboreal landscape, Sweden", *Landscape Ecology*, 17 (6):517-529.
- Doing, H. (1995), "Landscape ecology of the Dutch coast", *Journal of Coastal Conservation*, 1:145-172.
- ESRI (1999), *Arc/Info Ver. 8.0.1*, G/S. Environmental Systems Research, Institute, Inc.
- ESRI (1999), *Arc View Ver. 3.3*, G/S. Environmental Systems Research, Institute, Inc.
- Fairbanks, D. y G. Benn (2000), "Identifying regional landscapes for conservation planning: a

- case study from KwaZulu-Natal, South Africa", *Landscape and Urban Planning*, 50 (4):237-257.
- FAO/UNESCO (1998), *Soil map of the world*, revised legend (<http://www.edafologia.ugr.es>).
- Forman, R. T. (1995), *Land mosaics: the ecology of landscape and regions*, Camb. Univ. Press, USA.
- García, E. (1988), *Modificaciones al sistema de clasificación climática de Köppen*, Instituto de Geografía, UNAM, México.
- Geissert, D. y D. Dubroeucq (1995), "Influencia de la geomorfología en la evolución de suelos de dunas costeras en Veracruz, México", *Investigaciones Geográficas*, Boletín, núm. especial 3, Instituto de Geografía, UNAM, México, pp. 37-51.
- Geissert, D. (1999), "Regionalización geomorfológica del estado de Veracruz", *Investigaciones Geográficas*, Boletín, núm. 40, Instituto de Geografía, UNAM, México, pp. 23-47.
- Golubev, G. N. (1999), *Geoecología* (en ruso), Editorial GEOS, Moscú.
- González-Areu, A., Á. Priego-Santander y L. Menéndez-Carrera (1999), "Paisajes físico-geográficos de Cayo Guillermo, Cuba". *Rev. del Jardín Bot. Nal.*, vol. XX: 159-166.
- Gould, W. A. y M. D. Walker (1999), "Plant communities and landscape diversity along a Canadian Arctic river", *Journal of Vegetation Science*, 10:537-548.
- Grenouillet, G., D. Pont y K. L. Seip (2002), "Abundance and species richness as a function of food resources and vegetation structure: juvenile fish assemblage in rivers", *Ecography* 25:641-650.
- Hasse, G. (1986), *Theoretical and methodological foundations of landscape ecology*, Institute of Geography and Geoecology, GDR Academy of Science, Leipzig, pp. 4-7.
- Honnay, O., K. Piessens, W. Van Landuyt, M. Hermy y H. Gulinck (2003), "Satellite based land use and landscape complexity indices as predictors for regional plant species diversity", *Landscape and Urban Planning*, vol. 63 (4): 241-250.
- Hovenkamp, P. (1997), "Vicariance events, not area, should be used in biogeographical analysis", *Cladistics*, 13:67-79.
- INEGI (1984a), *Carta Edafológica*, escala 1:250 000, (Veracruz, E14-3), Dir. de Geografía, Instituto Nacional de Estadística, Geografía e Informática, México.
- INEGI (1984b), *Carta Geológica*, escala 1:250 000, (Veracruz, E14-3), Dir. de Geografía, Instituto Nacional de Estadística, Geografía e Informática, México.
- Isachenko, A. G. (1973), *Principles of landscape science and physical geography regionalization*, Trasl. R. J. Zatorski, Edit. J. S. Massey, Melbourne, Australia.
- Isachenko, A. G. (1991), *La ciencia del paisaje y la regionalización físico-geográfica* (en ruso), Editora de la Escuela Superior, Moscú.
- Kotliar, N. B. y J. A. Wiens (1990), "Multiple scales of patchiness and patch structure: a hierarchical framework for the study of heterogeneity", *OIKOS*, 59:253-260.
- Luoto, M., T. Toivonen y R. K. Heikkinen (2002), "Prediction of total and rare plant species richness in agricultural landscapes from satellite images and topographic data", *Landscape Ecology*, 17 (3):195-217.
- Márquez, A. L., R. Real y J. M. Vargas (2001), "Methods for comparison of biotic regionalizations: the case of pteridophytes in the iberian peninsula", *Ecography*, 24:659-670.
- Martinez, M. L., P. Moreno-Casasola y G. Vazquez (1997), "Long-term effect on sand movement and inundation by water on tropical coastal sand dune vegetation", *Canadian Journal of Botany*, 75:2005-2014.
- Mateo, J. (1984), *Apuntes de Geografía de los paisajes*, Imprenta Andre Voisin.
- Mateo, J. (2001), "La Geografía como sistema de ciencias en las interacciones naturaleza-sociedad", en Palacio-Prieto, J. L. y M. T. Sánchez-Salazar (eds.), *Geografía para el Tercer Milenio*, Instituto de Geografía, UNAM, México, pp. 120-129.

