

# Caracterización físico-geográfica del paisaje conocido como "bajos inundables". El caso del Área Natural Protegida Balamkín, Campeche

Alvaro Gerardo Palacio Aponte\*  
Rodolfo Noriega Trejo\*\*  
Pedro Zamora Crescendo\*\*\*

Recibido: 14 de mayo de 2002  
Aceptado en versión final: 26 **septiembre** de 2002

**Resumen.** Este trabajo describe el paisaje conocido como "bajos inundables" en el sureste del estado de Campeche, donde se observó que, funcionalmente, los bajos no se restringen a planicies acumulativas con suelos periódicamente inundados (gleysoles) y vegetación hidrófila (palo de tinte), sino que se encuentran estrechamente vinculados a las geoformas y ecosistemas adyacentes. Para explicar esta correlación se describe la importancia de todos los componentes del paisaje, destacando florística y ecológicamente el papel de la vegetación como indicador de la dinámica del sistema.

**Palabras clave:** Selva baja subperennifolia, Ecología del paisaje, cárstico.

## Physico-geographical characterization of the landscape denominated flood-prone lowlands. The case of the Protected Natural Reserve Balamkín, Campeche

**Abstract.** This paper describes landscape areas locally known as flood-prone lowlands, found in southeastern Campeche, Mexico. Functionally, these are not restricted to cumulative plains covered with flooded soils (gleysols) and waterborne vegetation ("palo de tinte"), as suggested in the past. This study demonstrates that these landscape areas are closely linked and correlated to geoforms and adjacent ecosystems. In order to support these correlations, all landscape components are described, and the importance and ecological role of vegetation as a biological indicator of the system's dynamics are highlighted.

**Key words:** Low tropical forest, landscape ecology, karstic.

### INTRODUCCIÓN

Desde mediados del siglo pasado (1950), los estudios fisiográficos regionales o los puntuales autoecológicos fueron cediendo gradualmente sus perspectivas ante concepciones teórico-metodológicas más integrales del medio ambiente. De este modo, la visión fisiográfica del espacio fue incorporando conceptos ecológicos y viceversa, fusionando entonces objetos de estudio y cuerpos teóricos para dar origen a una nueva disciplina conocida como Ecología del paisaje. Es así que los estudios sobre los paisajes ya descritos en el pasado empiezan naturalmente a evolucionar hacia una concepción conjunta de las interrelaciones entre los componentes (bióticos y abióticos) del paisa-

saje y su expresión territorial.

Justamente con la idea de actualizar la visión tradicional de los paisajes, en este trabajo se aplica la Ecología del paisaje para caracterizar un ambiente cárstico único conocido en la península de Yucatán con el nombre de "bajos inundables" (BI).

En la terminología maya los BI son conocidos como *ak'alches*. Los vocablos que componen este término son: *akal*, que significa pantano y *che*, árbol o vegetación, y se refiere a depresiones del terreno inundadas temporal o permanentemente, más o menos amplias y arboladas (Duch, 1991). El término incluye interacciones hidrológicas y bióticas, por lo que es un concepto ideográfico inte-

\* Centro EPOMEX (Ecología, Pesquerías y Oceanografía del Golfo de México), Universidad Autónoma de Campeche, Av. Agustín Melgar y Juan de la Barerra s/n, 24030, Campeche. E-mail: gpalacio@majl.uacam.mx

\*\* CEDESU (Centro de Desarrollo Sustentable y Aprovechamiento de la Vida Silvestre), Universidad Autónoma de Campeche, Av. Agustín Melgar s/n, 24030, Campeche, México.

\*\*\*CIHS (Centro de Investigaciones Históricas y Sociales), Universidad Autónoma de Campeche, Av. Agustín Melgar s/n, 24030, Campeche, México.

gral, típico de la lengua maya.

Los estudios acerca de la agricultura prehispanica han descubierto evidencias de aprovechamientos agrícolas en los BI mediante acondicionamientos hidráulicos conocidos actualmente como campos elevados (*Ibid.*). Sin embargo, este aprovechamiento intensivo se interrumpió antes de la llegada de los españoles por razones aún desconocidas y se ha reactivado de forma intermitente desde la época colonial hasta la actualidad.

Durante la época colonial en Campeche fue explotado hasta casi su extinción el palo de tinte, elemento vegetal representativo de los BI, sin embargo, y debido a la inaccesibilidad del terreno, se mantuvieron algunos bosques aislados en los alrededores de las aguadas. Posteriormente ya en el siglo XX, entre 1900 y 1950, la explotación del chicle y maderas preciosas fueron actividades económicas importantes para la región. De éstas sólo quedaron los caminos de los chicleros y el arrastre de las maderas hacia los tumbos y aserraderos de Zoh Laguna y San Antonio Soda (Ponce, 1990; Konrad, 1999). Posteriormente, a fines de los años sesenta, se construyó la principal vía de comunicación transpeninsular, la carretera Escárcega-Chetumal. Esta importante carretera trajo consigo el poblamiento espontáneo a lo largo del camino, iniciándose así, con apoyo del gobierno federal, la colonización formal en la región y la subsecuente presión de caza sobre cérvidos, felinos y otras especies ahora en peligro de extinción. A pesar de esta presión antrópica sobre los recursos, la importancia y función ecológica intrínseca de este paisaje se ha mantenido. Por esto es importante caracterizar la biota aún existente, su función ecológica como hábitat, conector biológico natural y centro de dispersión de las especies animales y vegetales de la región.

Actualmente se conocen en Campeche las planicies palustres y fluviales de la Laguna

de Términos, los Petenes y los lomeríos y planicies elevadas de Calakmul. Sin embargo, los BI han recibido poca atención por parte de los estudiosos de las ciencias naturales, por lo que el conocimiento de éstos es todavía disperso e insuficiente. Algunos estudios en la península de Yucatán en que se ha caracterizado este paisaje son los de Standley (1930;1935), Lundell (1934), Miranda (1958), Rico-Gray (1982), Flores (1987), Flores y Espejel (1994), Hernández (1985), Olmsted y Durán (1986) y Duch (1989). Todos, en general, coinciden con la visión de Hernández y Duch en donde las planicies acumulativas inundadas, los suelos hidromórficos y la vegetación de selva baja inundable son las principales características. A pesar del evidente valor de la información incluida en estos trabajos, es todavía un paisaje poco explorado, por lo que sigue careciendo de descripciones detalladas a niveles locales. Igualmente, no se ha destacado su trascendental importancia como humedal terrestre de características únicas en zonas cársticas.

Este trabajo se enfoca en la visión corológica y funcional de los bajos inundables representativos del sureste de Campeche dentro de los límites del Área Protegida Estatal denominada Balamkin. Pretende contribuir al conocimiento de los BI, caracterizando sus principales componentes paisajísticos y enfatizando el estudio de la vegetación, por considerarla un indicador ecológico o bioindicador que permite inferir a través de su presencia la existencia de determinadas condiciones o de otros elementos correlativos (Etter, 1989). Igualmente, permite delimitar con mayor precisión y de forma complementaria las fronteras de las unidades del paisaje.

## ÁREA EN ESTUDIO

El área representativa para este estudio está asociada al conocimiento del Área Protegida Estatal conocida como Balamkin (EPOMEX-

CEDESU-CIHS-ECOSUR-Chetumal, 1999). Se sitúa hacia el sureste del municipio de Champotón, Campeche, entre los 18° 50' y 19° 10' de latitud norte y los 89° 40' y 90° 10' de longitud oeste (Figura 1). Presenta altitudes entre los 100 y 300 msnm. Dentro de las 110 000 ha que cubre se encuentran bien representados los bajos inundables y sus comunidades vegetales, así como los ecosistemas asociados. Forma parte del sistema de bajos inundables en zonas cársticas del sur de Campeche y Quintana Roo. Asimismo, ecológica y funcionalmente se integra a la parte noroeste de la Reserva de la Biosfera de Calakmul. En Campeche, los bajos inundables en general se ubican entre el paralelo 20° de latitud norte, la frontera con Guatemala y las planicies aluviales asociadas al río Usumacinta.

