



03041
2
UNIVERSIDAD NACIONAL AUTONOMA
DE MEXICO

UNIDAD DE LOS CICLOS PROFESIONAL Y DE
POSGRADO DEL C.C.H.
INSTITUTO DE ECOLOGIA

"ENCLAVES DE VEGETACION XEROFITICA EN REGIONES
MESICAS: CARACTERIZACION, ANALISIS DE SU
DIVERSIDAD FLORISTICA E IMPORTANCIA EN EL
MANTENIMIENTO DE FLORAS XEROFITICAS".

T E S I S

QUE PARA OBTENER EL TITULO DE:

MAESTRO EN ECOLOGIA BASICA

P R E S E N T A :

EDUARDO ALBERTO PEREZ GARCIA

DIRECTOR DE TESIS: DR. JORGE ARTURO MEAVE DEL CASTILLO

MEXICO, D. F.,

AGOSTO 2002

TESIS CON
FALLA DE ORIGEN



Universidad Nacional
Autónoma de México



UNAM – Dirección General de Bibliotecas

Tesis Digitales

Restricciones de uso

DERECHOS RESERVADOS ©

PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL

Todo el material contenido en esta tesis esta protegido por la Ley Federal del Derecho de Autor (LFDA) de los Estados Unidos Mexicanos (México).

El uso de imágenes, fragmentos de videos, y demás material que sea objeto de protección de los derechos de autor, será exclusivamente para fines educativos e informativos y deberá citar la fuente donde la obtuvo mencionando el autor o autores. Cualquier uso distinto como el lucro, reproducción, edición o modificación, será perseguido y sancionado por el respectivo titular de los Derechos de Autor.



UNIVERSIDAD NACIONAL
AUTÓNOMA DE
MÉXICO

POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS
INSTITUTO DE ECOLOGÍA

ING. LEOPOLDO SILVA GUTIÉRREZ
Director General de
Administración Escolar
Presente.

Por la presente me permito informar a usted que en reunión ordinaria del Comité Académico del Posgrado en Ciencias Biológicas, celebrada el 11 de febrero de 2002, se acordó poner a su consideración el siguiente jurado para el examen de **Maestría en Ecología Básica** del alumno **EDUARDO ALBERTO PEREZ GARCIA**, con No. de Cta. 87525979 y Exp. 30931040 con la tesis titulada: "Enclaves de Vegetación Xerofítica en Regiones Mésicas: Caracterización, análisis de su Diversidad Florística e Importancia en el Mantenimiento de Floras Xerofíticas", bajo la dirección del Dr. Jorge A. Meave del Castillo.

PRESIDENTE: Dr. Jerzy Rzedowski Rotter
SECRETARIO: Dr. Jorge Arturo Meave del Castillo
VOCAL: Dr. Miguel Martínez Ramos
SUPLENTE: Dra. Patricia Balvanera Levy
SUPLENTE: M. en C. Salvador Sánchez Colón

Sin otro particular quedo de usted.

Atentamente.
"POR MI RAZA HABLARA EL ESPÍRITU"
Cd. Universitaria, D. F., 20 de junio de 2002

DRA. TILA MARIA PEREZ ORTIZ
Coordinadora

Dedico esta tesis:

a mis padres y hermanos,

a mi Abuela Ana,

a mis tíos Chino y Anis, primos Julián y Ana,

a mi tata Rosa,

a mis amigos,

a la gente de Nizanda,

a los que ahora ya no están, pero que han dejado algo en mí: mis Abuelos Beto, Sara, y Plinio, Mauricio Gorostieta, Carlos Vázquez, Ramón Riba, Don Roberto Lelé, Ing. Armando Durán, Manuel Maldonado, Alberto Mulás, y a quien ahora se me escape que el tiempo nos haya robado.

AGRADECIMIENTOS

En un trabajo que se ha desarrollado durante un largo periodo de tiempo es casi imposible agradecer a todas las personas que han participado de una u otra manera en su realización. Definitivamente, superar las adversidades de la vida diaria fueron el mayor obstáculo a vencer para la culminación de esta tesis, por lo cual quisiera agradecer muy sinceramente a todas las personas que me han brindado su confianza, apoyo y amistad.