- Mateo, J. (2002), *Geografía de los paisajes*, Facultad de Geografía, Universidad de La Habana, Cuba, MES.
- Mateo, J. y M. A. Ortiz (2001), "La degradación de los paisajes como concepción teórico-metodológica", Serie Varia, Nueva Época, No. 1, Instituto de Geografía, UNAM, México.
- Moreno-Casasola, P. (1997), "Vegetation differentiation and environmental dynamics along the Mexican Gulf coast. A case study: Morro de La Mancha", in Vander Maarel, E. (ed.), *Dry Ecosystems*, cap 27, vol. 2C, Elsevier Publishing Co., Amsterdam, pp. 469-482.
- Moreno-Casasola, P., E. Maarel, S. Castillo, M. L. Huesca e I. Pisanty (1982), "Ecología de la vegetación de dunas costeras: Morro de La Mancha, Veracruz", *Biótica* 7 (4):491-526.
- Moss, M. R. (2001), "Preamble", Van der Zee, D. e I. S. Zonneveld (eds.), *Landscape ecology applied in land evaluation, development and conservation*, ITC pub. 81, IALE pub. MM-1, ix-x.
- Nichols, W. F., K. T. Killingbeck y P. V. August (1998), "The influence of geomorphological heterogeneity on biodiversity. II- A landscape perspective", *Conservation Biology*, 12 (2): 371-379.
- Passos, M. (2000), *A construção da paisagem no Mato Grosso*, Brasil, UNESP-UEM, Brasil.
- Preobrazhenskii, V. S. (1966), *Landshaftnyye issledovaniya*, Edit. Nauka, Moscú.
- Priego-Santander, Á. y L. Rodríguez-Farrat (1998a), "Diversidad de paisajes terrestres", en *Estudio nacional sobre la diversidad biológica en la República de Cuba*, Proyecto PNUMA. CeNBio, Instituto de Ecología y Sistemática, CITMA, pp. 171-174.
- Priego-Santander, Á. y L. Rodríguez-Farrat (1998b), "Riqueza de ecosistemas", en *Estudio nacional sobre la diversidad biológica en la República de Cuba*, Proyecto PNUMA. CeNBio, Instituto de Ecología y Sistemática, CITMA, pp. 174-175.
- Rowe, J. S. (1994), *Biodiversity at landscape level*, prepared for measuring of forest policy and management, British Columbia, February 23-25, Canada.
- Roy, P. S. y S. Tomar (2000), "Biodiversity characterization at landscape level using geospatial modelling technique", *Biological Conservation*, 95(1):95-109.
- Salinas, E., J. A. Quíntela, L. Parga, J. J. Domínguez, F. Chávez, L. Serrano y A. Conde (1999), "Mapa de paisajes, escala 1: 100 000", en *Ordenamiento Ecológico Territorial de Huasca de Ocampo, Hidalgo*, Gobierno del Estado de Hidalgo, Litográfica Turmex, S.A. de C. V., México.
- Snacken, F. y M. Antrop (1983), "Structure and dynamics of landscape system", *Landscape Synthesis*, Geoecological Foundations of Complex Landscape Management, Veda Publ., Bratislava, pp. 10-30.
- Solntsev, N. A. (1984), "El paisaje geográfico natural y algunas de sus regularidades generales" (en ruso), en *Trabajos de la Segunda Reunión de los Geógrafos Soviéticos*, Moscú, pp. 53-57.
- Spiridonov, A. I. (1981), *Principios de la metodología de las investigaciones de campo y el mapeo geomorfológico*, Facultad de Geografía de la Universidad de La Habana, MES, Cuba.
- Statsoft (1998), *Statistica 98 "Edition"*, Kenel release 5.1 M, StatSoft, Inc.
- Stohlgren, T. J., M. B. Coughenour, W. C. Geneva, D. Binkley, M. A. Kalkhan, L. D. Scull, D. J. Buckley y K. Berry (1997), "Landscape analysis of plant diversity", *Landscape Ecology* 12: 155-170.
- Travieso-Bello, A. C. (2000), *Biodiversidad del paisaje costero de La Mancha*, Actopan, Veracruz, tesis de Maestría, Instituto de Ecología, A. C. Xalapa, Veracruz, México.
- Turner, M. G. (1989), "Landscape Ecology: The effect of pattern on process", *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 20:171-197.
- Velazquez, A. y G. Bocco (2001), "Land unit approach for biodiversity mapping", en Van der Zee, D. e I. S. Zonneveld (eds.), *Landscape Ecology Applied in Land Evaluation, Development and Conservation*, ITC pub. 81, IALE pub. MM-1, pp. 273-285.
- Zonneveld, I. S. (1995), *Land ecology: an introduction to landscape ecology as a base for land evaluation, land management and conservation*, SPB Academic Publishing, Amsterdam.