## MATERIALES Y MÉTODOS

El trabajo se realizó en tres fases: preliminar, de campo y final. En la fase preliminar se recopiló la información bibliográfica y carto-

gráfica existente, seleccionando los aspectos ecológicos relevantes de los bajos inundables. Se realizó una clasificación supervisada de una imagen Landsat TM del 10 de febrero de 1998. Los campos de entrenamiento fueron seleccionados a partir de un compuesto de falso color 4,3,2 (RGB) y se aplicó el algoritmo de máxima verosimilitud, que asume histogramas donde las bandas tienen una distribución normal que incluye la mayoría de las respuestas espectrales asociadas a las variables paisajísticas. A partir de la clasificación supervisada, se determinó una primera aproximación de la distribución de la vegetación en cuatro clases. Se diseñó un muestreo estratificado asociado a la distinta respuesta fenológica de la vegetación y que considera la accesibilidad en campo. En función de estos criterios, se trazaron dos rutas longitudinales preferentes de exploración este-oeste en el norte y el sur del área de estudio. Sobre éstas se construyeron perfiles topográficos a los que posteriormente se les anexarían los datos recolectados en campo.

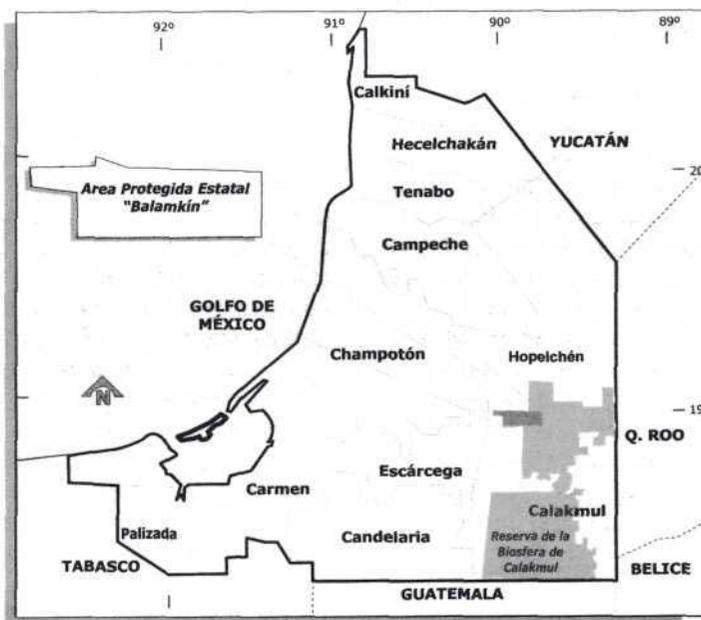


Figura 1. Ubicación de área en estudio.

A partir de las rutas de colecta y verificación determinadas en la fase preliminar, en la fase de campo se caracterizaron las diferentes unidades geomórficas, diferenciando la forma de las pendientes (cóncavas, convexas o rectilíneas), las inclinaciones del terreno (nunca superiores a 15°), exhumación de regolita e identificación de deluviones, proluviaciones y coluviones y las condiciones de sustrato preferenciales para los tipos de vegetación presente. Estos últimos fueron tipificados con base en la clasificación de Miranda y Hernández (1963) y Miranda (1958) mediante criterios fisonómicos y florísticos.

El material botánico recolectado sobre rutas georeferenciadas se identificó y ordenó siguiendo la clasificación de Cronquist (1981) y Dahlgren *et al.* (1985), para posteriormente integrarlo al herbario del Museo de la Biodiversidad Maya (MBM) del Centro de Desarrollo Sustentable y Aprovechamiento de la Vida Silvestre (CEDESU) y el herbario (UCAM) del Centro de Investigaciones Históricas y Sociales (CIHS) de la Universidad Autónoma de Campeche.

En la fase final, y a partir de la información georeferenciada obtenida en la fase de campo, se verificó la clasificación supervisada preliminar de la imagen Landsat, realizando ajustes mínimos a la tipología preliminar. Al correlacionar los puntos de muestreo con la clasificación preliminar se encontró un 90% de confiabilidad. Esto debido a que la imagen es de la época seca y se encuentra especialmente nítida, permitiendo diferenciar con claridad la respuesta fenológica de la vegetación. A partir de los ajustes se generó la cobertura digital para el cálculo de áreas por tipo de vegetación y la delimitación de las unidades del paisaje.

## RESULTADOS

A partir del axioma de integración y diferenciación que indica que el todo es más que

la suma de sus partes en sentido cualitativo-estructural más que en sentido cuantitativo sumativo (Naveh y Lieberman, 1984), se describen los componentes fenosistémicos o visibles del paisaje. Los componentes estructurantes que determinan el funcionamiento del territorio son físicos o abióticos como la geología (sustrato sólido primario del paisaje), el relieve como reflejo de la estructura geológica en superficie, el clima como modificador inicial del relieve y el paisaje y el agua (componente hidrológico). Por otra parte, los bióticos o componentes indicadores de la síntesis de las interrelaciones del paisaje son: la fauna, la flora y el complejo de la cobertura vegetal; el suelo como interfase entre los abióticos y bióticos (Zonneveld, 1995). Los bióticos reflejan significativamente las características ecológicas, el estado evolutivo y los grados de modificación natural o antropogénica del paisaje. A continuación se explican los componentes más relevantes del funcionamiento ecológico de los BI.

- *Componentes físicos*

### *Componente geológico-geomorfológico*

La plataforma yucateca está compuesta por rocas sedimentarias mesozoicas y cenozoicas que presentan un grosor de 3 500 m, descansando sobre un basamento paleozoico (Lugo *et al.*, 1992). La componen calizas compactas de micro a macrocristales de calcita cuyo color varía del blanco al crema (López Ramos, 1975). La intensa formación de cristales explica la ausencia de fósiles determinables. Son rocas de origen marino de facies bentónicas en mares someros. Este origen permitió la formación de estratos diferenciables, por lo que las geoformas cársticas de la región no están asociadas a volúmenes masivos de roca.

La estructura geológica regional muestra que la península de Yucatán inició su emersión sobre el nivel del mar durante el Oligoceno-

Mioceno (37 m.a.) en la porción meridional (Lugo *et al.*, 1992). Este desarrollo permite suponer que la porción meridional fue, en ese período, semejante a la planicie septentrional actual.

La estructura general del relieve tiene una relación estrecha con la estructura geológica profunda, aparentemente constituida por dos grandes bloques, uno septentrional y otro meridional. La región es tectónicamente estable y no deformada por esfuerzos tanguenciales desde el Cretácico. En la medida que se produce el ascenso continental, el relieve adopta, primero, una morfología de terrazas estructurales a diferentes niveles altitudinales, afectadas por denudación, erosión diferencial y disolución en diferentes tiempos e intensidades. Este proceso propició la alternancia de lomeríos afectados por erosión laminar, torrenteras modeladas por erosión lineal y depresiones u hondonadas caracterizadas por la acumulación deluvial y de arrastre de los residuales de descal-

cificación de la caliza (terra rosa).

Hacia la parte este del área en estudio, conocida regionalmente como Meseta Baja de Zoh-Laguna (Figura 2), se encuentran los lomeríos que alternan con hondonadas. Entre éstos aparecen las torrenteras que concentran los escurrimientos en época de lluvias a manera de cauces fluviales.