Particularmente, quiero agradecer a mis amigos Ana Isela, Ángela Saldaña, Claudia Calderón, Cecilia, Danivyd, Darién, Diego, Elvira, Gustavo Ramírez, León, Luis, Mónica, Marco, Oscar, Pepita, Polo, Rocío y Shiro.

A mis amigos de todos los días y compañeros del Laboratorio de Ecología: Adriana, Andrés, Angela, Armando Carmina, Claudia, Edwin, Irene, Javier, Liliana, Mariana, Marco, Mary, Oswaldo, Paty, René, Silvia, Tere, Yuriana, Viky, Zenón, y fauna de acompañamiento que, por insuficiencia en RAM, ahora se me olvidan. También agradezco a los iguaneros por la convivencia en el campo y por su generosa amistad, no queda más que echar un vótor para los Víctors.

A la Familia Reyes Manuel por su valiosa amistad y por el apoyo incondicional para el trabajo de campo.

Al Dr. Jorge Meave por estos largos años de amistad, por enseñarme algo nuevo todos los días, por creer en mí, haaa! y por ser el director de la tesis, por aportar valiosas ideas que hacen de la tesis un poco de mí y un mucho de él, y revisarla casi tantas veces como páginas tiene el escrito.

Al comité tutorial, integrado por los doctores Christina Siebe, Miguel Martínez y Manuel Maass, por sus grandes aportaciones al manuscrito y a mi formación personal

A los sinodales de examen de grado que con dedicación revisaron el documento y lo enriquecieron con sus aportaciones, por lo cual estoy muy agradecido con la Dra. Patricia Balvanera, el M. en C. Salvador Sánchez Colón y el Dr. Jerzy Rzedowski, y de nueva cuenta, con el Dr. Martínez y el Dr. Meave.

A Ernesto Vega quien con su asombroso ingenio desarrolló, en un instante, los programas de cómputo para elaborar los modelos nulos que se presentan en este trabajo.

El apoyo financiero fue indispensable para desarrollar el trabajo de campo, por lo cual agradezco a la CONABIO por el financiamiento de los proyectos G018 (1995) "Estudio ecológico florístico de los enclaves de vegetación xerofítica inmersos en una selva baja caducifolia en el Istmo de Tehuantepec, Oaxaca" y L085 (1997) "Estudio de la diversidad florística de la región de Nizanda en el Istmo de Tehuantepec, Oaxaca". Agradezco al CONACyT por otorgarme una beca que fue indispensable para poder cursar los créditos del posgrado.

También quiero agradecer a la "Association for Tropical Biology" (ATB) por el reconocimiento que le hicieron a parte de este trabajo al distinguirme en 1998 con el "Alwyn Gentry Award". Es para mi un honor el haber obtenido una distinción con el nombre de uno de los investigadores (Dr. Alwyn H. Gentry) que más ha aportado al conocimiento de los sistemas tropicales estacionales y cuyo trabajo es una referencia fundamental para esta tesis. Gracias también a la ATB por el "Travel Award" para asistir su congreso de ese mismo año, el cual fue realizado en la Cd. de Baltimore. A la "University of Chicago Press" por los libros que me obsequiaron como parte del "Alwyn Gentry Award", los cuales han sido muy útiles en mis labores docentes y para la escritura de esta tesis. Estos reconocimientos fueron muy motivantes en una etapa particularmente crítica de mi vida, por lo que estoy profundamente agradecido.

RESUMEN

Se estudió la vegetación xerófila de afloramientos rocosos calcáreos de la región de Nizanda, Istmo de Tehuantepec (Oaxaca), México. La distribución espacial de esta vegetación es discontinua, conformada a manera de islas de hábitat, inmersas en una matriz de selva baja caducifolia (SBC) desarrollada en esquistos. La vegetación xerófita se clasificó en dos tipos de vegetación, el matorral xerófilo (MX) y la selva baja caducifolia sobre roca (SBCr). Estas comunidades están bordeadas por selva baja caducifolia en suelo desarrollado (SBCs) en el pie de monte de los afloramientos calcáreos. Debido a que pueden existir diferencias en la composición de especies entre los dos tipos de selva baja, por efecto del sustrato rocoso, se decidió incluir a la selva en suelo como parte del sistema de estudio. De esta manera, a cada afloramiento calcáreo con vegetación xerófila junto con la selva que los delimita se les denominó "enclaves de vegetación xerofítica" (EVX).