Anexo 1. Paisajes naturales. Cuencas de las lagunas La Mancha, El Farallón y El Llano.
Municipio de Actopan, Veracruz, México

- I- Colinas y llanuras marino-eólicas (H<100 m.), formadas por arenas volcánicas y biodetriticas de granos finos a medios, secas a medianamente húmedas, con selva tropical, comunidades de dunas tropicales, comunidades secundarias y vegetación cultural sobre Arenosoles.**
- 1.1 - Playas arenosas acumulativas, parcialmente cubiertas de herbáceas litorales.
 - 1- *Submeridionales y alargadas (3-6 km).*
 - 2- *En forma de conchas y cortas (<2 km).*
 - 1.2- Cadenas de dunas transversales activas y altas (H<100 m.), secas a ligeramente húmedas, con selva tropical, comunidades costeras, comunidades secundarias y vegetación cultural sobre Arenosoles.
 - 3-*Cimas subrectangulares y ligeramente inclinadas (<10°), con selva baja caducifolia y comunidades herbáceas costeras sobre Arenosol calcáneo.*
 - 4- *Cimas subredondeadas y medianamente inclinadas (10°-20°), con comunidades herbáceas costeras sobre Arenosol calcárico.*
 - 5- *Complejo de crestas centrales y sillas del sistema eólico.*
 - 6- *Laderas fuertemente inclinadas (20°-3CP), con selva baja caducifolia, comunidades herbáceas costeras y pioneras litorales sobre Arenosol luví-calcárico.*
 - 7- *Laderas fuertemente inclinadas (20°-3CP), con comunidades herbáceas costeras y pioneras litorales sobre Arenosol calcáneo.*
 - 8- *Laderas fuertemente inclinadas (20°-30°), con comunidades herbáceas costeras y pioneras litorales sobre Arenosol calcáneo.*
 - 9- *Laderas medianamente inclinadas (10°-20°), con comunidades herbáceas costeras, pioneras litorales y por partes, matorral costero sobre Arenosol calcáneo.*
 - 10- *Laderas suave a ligeramente inclinadas (<10°), con selva baja caducifolia, acahuales, comunidades herbáceas costeras y pioneras litorales sobre Arenosol calcáneo.*
 - 11- *Corrientes efímeras en valles erosivo-acumulativos en forma de V abierta y de caja.*
 - 12- Cadenas de dunas parabólicas antiguas y altas (H<80 m.), ligera a medianamente húmedas, con selva tropical, comunidades costeras, comunidades secundarias y vegetación cultural sobre Arenosoles.
 - 13- *Complejo de crestas centrales y sillas del sistema eólico.*
 - 14- *Laderas fuertemente inclinadas (20°-30°), con selva mediana subcaducifolia, selva baja caducifolia y comunidades herbáceas costeras sobre Arenosol calcáneo.*
 - 15- *Laderas medianamente inclinadas (10°-20°), con selva baja caducifolia, comunidades herbáceas costeras y pastos sobre Arenosoles; úvico y calcáneo.*
 - 16- *Laderas medianamente inclinadas (10°-20°), con selva mediana subcaducifolia, selva baja caducifolia, comunidades herbáceas costeras y por partes, pastos y cultivos sobre Arenosol calcáneo.*
 - 17- *Laderas suave a ligeramente inclinadas (<10°), con selva mediana subcaducifolia, selva baja caducifolia, cultivos y pastos sobre Arenosoles; lúvico y calcáneo.*
 - 18- *Laderas suave a ligeramente inclinadas (<10°), con selva baja caducifolia, comunidades herbáceas costeras y cultivos sobre Arenosol calcáneo.*
 - 19- *Laderas suave a ligeramente inclinadas (<10°), con selva mediana subcaducifolia, selva baja caducifolia, acahuales y comunidades herbáceas costeras sobre Arenosoles; calcáneo y cámbico.*
 - 20- *Laderas suave a ligeramente inclinadas (<10°), con selva mediana subcaducifolia, selva baja caducifolia, comunidades herbáceas costeras y por partes, cultivos, sobre Arenosoles; cámbico y lúvico.*
 - 21- *Corrientes efímeras en valles erosivo-acumulativos en forma de V abierta y de caja.*