Los lomeríos en la región pueden alcanzar hasta 300 m de altitud y representan la parte de la península de Yucatán con mayor altitud promedio. Aunque topográficamente no forman parte de los "bajos inundables" típicamente conceptualizados, sí constituyen el mismo sistema hidrológico y de flujos superficiales de materia y energía. Los lomeríos presentan cimas epicársticas redondeadas y cúpulas bajas típicas de ambientes cársticos tropicales de estadios evolutivos en madurez. La relación grado de evolución cárstica-expresión morfológica se basa en la interpretación de los modelos empleados por

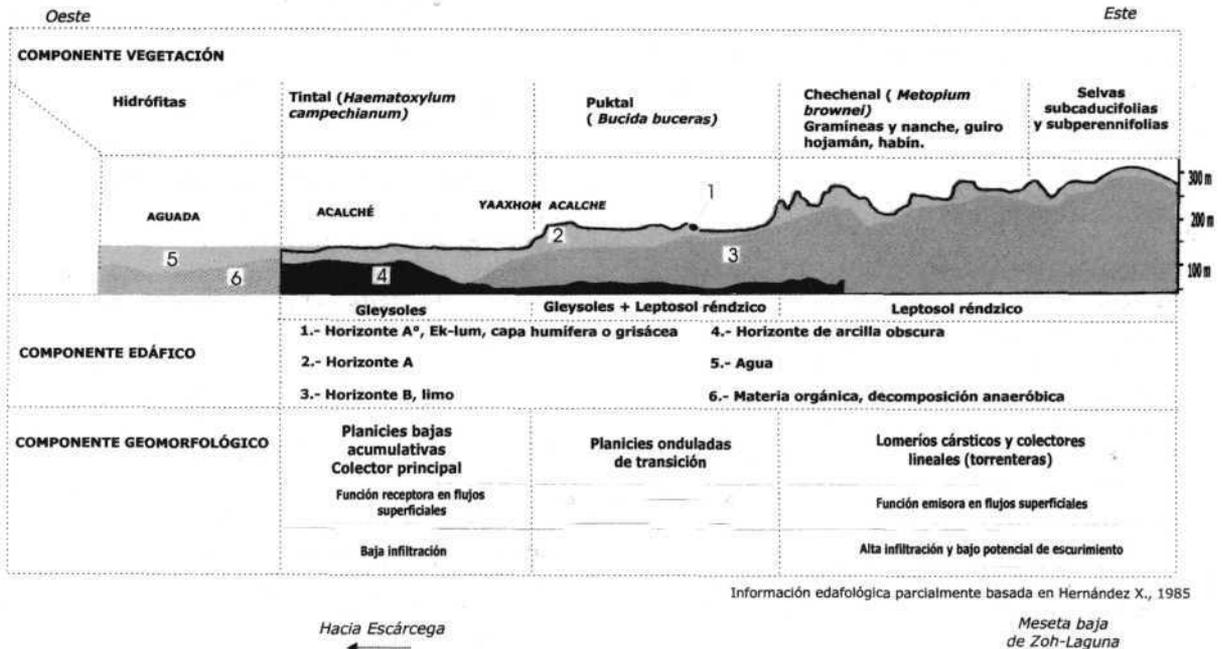


Figura 2. Perfil geomorfológico ambiental longitudinal del área de estudio.

Grund (1914), Cvijic (1918) y Llopis (1970), que mencionan cuatro etapas generales de evolución: reciente, juventud, madurez y tardía de relictos (senectud). Cabe aclarar que estas etapas muestran una evolución lineal, que puede ser modificada por diferentes grados y estilos tectónicos y sus correspondientes condicionantes ambientales exógenas.

Los ambientes geomorfológicos receptores (Figura 2) son planicies semicóncavas u hondonadas amplias limitadas por elevaciones calcáreas. Su origen está vinculado a los ciclos de la actividad disolutiva y erosiva. Se identifican sobre un relieve negativo de fondo plano con extensos depósitos deluviales y eluviales, bajo los cuales puede haber cavidades con circulación vertical y horizontal o en donde se dispone el nivel base de un horizonte impermeable.

Cuando la planicie acumulativa es cubierta por extensos depósitos de arcillas no solubles de la caliza, pueden llegar a azolvar el nivel superficial, debido al exceso de estos depósitos, deteniéndose el desarrollo de tales formas, incluso pueden formarse cuerpos de agua (aguadas), debido a la impermeabilidad de la terra rosa que impide que el agua se siga infiltrando (Ortiz, 2002).

### *Componente climático*

La distribución y variación de los elementos climáticos es fundamental para la pedogénesis y la colonización y desarrollo de la vegetación. Para el área en estudio el clima es Awo (i')g, (García, 1973), es decir, cálido subhúmedo con régimen de lluvias en verano, un 5% de lluvia invernal y poca oscilación térmica (5-7 °C). Corresponde a las estaciones meteorológicas de Dzibalchén hacia el norte y Zoh-Laguna hacia el sureste. Ambas tienen el mismo clima y representan la homogeneidad climática característica de la región.

En el climograma de Zoh-Laguna (Figura 3)

se muestra que la temperatura promedio mensual a lo largo del año es superior a los 21° C y las oscilaciones térmicas anuales no rebasan los 6° C. Las temperaturas son ligeramente menores al final del otoño y el invierno (noviembre a febrero) y las más altas se presentan en mayo y junio. La ausencia de heladas concede a los bajos inundables un alto potencial agroclimático.

Las precipitaciones anuales varían entre los 1 000 y los 1 200 mm, concentrándose entre mayo y octubre. El mes más lluvioso es septiembre y los más secos son febrero y marzo (Figura 3). Aunque la precipitación no es tan abundante como en las selvas altas perennifolias del sureste de México, el bajo régimen de infiltración en las planicies acumulativas evita la caída del 75% de las hojas de los árboles en la época seca, sobre todo en el colector principal y las torrenteras.

La humedad relativa es superior al 70%, lo que revela un bajo efecto de la continentalidad en la región. Predominan los vientos del sureste durante todo el año, a excepción del invierno, cuando el avance de los frentes fríos (nortes) favorece los vientos frescos del noreste.

Durante la temporada seca del año (Figura 3) se genera un estrés hídrico importante en toda la región, sin embargo, los "bajos inundables" mantienen la cantidad de agua suficiente para darle refugio a las especies animales, aún en condiciones de extrema sequía.

El conjunto de condiciones climáticas propicia la rápida germinación y restablecimiento de la vegetación. Es decir, que el potencial de regeneración natural es alto debido a la ausencia de condiciones extremas en el clima, por lo que si se detienen los ritmos actuales de perturbación humana, la recuperación natural, aunque con vegetación secundaria, sería rápida.

### Climograma de Zoh-Laguna

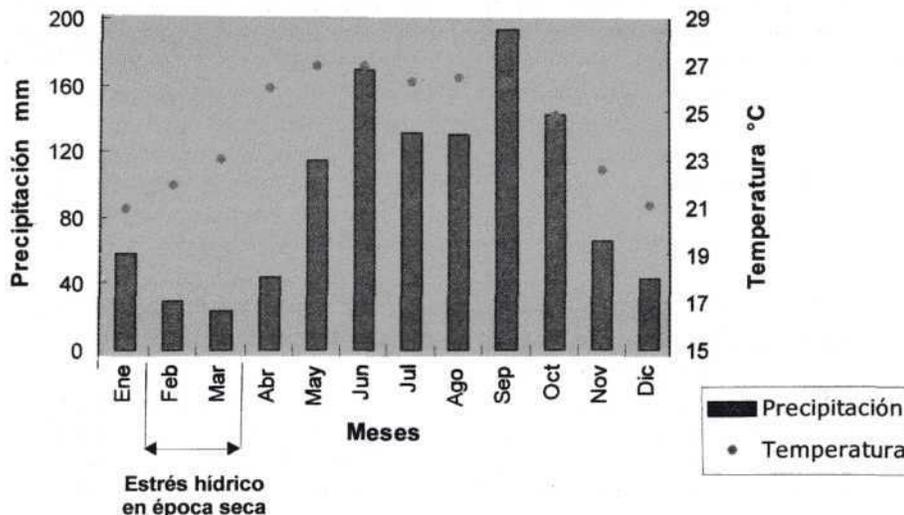


Figura 3. Climograma representativo de la región (Zoh- Laguna, Campeche).

#### Componente hidrológico

La inundabilidad de los bajos es un concepto clave en su definición y está necesariamente asociado al balance entre el escurrimiento, la infiltración y las precipitaciones. Los bajos inundables condicionan su dinámica ecológica a los cuerpos de agua permanentes, áreas de inundación marginal semipermanente anual y semipermanente extraordinaria. Esto determina la disponibilidad de agua para procesos pedogenéticos y dispersión de especies vegetales. Miranda (1958) señala que muchos de los bajos inundables se han formado a partir de lagos someros, cuyas antiguas cuencas se han venido rellenando con sedimentos que arrastran los escurrimientos superficiales hasta sus fondos. En la época seca, alcanzan una posición más alta que el nivel de las aguas freáticas.

El funcionamiento hidrológico integral está

constituido por los lomeríos contiguos a los ambientes deposicionales, con sus colectores lineales (torreteras), las planicies onduladas de transición y los colectores principales o planicies bajas acumulativas (Figura 2). Funcionan como cuencas endorreicas atípicas para ambientes cársticos, en donde la infiltración y la disolución propician comunicación directa entre estructuras hipocársticas y cuerpos de agua superficiales. En algunos bajos se encuentran resurgencias cársticas permanentes conocidas en la región como aguadas.

Los regímenes de infiltración están estrechamente vinculados con los grupos texturales y el fracturamiento de la regolita. En los lomeríos la permeabilidad se encuentra entre rangos de rápida a muy rápida, es decir de 12.5 y 35 cm/hora respectivamente. Por el contrario, las planicies oscilan entre permeabilidades lentas y moderadas de 0.5 y 12.5 cm/hora respectivamente. Estas dife-

rendas confieren a los bajos inundables ciertas particularidades. Debido a la alta infiltración en los lomeríos, sus aportes por flujos de materia y energía hacia las partes bajas, se concentran prácticamente en la época de lluvias, donde la erosión hídrica y los torrentes propician el lavado de la capa superficial del suelo hacia las planicies acumulativas.

- **Componente de interfase**

*Componente edáfico*

Los suelos de los bajos inundables están compuestos por residuales de las fracciones insolubles de las rocas carbonatadas. Localmente existen aportes por coluviones, resultado del intemperismo biológico. Muestran en general un drenaje deficiente, por lo que su pedogénesis está condicionada a la presencia relativa de agua. A partir de las aguadas, como cuerpos de agua superficiales permanentes, se encuentran en cantidad decreciente de agua alrededor de ellas los *ak'alches* o suelos inundados; consecutivamente, en las márgenes menos inundadas, se ubican los suelos conocidos en lengua maya como *ya'axhom ak'alche*, que corresponden a especies arbóreas como *Metopium brownei* y, finalmente, se presentan los suelos automórficos (leptosol réndzico) sobre los que se desarrolla una mezcla de gramíneas y árboles de selvas subcaducifolias y subperennifolias (Figura 2).

En lugares donde la altura del suelo es ligeramente más elevada que la de las aguadas, el nivel de las aguas estancadas

varía lo suficiente para que en ciertas épocas del año la superficie del suelo se encuentre libre de las mismas, dando origen al gleysol mólico (FAO-UNESCO, 1999). Con frecuencia la superficie del suelo es ondulada, de manera que pequeños montículos se alternan con ligeras hondonadas. Se encuentra un horizonte Ao bien desarrollado, y el horizonte B muestra un alto contenido de materia orgánica. Este último, a su vez, está formado por arcilla impermeable color gris oscuro, que descansa sobre material calcáreo en diversos grados de descomposición. El gleysol en diferentes modalidades es el tipo de suelo representativo de los bajos inundables.

Asociados al sistema hidrológico superficial que integran los bajos inundables se encuentran los lomeríos cársticos, en donde predomina el leptosol-réndzico. Es un suelo esquelético poco desarrollado y, por tanto, de poco espesor.

*Componente vegetación*

La vegetación es el componente más significativo de la estructura vertical del paisaje, de su funcionamiento, así como de los regímenes de perturbación natural o humana. Es la última etapa de la sucesión evolutiva de la cobertura del paisaje. Se reconocieron tres tipos de vegetación: selva baja subperennifolia, selva baja caducifolia y selva baja subcaducifolia (Cuadro 1). Estos tipos de vegetación se diferenciaron por los elementos florísticos dominantes y la fisonomía de la comunidad.

Cuadro 1. Tipos de vegetación dominante en el área en estudio

Tipo de vegetación	Superficie	
	(ha)	%
Selva baja subcaducifolia	53 907 843	48.57
Selva baja subperennifolia	38 524 629	34.71
Selva baja caducifolia	18 557 528	16.72
<i>Total</i>	<i>110 990 00</i>	<i>100.00</i>

La estructura de la vegetación en los "bajos inundables" está compuesta por hierbas, arbustos y árboles, predominando estos últimos. Se distribuye a lo largo de un gradiente topográfico que inicia en el colector principal (Figura 2) o partes más bajas del terreno en donde se encuentra la selva baja subperennifolia. En forma ascendente sobre las planicies onduladas de transición se encuentra la selva baja subcaducifolia, y en los lomeríos y sus cimas la selva baja caducifolia (Figura 4).

#### Selva baja subperennifolia

Esta selva es característica de la península de Yucatán y no se encuentra en ninguna otra parte de México (Olmsted *et al.*, 1994). Un rasgo importante de ella es la composición de especies que se adaptan gradualmente al tiempo en que el terreno permanece

inundado. Es común encontrar parches de especies tolerantes a las inundaciones como *Bucida buceras*, *Metopium brownei*, *Camerana latifolia*, *Dalbergia glabra* y *Haematoxylum campechianum*. En sentido estricto y tanto desde el punto de vista edafológico como florístico (Miranda, 1958), esta comunidad es representativa de los "bajos inundables". Se desarrolla en los suelos profundos sin afloramiento de rocas, con alto contenido de arcillas y con una estructura más o menos laminada que corresponde al tipo de suelo gleysol (*ak'alche*). Estos suelos de inundación periódica se ubican sobre el colector principal o de planicies bajas acumulativas y sobre los colectores lineales o torrenteras. La formación de un ambiente méxico, en relación con las otras comunidades, propicia que los elementos arbóreos de este tipo de vegetación no pierdan todas sus hojas en la temporada seca del año.

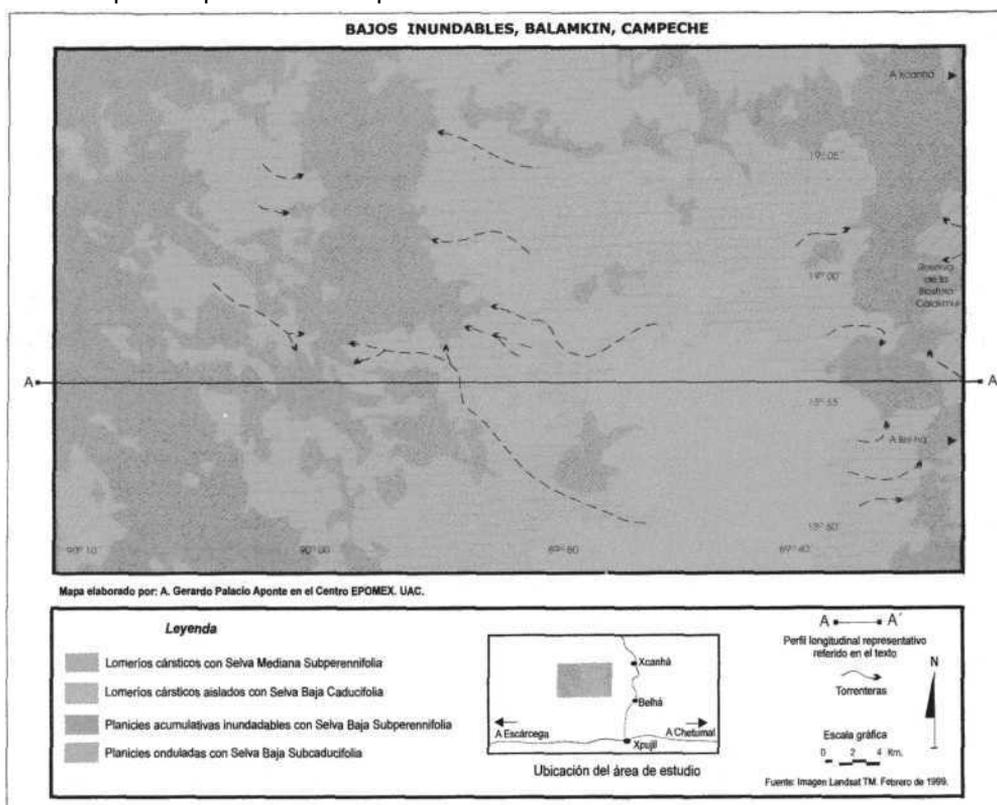


Figura 4. Distribución de los paisajes y la vegetación asociada.