Anexo 1. (continuación)

- 14- Cadenas de dunas paralelas activas y bajas (H<20 m.), secas a ligeramente húmedas, con selva tropical, comunidades costeras y comunidades secundarias sobre Arenosol.
- 22- *Complejo de crestas y laderas indiferenciadas, suave a ligeramente inclinadas (<10°), con selva baja caducifolia, acahuales, comunidades herbáceas costeras y pioneras litorales sobre Arenosol calcárico.*
- II- Depresión tectónico-abrasiva, formada por depósitos aluviales y lacuno-palustres poco consolidados, húmeda, con manglar, comunidades secundarias y vegetación cultural sobre Histosoles, Arenosoles, Gleysoles, Solonchak, Phaeozems y Fluvisoles.**
- 11.1- Superficie lacuno-palustre acumulativa, plana a suavemente inclinada (<5°), húmeda a muy húmeda, con manglar, tulary vegetación cultural sobre Histosoles y Arenosoles.
- 23- *Estacional y por partes, permanentemente inundada, con manglar y por partes, tular, cultivos y pastos sobre Histosol fíbrico y Arenosol gleyco.*
- 24- *Estacionalmente inundada con pastos, tulary por partes, restos de manglar sobre Arenosol gleyco.*
- 11.2- Superficie fluvio-lacuno-palustre acumulativa, plana a suavemente inclinada (<5°), húmeda, con manglar, comunidades secundarias y vegetación cultural sobre Gleysoles, Phaeozems, Arenosoles, Fluvisoles y Solonchak.
- 25- *Estacional y por partes, permanentemente inundada, con bosque de manglar, acahuales y pastos sobre Gleysol mólico, Arenosol gleyco y Solonchak térmico.*
- 26- *Estacionaria/mente inundada con pastos, tular, acahuales, cultivos y restos de manglar sobre Gleysol mólico y Fluvisol gleyi-mólico.*
- 27- *Ocasional y por partes, temporalmente inundada, con pastos, acahuales, cultivos, frutales y tular sobre Phaeozems háplico y Fluvisol gleyi-mólico.*
- 28- *Ocasional y por partes, temporalmente inundada, con pastos y cultivos, frutales y restos de manglar sobre Arenosol cambi-gleico.*
- 29- *Ocasionalmente inundada, con pastos y cultivos sobre Arenosol luvi-gleico.*
- 30- *Cauce y plano de inundación de corrientes permanentes en forma de cubeta.*
- 31-*Cauce y plano de inundación de corrientes temporales en forma de cubeta.*
- 11.3- Lagunas costeras poco profundas (P<3m) y salobres, rodeadas de manglares.
- 32- *De trampa de post-acantilado, con fondos arcillosos y limo-arenosos.*
- 33- *De trampa de post-barras, con fondos areno-limosos.*
- III- Valles tectónico-fluviales acumulativos, formados por depósitos aluviales poligenéticos poco consolidados, medianamente húmedos, con vegetación cultural y comunidades secundarias sobre Vertisoles, Phaeozems y Fluvisoles.**
- 33.1- Terrazas fluviales indiferenciadas, ligeras a medianamente húmedas, con vegetación cultural y comunidades secundarias sobre Vertisoles, Phaeozems y Fluvisoles.
- 34- *Colinas aluviales suavemente inclinadas (2°-5°) y de cimas planas (<2°), con cultivos y pastos sobre Fluvisol terri-eútrico.*
- 35- *Superficie ocasionalmente inundada y suavemente inclinada (<5°), con acahuales, cultivos, frutales, y pastos sobre Phaeozems háplico.*
- 36- *Superficie temporalmente inundada y suavemente inclinada (<5°), con acahuales, pastos, cultivos y frutales sobre Vertisol fluvi-eútrico.*
- 37- *Superficie ocasionalmente inundada y suavemente inclinada (<5°), con pastos, frutales, cultivos, y por partes, acahuales, sobre Fluvisol eútrico*
- 38- *Cauce y plano de inundación de corrientes permanentes en forma de caja.*
- 39- *Cauce y plano de inundación de corrientes temporales en forma de caja.*
- IV- Montañas bajas y alturas tectónico-estructurales (H<800 m.), formadas por rocas y depósitos ígneos, ligeramente húmedas a húmedas, con selvas y matorrales tropicales, comunidades secundarias y vegetación cultural sobre Cambisoles, Leptosoles y Luvisoles.**
- IV.1- Alturas volcánico-abrasivas (H<100 m.), formadas por andesitas basálticas, ligeramente húmedas, con comunidades costeras tropicales, vegetación cultural y comunidades secundarias sobre Cambisoles y Leptosoles.