En general, este tipo de vegetación se caracteriza por un estrato arbóreo bajo, con alturas promedio entre 4 y 7 m, donde muchas de sus especies presentan torceduras en sus troncos y se ramifican cerca de la base. La composición florística es diversa debido a la variabilidad ambiental entre la época seca y la lluviosa. Entre las especies más frecuentes que tienen tolerancia ecológica a estas condiciones y que se encontraron en la zona, cabe distinguir *Haematoxylum campechianum*, *Cameraha latifolia*, *Dalbergia glabra*, *Erythrina standleyana*, *Hyperbaena winzerlingii*, *Coccoloba reflexiflora*, *Coccoloba cozumelensis*, *Jacquinia macrocarpa* subsp. *macrocarpa*, *Neomillspaughia emarginata*, *Acacia riparia*, *Lonchocarpus rugosus*, *Guettarda elliptica*, *Asemnantha pubescens*, *Hampea trilobata* y *Panicum* aff. *laxum*. Además de estas especies, es común encontrar algunas especies arbóreas como: *Byrsonima bucidaefolia*, *Metopium brownei*,

*Crescentia cujete*, *Gymnopodium floribundum* y *Mimosa bahamensis* (Figura 5). Especies como *Hyperbaena winzerlingii*, *Neomillspaughia emarginata*, *Lonchocarpus rugosus* y *Jacquinia macrocarpa* subsp. *macrocarpa* también se encuentran en otros ambientes.

Una característica importante de la selva baja subperennifolia es la densidad de vegetación que dificulta su penetración, especialmente en la época de lluvias, debido al gran desarrollo de trepadoras herbáceas y lianas.

En las márgenes de las aguadas existen comunidades monoespecíficas de *Haematoxylum campechianum*, que alcanza una altura de alrededor de 7 m y presenta un tronco ramificado y copas extendidas. Produce una sombra que localmente impide el desarrollo de un estrato herbáceo. Sin embargo, en sitios abiertos donde sí se

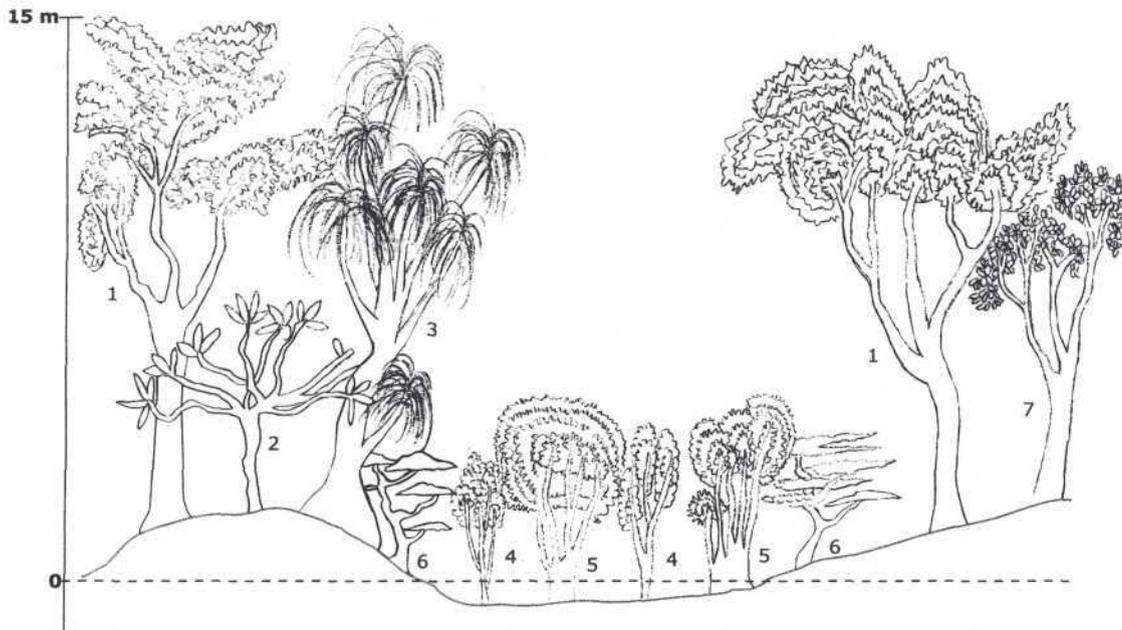


Figura 5. Perfil de vegetación de la selva baja subcaducifolia con un bajo de selva baja subperennifolia. 1. *Guaiacum sanctum*; 2. *Tabernaemontana amygdalifolia*; 3. *Beaucarnea pliabilis*; 4. *Neomillspaughia emarginata*; 5. *Haematoxylum campechianum*; 6. *Acacia riparia*, 7. *Bursera simaruba*

desarrolla este estrato, se establece una gran diversidad de especies en la época de lluvias. Una especie de carácter herbáceo que también forma una comunidad en estas áreas es *Typha dominguensis*, la cual se desarrolla en zonas donde *Haematoxylum campechianum* es poco abundante.

Asociada a esta selva se encuentran especies estrictamente acuáticas que flotan libremente sobre aguadas y cuerpos de agua temporales, como la *Hydromytha laevigata* y *Wolffia columbiana*, y forman un tapete verde que en ocasiones los cubren en su totalidad. Además de estas especies se encuentra *Pistia stratiotes* y ocasionalmente *Nymphaea ampla*.

#### *Selva baja caducifolia*

Esta selva se establece en las partes altas (lomeríos) del área en estudio, por arriba de los 250 m de altitud. Es una comunidad vegetal que crece sobre las cimas y laderas de los lomeríos en suelos someros y pedregosos con poca materia orgánica. No tiene un sustrato geológico y edáfico determinado para su desarrollo (Rzedowski, 1978).

Las raíces de la vegetación en general, especialmente de los árboles, son muy ramificadas y se extienden de manera reticulada en la capa inmediata debajo del suelo, evitando la erosión. Tienen por tanto un papel muy significativo en la fijación y retención del mismo.

Miranda (1958) y Flores y Espejel (1994) reportan la existencia de selva baja caducifolia sólo en el norte del estado de Campeche. Sin embargo, a partir de las observaciones y reportes en campo sobre la fenología de la vegetación y los componentes florísticos, se ha corroborado la existencia de esta cubierta vegetal con una extensión considerable.

La característica más sobresaliente es la baja altura de los componentes arbóreos, entre 8 y 10 m, los cuales se organizan en un solo estrato y la pérdida de sus hojas durante un período de cinco meses o más durante la época seca. Los troncos de los árboles son generalmente cortos, torcidos, fotosintetizadores y ramificados cerca de la base (en la mitad inferior) y las copas muy extendidas y poco densas. La mayoría de las especies son leñosas y de diámetros pequeños, a excepción de los sitios en donde se acumula humedad en el suelo. En los meses de mayor precipitación retoñan y germinan muchas especies de hierbas. Las hierbas perennes poseen rizomas, bulbos o raíces engrosadas y es en la estación lluviosa cuando retoñan para producir nuevos tallos, ramas, hojas o flores.

Entre las especies arbóreas más frecuentes en esta comunidad vegetal se pueden mencionar (Figuras 5 y 6): *Bursera simaruba*, *Coccoloba reflexiflora*, *Pseudobombax ellipticum*, *Thevetia gaumeri*, *Plumeria rubra*, *Piscidia piscipula*, *Cordia gerascanthus*, *Nopalea gaumeri*, *Cochlospermum vitifolium*, *Diospyros cuneata*, *Crotón chichenensis*, *Croton glabellus* y *Lysiloma latisiliquum*.

También se encontraron plantas suculentas de la familia *Cactaceae*, cuya presencia es notable, sobre todo para la región, como es el caso del *Nopalea gaumeri* (Figura 6). Su presencia supone condiciones ambientales asociadas a la poca disponibilidad de agua.

La selva baja caducifolia es especialmente alterada por el hombre debido a la extracción de leña y las quemadas.

Los suelos someros, la exposición de las cimas y laderas al sol, los elevados índices de permeabilidad y la susceptibilidad a los incendios forestales en la época seca, dificultan su regeneración.

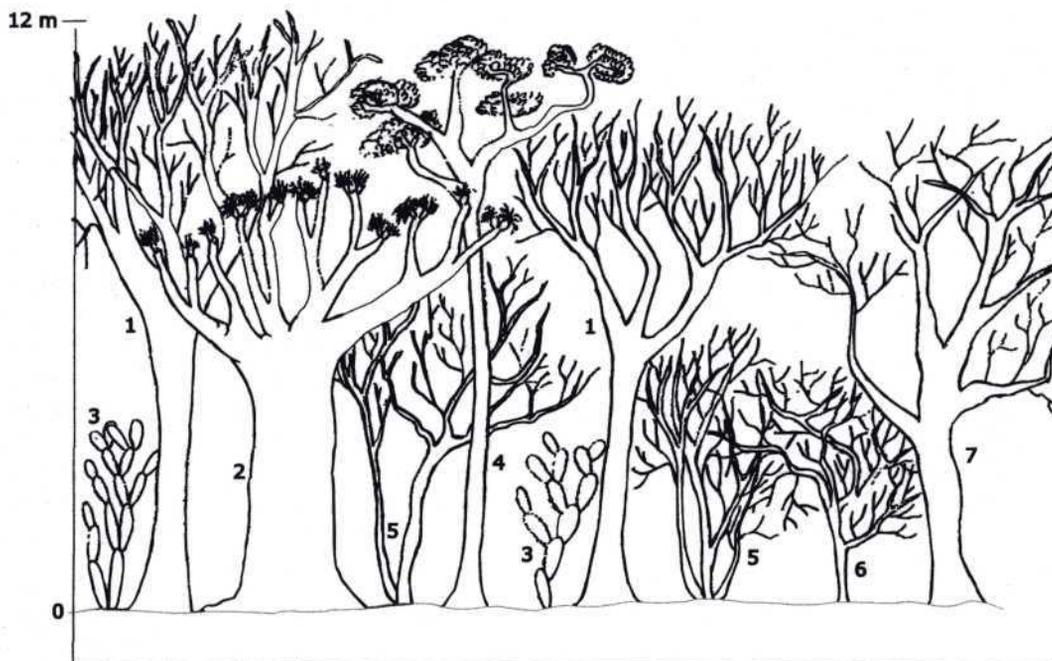


Figura 6. Perfil de vegetación de la selva baja caducifolia. 1. *Tabebuia chrysantha subsp. chrysantha*; 2. *Pseudobombax ellipticum*; 3. *Nopalea gaumeri*; 4. *Cordia gerascanthus*; 5. *Caesalpinia vesicaria*; 6. *Acacia gaumeri*; 7. *Havardia albicans*,

#### Selva baja subcaducifolia

Este tipo de vegetación tiene características semejantes a la selva baja caducifolia, sin embargo, al encontrarse sobre las planicies onduladas de transición que interceptan el manto freático, tiene mayor disponibilidad de agua. Se encuentra sobre suelos pedregosos en donde las raíces de algunos árboles alcanzan la influencia de la humedad. Esto permite que los componentes arbóreos de la selva sean menos caducifolios.

La característica más importante de este tipo de vegetación son las especies arbóreas, que no rebasan los 12 m de altura. Entre las más representativas se encuentran: *Amyris sylvatica*, *Bauhinia divaricata*, *Bourreria pulchra*, *Caesalpinia mollis*, *Caesalpinia vesicaria*, *Ceiba schotti*, *Erythrina standleyana*, *Forchammeria trifoliata*, *Guettarda elliptica*, *Hampea trilobata*,

*Havardia albicans*, *Gliricidia maculata*, *Lonchocarpus rugosus*, *Mimosa bahamensis*, *Phyllostylon brasilense*, *Piscidia piscipula* y *Cochlospermum vitifolium*.

Algunas especies típicas de selvas más húmedas también se encuentran en la selva baja subcaducifolia, aunque quizá con menos frecuencia. Tal es el caso de: *Guettarda combsii*, *Madura tinctoria*, *Olyra glaberrima*, *Platymiscium yucatanum*, *Manilkara chicle*, *M. zapota*, *Talisia olivaeformis*, *Brosimum alicastrum* y *Swietenia macrophylla*.

Un estrato de árboles más bajos y de apariencia arbustiva es dominado principalmente por: *Jacquinia macrocarpa subsp. macrocarpa*, *Sebastiania adenophora*, *Hyperbaena winzerlingii*, *Neomillspaugia emarginata* y *Psidium sartohanum*. Los arbustos forman otro estrato de la comunidad vegetal, la mayoría son de hojas crasas,

revolutas o tomentosas para evitar una mayor evapotranspiración. En este caso se encuentran *Croton glebellus*, *Croton lundelli*, *C. reflexifolius* y *Helicteres baruensis*. Otros elementos poseen espinas, son crasos y de hábito arborescente, por la altura que llegan a desarrollar, *Nopalea gaumeri* es un ejemplo. La especie de palma *Chamaedorea seifrizzi* habita las zonas más cerradas del sotobosque, aunque también se le puede encontrar en algunos claros.

Al igual que en la selva baja caducifolia, las hierbas son más abundantes en el período de mayor humedad del año: *Isocarpa oppositifolia*, *Ruellia inundata*, *Tetramerium nervosum* y *Trasdescantia* sp., son un ejemplo. Otras formas de vida como las bejucoideas, *Philodendron hederaceum* y *Syngonium podophyllum*, prosperan en regiones de mayor humedad. En algunas partes, las copas de los árboles se unen favoreciendo el desarrollo de grandes lianas, como *Vitis tiliifolia* (bejuco de agua), que puede llegar a medir varios metros de longitud, formando así intrincadas redes en el dosel. Las epifitas son más abundantes que en la selva baja caducifolia. Dentro de éstas se tienen: *Aechmea bracteata*, *Tillandsia balbisiana*, *Tillandsia fasciculata*, *Catasetum integerrimum*, *Encyclia belizensis* y *Oncidium ascendens*.

Es importante mencionar que en este tipo de vegetación existe también la especie *Guaiacum sanctum*, pero en agrupaciones perennifolias monoespecíficas, con individuos que llegan a alcanzar hasta 15 m de altura, con fustes rectos y poca ramificación, donde sus copas son muy densas. Otra especie de aspecto arborescente y perennifolia que se encuentra dentro de la selva baja subcaducifolia (Figura 5) es *Beaucamea plibilis* (llamada *tuuk* -en maya- o despeinada), la cual se encuentra en la orilla de los lomeríos lejos de los bajos. Estas agrupaciones son muy particulares de la zona.