Anexo 1. (continuación)

- 40- *Cimas subredondeadas y fuertemente inclinadas (20°-30°), con acahuales y pastos sobre Cambisol eútrico.*
- 41- *Cimas planas y suavemente inclinadas (2°-5°), con pastos sobre Cambisol eútrico.*
- 
- 42- *Complejo de sillas y parteaguas denudo-gravitacionales.*
- 43- *Laderas fuertemente inclinadas (20°-30°), con matorral costero y pastos sobre Cambisol eutri-pétrico.*
- 44- *Laderas medianamente inclinadas (1CP-20°), con acahuales y por partes, pastos sobre Cambisol eútrico.*
- 45- *Laderas suaves a ligeramente inclinadas (<10°), con acahuales y pastos sobre Cambisol eútrico.*
- 46- *Acantilado abrasivo fuertemente inclinado (20°-30°) y de cima en forma de picacho, con complejo de vegetación de costa rocosa sobre Leptosol lítico-distríctico.*
- 47- *Playa rocosa acumulativo-abrasiva, con cantos y bloques desprovistos de vegetación.*
- 
- 48- *Corrientes intermitentes en valles erosivo-acumulativos en forma de V abierta y de caja.*
- IV.2- *Montañas bajas volcánico-denudativas (H<800 m.), formadas por andesitas basálticas, húmedas, con selva tropical, comunidades secundarias y vegetación cultural sobre Cambisoles y Leptosoles.*
- 49- *Cimas y complejos de cimas en forma de picachos, muy fuertemente inclinadas a abruptas (30°-45° y >45°), con selva baja caducifolia, acahuales y pastos sobre Leptosol Utico y por partes, Cambisol eútrico.*
- 50- *Cimas y complejos de cimas en forma de picachos, muy fuertemente inclinadas a abruptas (30°-45° y >45°), con pastos y acahuales sobre Leptosol Utico y Cambisol eútrico.*
- 51- *Cimas y complejos de cimas subredondeadas, mediana a fuertemente inclinadas (10°-30°), con selva baja caducifolia, y pastos sobre Leptosol lítico.*
- 52- *Cimas y complejos de cimas subredondeadas, medianamente inclinadas (20°-30°), con selva baja caducifolia, acahuales y pastos sobre Leptosol Utico y Cambisol eútrico.*
- 
- 53- *Complejo de sillas, parteaguas, estribos y pasos denudo-gravitacionales.*
- 54- *Laderas muy fuertemente inclinadas a abruptas (3CP-45° y >45°), con selva baja caducifolia, acahuales y pastos sobre Leptosol Utico.*
- 55- *Laderas fuertemente inclinadas (30°-45°), con selva baja caducifolia, acahuales y pastos sobre Leptosol lítico.*
- 56- *Laderas medianas a fuertemente inclinadas (10°-30°), con selva baja caducifolia sobre Leptosol Utico y por partes, Cambisol eútrico.*
- 57- *Laderas medianas a fuertemente inclinadas (10°-30°), con pastos, acahuales y por partes cultivos y frutales sobre Leptosol Utico y Cambisol eútrico.*
- 58- *Laderas suaves a ligeramente inclinadas (<10°), con selva baja caducifolia y pastos sobre Cambisol eútrico.*
- 59- *Laderas suaves a ligeramente inclinadas (<10°), con pastos y por partes, acahuales y frutales sobre Cambisol eútrico.*
- 
- 60- *Arroyos y cañadas de corrientes temporales en valles erosivos en forma de V cerrada.*
- 
- 61- *Arroyos y cañadas de corrientes temporales en valles erosivo-acumulativos en forma de V abierta.*
- 62- *Laguna tectónica de agua dulce, profunda (P<10m.), con fondo arcillo-limoso.*
- 
- IV.3- *Montañas bajas volcánico-erosivas (H<600 m), formadas por depósitos piroclásticos intensamente fracturados e intemperizados, húmedas, con selva tropical, comunidades secundarias y vegetación cultural sobre Cambisoles, Leptosoles y Luvisoles.*
- 63- *Cimas y complejos de cimas en forma de cuchillas, medianamente inclinadas (10°-20°), con selva baja caducifolia sobre Luvisol crómico.*
- 64- *Cimas y complejos de cimas redondeadas y en forma de picachos, medianas a muy fuertemente inclinadas (10°- 45°), con acahuales y pastos sobre Leptosol Utico, Luvisol crómico y Cambisol eútrico.*
- 65- *Cimas y complejos de cimas subredondeadas, ligera a medianamente inclinadas (5°-20°), con acahuales y pastos sobre Leptosol Utico, Cambisol eútrico y Luvisol crómico.*
- 
- 66- *Complejo de sillas, parteaguas, estribos y pasos denudo-gravitacionales.*