## Flora

En la zona se registraron 129 especies, correspondientes a 53 familias y 108 géneros de plantas vasculares. De acuerdo con el listado, las familias mejor representadas son Leguminosae (Mimosaceae, Caesalpiniaceae y Fabaceae), Orquidaceae y Euphorbiaceae. Las leguminosas son reportadas por Flores (1987) como la dominante para la península de Yucatán y, por consecuencia, para los tipos de vegetación registrados. Estos datos muestran que la mayoría de las especies corresponden a la selva baja caducifolia. Es necesario hacer notar que muchas de estas especies se comparten con otros tipos de vegetación, principalmente en las zonas ecotonales.

Por otro lado, de los 129 taxa reportados para la zona 16, el 13%, son endémicos en la península de Yucatán (Cuadro 2). Es importante resaltar que el concepto de endemismo, de acuerdo con Durán *et al.* (1998), se circunscribe a los límites políticos de los estados que conforman la península de Yucatán (Campeche, Quintana Roo y Yucatán). También existen especies que se consideran cuasiendémicas, es decir, todas aquellas que rebasan ligeramente los límites biogeográficos de la península. Esta porción está compuesta por una pequeña fracción de Chiapas (la selva Lacandona y Marqués de Comillas) y Tabasco (la región de Balancán); el norte de Belice, y la región del Petén guatemalteco.

De acuerdo con la Norma Oficial Mexicana NOM-059-ECOL-1994 (Diario Oficial de la Federación, 1994), en donde se enumeran las especies mexicanas de la flora y fauna terrestres y acuáticas, así como el estatus de riesgo y protección especial de las 119 especies de flora vascular reportada para este estudio, cuatro de ellas aparecen en dicha norma, 3 están amenazadas y una requiere de protección especial (Cuadro 3).

Cuadro 2. Especies de flora vascular presentes en el área en estudio que se reportan como endémicas para la península de Yucatán

Taxa	Endémicas	Cuasiendémicas
<i>Asemnantha pubescens</i>	*	
<i>Acacia gaumeri</i>	*	
<i>Beaucarnea plibialis</i>		*
<i>Bourreria pulcra</i>	*	
<i>Ceiba schottii</i>	*	
<i>Coccoloba cozumelensis</i>		*
<i>Coccoloba reflexiflora</i>		*
<i>Cortón chichenensis</i>	*	
<i>Hampea trilobata</i>		*
<i>Havardia albicans</i>	*	
<i>Jatropha gaumeri</i>		*
<i>Neomillspaughia emarginata</i>	*	
<i>Nopalea gaumeri</i>	*	
<i>Platymiscium yucatanum</i>	*	
<i>Sebastiana adenophora</i>		
<i>Thouinia paudicentata</i>		*

Cuadro 3. Especies de flora vascular registradas en el área de estudio que se encuentran en alguna categoría de riesgo (según la NOM-059-ECOL-1994)

Taxa	Nombre común	Categoría de riesgo
<i>Beaucaemea plibialis</i>	Tuuk, despeinada	Amenazada
<i>Guajacum sactum</i>	Guayacán	Protección
<i>Tabebuia chrysantha</i>	Kan lool	Amenzada
<i>Zamia lodigesii</i>	Chac-hua, palmito	Amenazada

Como se pudo observar en los resultados, todos los componentes del paisaje presentan características ambientales significativas que los vinculan de forma muy consistente. Al final se encontraron cuatro unidades del paisaje representativas de los "bajos inundables" que mantienen vínculos funcionales en su expresión corológica: lomeríos cársticos con selva mediana subperennifolia, lomeríos cársticos aislados con selva baja caducifolia, planicies acumulativas inundables con selva baja subperennifolia y planicies onduladas con selva baja subcaducifolia (Figura 4).

Los tipos de vegetación al final corroboran el estrecho vínculo entre todos los componentes del paisaje.

La importancia de este paisaje radica en lo *sui géneris* de su funcionamiento ecológico. Es decir, presenta condiciones ambientales únicas, no esperables en zonas cársticas, lo que le da, además, una invaluable importancia ecológica como habitat para innumerables especies vegetales y animales tropicales.

## DISCUSIÓN

El concepto de "bajo inundable" por tradición se ha restringido a definir ecológicamente las planicies acumulativas que en menor o mayor grado están sujetas a regímenes de inundación. Su descripción se limita a la respuesta inundabilidad-vegetación, así como a las condiciones ecológicas que la definen. Sin embargo, al realizar levantamientos del terreno a niveles sinópticos, se infiere que funcionalmente estas planicies no podrían existir sin el estrecho vínculo hidro-ecológico que guardan con las planicies onduladas y lomeríos circundantes. Comparando planicies acumulativas en el mismo ámbito climático y geológico pero sin lomeríos circundantes dispuestos a manera de cuenca, la formación de bajos es escasa y, cuando se presenta, adoptan las características ambientales propias de humedales costeros, fluviales o lacustres o bien geodinámicas denudativas o disolutivas. Aunque hidrológicamente tienen conexiones hipocársticas localizadas, es la geodinámica exógena la que determina los patrones de sedimentación y los aportes de materiales orgánicos e inorgánicos a los bajos inundables. Esto permite que los altos regímenes de infiltración propios de zonas cársticas se inhiban y permitan mayor permanencia del agua en el suelo. Por esto, bajo la concepción funcional del paisaje, los bajos inundables, como humedales continentales en ambientes cársticos, existen por el estrecho vínculo entre las geoformas emisoras (lomeríos adyacentes, planicies onduladas y torrenteras) y receptoras (planicies de acumulación inundables).

La distribución de las especies vegetales y los tipos de vegetación en los bajos inundables son reflejo de las condiciones ambientales inducidas por los grados de humedad disponibles en el paisaje. Los gradientes climáticos y altitudinales no son determinantes en los patrones de distribución en la vegetación, debido a los bajos rangos de variabilidad.

Las especies indicadoras o características de las selvas bajas subperennifolias o inundables son *Haematoxylum campechianum* y *Dalbergia glabra*. Estas dos especies caracterizan el comportamiento de la flora en las zonas acumulativas inundables de los bajos. No cubren grandes extensiones, sino más bien son asociaciones vegetales confinadas por su estrecho vínculo con componentes abióticos específicos del paisaje.

Existen especies que, debido a su plasticidad genética, poseen características anatómicas, morfológicas y ecológicas particulares que les permiten presentarse en diferentes ecosistemas, incluyendo las zonas ecotoniales y los ecotipos causados por las variantes ambientales. Dentro de este grupo encontramos: *Neomillspaughia emarginata*, *Lonchocarpus rugosus*, *Hyperbaena winzeringii*, *Gymnopodium floribundum* y *Mimosa bahamensis*, las cuales tienen mayores posibilidades de adaptación que otras especies.

Se observaron en los bajos algunas formas arbóreas como *Cordia dodecandra* (ciricote) y *Talisia olivaeformis* (guaya), en las áreas de los aka'lche's, lo que indica un posible uso tradicional de las selvas bajas inundables. En general y de acuerdo con Gunn *et al.* (2000), los bajos inundables, bajo ciertas condiciones del suelo, evaporación y radiación solar, ocasionan la depositación de los excesos de sales y minerales sobre la superficie del suelo, volviéndolos improductivos para la agricultura.

Hasta ahora los estudios y la conservación se han orientado hacia ecosistemas como las selvas altas perennifolias. Sin embargo, esto minimiza la importancia y la presencia de otros tipos de vegetación presentes en los bajos inundables, que al ocupar extensiones reducidas y aparentemente "menos diversas" o exuberantes son menos estudiadas. Es importante enfatizar que estos ambientes forman parte de la cubierta vege-

tal de selvas tropicales y que son unidades del paisaje que poseen importancia ecológica por su diversidad de especies y hábitat único en zonas tropicales. Son humedales terrestres que tienen un papel fundamental como refugio faunístico a nivel regional, sobre todo en épocas de estrés hídrico.

Al final, el objeto fundamental del trabajo no es de ningún modo invalidar los enfoques tradicionales sobre los bajos inundables de Miranda (1958), Hernández X. (1985) y Duch (1989), sino darle una perspectiva funcional y, por lo tanto, incluyente del entorno inmediato a las "planicies inundables". Todo esto para darle la relevancia como paisaje único en la península de Yucatán y en el país.

## AGRADECIMIENTOS

Los autores desean agradecer a la Secretaría de Ecología del Gobierno del Estado de Campeche, al Centro de Investigaciones Históricas y Sociales, al Centro de Ecología, Pesquerías y Oceanografía del Golfo de México y al Centro de Desarrollo Sustentable y Aprovechamiento de la Vida Silvestre, el apoyo logístico. A la Biól. Elizabeth Ramírez-Bamonde y al técnico David Méndez Díaz por su ayuda en la colecta y determinación del material botánico.

## REFERENCIAS

- 📖 Cronquist, A. (1981), *An integrated system of classification of flowering plants*, Columbia University Press, New York.
- 📖 Cvijic, J. (1918), "Hydrographie souterraine et evolution morphologique du karst", *Rev. Trab. Inst. Geog. Alpine*, vol. 6, núm. 4, pp. 375-426.
- 📖 Dahlgren, R. M. T., H. T. Clifford y P. Yeo (1985), *The families of the Monocotyledons*, Springer-Verlag, Berlín.
- 📖 *Diario Oficial de la Federación* (1994), "Norma Oficial Mexicana que determina las especies de flora y fauna silvestres terrestres y acuáticas, raras, endémicas, amenazadas, en peligro de extinción y sujetas a protección especial", NOM-059-ECOL-1994, tomo CDLXXXVIII No. 10.
- 📖 Duch G., J. (1989), *Los bajos inundables (ak'alche') de la península de Yucatán*, Universidad Autónoma de Chapingo, México.
- 📖 Duch G., J. (1991), *Fisiografía del estado de Yucatán. Su relación con la agricultura*. Universidad Autónoma Chapingo, Centro Regional de la Península de Yucatán, División de Ciencias Forestales, Texcoco, México.
- 📖 Durán, R., J. E. Trejo-Torres y G. Ibarra Manríquez (1998), "Endemic Phytotaxa of península de Yucatán", *Harvard Papers in Botany*, vol. 3, núm. 2, pp. 263-314.
- 📖 EPOMEX-CEDESU-CIHS-ECOSUR-Chetumal (1999), "Estudio técnico de la segunda ampliación forestal del ejido Dzibalchén, Campeche", para la Secretaría de Ecología del Gobierno del Estado de Campeche, México.
- 📖 Etter, A. (1989), *Introducción a la Ecología del paisaje. Un marco de integración para los levantamientos rurales*, Instituto Geográfico Agustín Codazzi, Bogotá, Colombia.
- 📖 FAO-UNESCO (1999), "Base referencial mundial del recurso suelo", *Informes sobre recursos mundiales de suelos*, vol. 84, núm. 1, pp. 1-90.
- 📖 Flores, J. S. (1987), "Yucatán: tierra de las leguminosas", *Revista de la Universidad Autónoma de Yucatán*, núm. 163, México, pp. 33-37.
- 📖 Flores, J. S. e I. Espejel (1994), "Tipos de vegetación de la península de Yucatán", *Etnoflora Yucatanense*, Fascículo 3.
- 📖 García, E. (1973), *Modificación al sistema climático de Köppen*, Instituto de Geografía, UNAM, México.
- 📖 Grund A. (1914), "Der geographische Zyklus im Karst", *Ges. Erkunde* núm. 52, pp. 621-640.
- 📖 Gunn, J. D., J. Foss, W. J. Folan y M. del R. Domínguez-Carrasco (2000), "Environments of elevated cities in the interior Yucatán Peninsula",

- Ponencia escrita para la 65 Reunión Anual de la Sociedad Americana de Arqueología, Filadelfia, Pensylvania, abril, pp. 5-9.
- 📖 Hernández Xolocotzi, E. (1985), "La agricultura en la península de Yucatán", en *Xolocotzia, Revista de Geografía Agrícola*, tomo 1, Universidad Autónoma Chapingo, Estado de México, pp. 371-409.
- 📖 Konrad, H. (1999), *Historia de la región. Naturaleza y cultura en Calakmul, Campeche*, Universidad Autónoma de Campeche, Centro de investigaciones Históricas y Sociales, coord. W. J. Folan., M. C. Sánchez y J. M. García, México.
- 📖 Llopis, N. (1970), *Hidrogeología cárstica*, Ed. Blume, Madrid, España.
- 📖 López-Ramos, E. (1975), "Geological summary of the Yucatán Peninsula", en Naim, A. E. M. et al., eds., *The Gulf of México and the Caribbean*, Plenum Press, New York.
- 📖 Lugo-Hupb, J., F. F. Aceves Quesada y R. Espinasa-Pereña (1992), "Rasgos geomorfológicos mayores de la península de Yucatán", *Revista del Instituto de Geología*, vol. 10, núm. 2, pp. 143-150.
- 📖 Lundell, C. L. (1934), "Preliminary sketch of the phytogeography of the Yucatán Peninsula", *contr. to American Archaeology*, no. 12, pp. 257-321.
- 📖 Miranda, F. (1958), "Estudios acerca de la vegetación", en Beltrán, E. (ed.), *Los recursos naturales del sureste y su aprovechamiento*, IMERNAR, México, pp. 215-271.
- 📖 Miranda F. y E. Hernández-X. (1963), "Los tipos de vegetación de México y su clasificación", *Bol. Soc. Bot. Méx.*, núm. 28, pp. 29-59.
- 📖 Naveh, Z. y A. Lieberman (1984), *Landscape Ecology. Theory and applications*, Springer-Verlag, U.N.Y.
- 📖 Olmsted, I. C. y R. Durán G. (1986), "Aspectos ecológicos de la selva baja inundable de la Reserva Sian ka'an, Quintana Roo, México", *Biótica*, vol. 11, núm. 39, pp. 151-179.
- 📖 Olmsted I., R. Durán G., J. A. González-Iturbide, J. Granados C., J. C. Trejo, D. Zizumbo V., G. Campos R. y G. Ibarra M. (1994), "Diagnóstico del conocimiento y manejo de las selvas de la Península de Yucatán", en Delfín González H., G. C. Echazarreta y T. V. Parra (eds.), *Conocimiento y manejo de las selvas de la península de Yucatán*, Universidad Autónoma de Yucatán, México, pp.139-178.
- 📖 Ortiz Pérez, M. A. (2002), *Diferenciación tipológica de las regiones ecológicas de México*, Programa de actualización del ordenamiento ecológico general del territorio del país, segunda fase en la modalidad de nivel 5, escala 1:250 000 (122 mapas). Dirección de normatividad ambiental, Departamento de Ordenamiento Ecológico, Instituto Nacional de Ecología, México.
- 📖 Ponce, M. (1990), "La montaña chiclera Campeche: vida cotidiana y trabajo (1900-1950)" *Cuadernos de la Casa Chata 172*, Centro de Investigaciones y Estudios Superiores en Antropología Social, México.
- 📖 Rico-Gray, V. (1982), "Estudio de la vegetación de la zona costera inundable del noroeste del Estado de Campeche, México: Los Petenes", *Biótica*, vol. 7, núm. 2, pp. 171-188.
- 📖 Rzedowski, J. (1978), *Vegetación de México*. Limusa, México.
- 📖 Sosa, V., J. S. Flores, V. Rico-Gray, R. Lira y J. J. Ortiz (1985). "Lista florística y sinonimia maya", *Etnoflora Yucatanense*, Fascículo 1.
- 📖 Standley, P. C. (1930), "Flora of Yucatán", *Reid Mus. Nat. Hist., Bot. Ser.* 3, pp. 157-492.
- 📖 Standley, P. C. (1935), "New plants from the Yucatán Peninsula", *Publ. Carnegie Inst., Wash.*, D. C, núm. 461, pp. 51-91.
- 📖 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.