Anexo 1. (continuación)

- 63- *Cimas y complejos de cimas en forma de cuchillas, medianamente inclinadas (10°-20°), con selva baja caducifolia sobre Luvisol crómico.*
- 64- *Cimas y complejos de cimas redondeadas y en forma de picachos, medianas a muy fuertemente inclinadas (10°-45°), con acahuales y pastos sobre Leptosol lítico, Luvisol crómico y Cambisol eútrico.*
- 65- *Cimas y complejos de cimas subredondeadas, ligera a medianamente inclinadas (5°-20°), con acahuales y pastos sobre Leptosol lítico, Cambisol eútrico y Luvisol crómico.*
- 66- *Complejo de sillas, parteaguas, estribos y pasos desnudo-gravitacionales.*
- 67- *Laderas muy fuertemente inclinadas a abruptas (30°-45° y >45°), con selva baja caducifolia y pastos sobre Luvisol crómico y por partes, Leptosol lítico.*
- 68- *Laderas muy fuertemente inclinadas a abruptas (30°-45° y >45°), con acahuales y pastos sobre Leptosol lítico, Cambisol eútrico y Luvisol crómico.*
- 69- *Laderas medianas a fuertemente inclinadas (10°-30°), con pastos, acahuales y por partes cultivos sobre Leptosol lítico y por partes, Cambisol eútrico y Luvisol crómico.*
- 70- *Laderas suaves a ligeramente inclinadas (<10°), con pastos y por partes, acahuales y cultivos, sobre Luvisol crómico, Cambisol eútrico y por partes, Leptosol lítico.*
- 71- *Arroyos y cañadas de corrientes temporales en valles erosivos en forma de V cerrada.*
- 72- *Arroyos y cañadas de corrientes temporales en valles erosivo-acumulativos en forma de V abierta.*

Otros Símbolos