Para conocer cómo está estructurada la vegetación de los EVX se plantearon los siguientes objetivos: (i) caracterizar a los EVX en términos fisiográficos, (ii) caracterizar a la vegetación de los EVX en términos estructurales y de composición florística, (iii) determinar la diversidad γ de los EVX, y (iv) analizar el arreglo espacial de la diversidad, desglosando sus componentes α y β .

Se plantearon cuatro hipótesis: (1) el aumento en las restricciones ambientales, debido a la disminución del volumen de suelo, repercute negativamente en la complejidad estructural de la vegetación; (2) las monocotiledóneas predominan en las comunidades xerófilas, como se ha planteado para otras comunidades de vegetación rupícola (inselbergs); (3) si las diferentes variables estructurales reflejan la productividad de un sistema, el aumento de las restricciones del ambiente debe producir una disminución de los valores de las variables estructurales de manera correlacionada; y (4) la diversidad beta a lo largo del gradiente edáfico es más mayor que la existente entre ambientes similares, pero separados espacialmente.

A partir de 27 cuadros de 100 m², distribuidos equitativamente en las tres comunidades reconocidas y ubicados en tres EVX diferentes, se encontró que el MX carece de una vegetación arbórea continua, lo cual lo hace estructuralmente distinto de las comunidades arbóreas (la SBCs y la SBCr). Los análisis de clasificación para las muestras (método de Ward) mostraron que las comunidades xerófitas (SBCr y MX) difieren en composición de la SBCs. En general, las variables estructurales y de diversidad presentaron correlaciones significativas, con excepción de la cobertura del estrato bajo, la cual no varió entre comunidades. En promedio, el índice de Shannon fue mayor en la SBCs (2.9) que en las comunidades xerófitas (SBCr = 2.2, y MX = 1.0). La riqueza y la cobertura de las especies de monocotiledóneas, tanto en términos absolutos como relativos, fueron mayores en las comunidades xerófitas respecto a la SBCs.

En total se reconocieron 211 morfoespecies (SBCs = 159, SBCr = 107, MX = 36, respectivamente). El índice de Whittaker (β_w) tuvo valores similares en las comunidades arbóreas (SBCs = 3.31; SBCr = 3.22) y más bajo en MX (2.11). La alta diversidad beta global ($\beta_w = 7.58$) no se explica por los índices individuales calculados para cada comunidad. En promedio se obtuvieron valores más altos en el índice de Whittaker a lo largo del gradiente edáfico (entre las tres comunidades) respecto a la separación espacial (dentro de cada comunidad). La similitud promedio (índice de Sørensen) por tipo de comunidad fue mayor en el MX ($I_s = 59.2$), intermedia en la SBCr ($I_s = 35.13$) y menor en la SBCs ($I_s = 26.18$). La similitud florística disminuyó con la separación espacial en las dos comunidades arbóreas, particularmente en la SBCs, pero no en el MX.

Se aplicaron modelos de distribución aleatoria para determinar si la composición de especies de los EVX es un subconjunto aleatorio del lote base de especies regional o si presentan uno propio. Estos modelos nunca generaron resultados iguales al patrón encontrado en la naturaleza, lo cual indica que las comunidades xerófitas no son un subconjunto aleatorio del lote base regional. No obstante, conforme los modelos dejaban de ser completamente nulos y se restringían de acuerdo a los parámetros obtenidos en el campo (usando el lote base de cada comunidad y el número de especies por muestra), los datos aleatorios se acercaron más a los observados.

Se encontraron 54 especies exclusivas de las comunidades xerófilas, algunas de las cuales destacan por ser endémicas o por su posible carácter ancestral. Este resultado sugiere que los EVX son comunidades relictuales. Es probable que estos afloramientos rocosos sean sitios análogos a los que sirvieron de puente, en la migración de sur a norte, de algunos elementos de la flora xerófila mexicana.

ABSTRACT

The xerophytic vegetation of limestone outcrops was studied in the Nizanda region, Tehuantepec Isthmus (Oaxaca), Mexico. The spatial distribution of this vegetation is discontinuous thus representing habitat islands embedded in a tropical dry forest (TDF) matrix on schist. This xerophytic vegetation was classified into two vegetation types: xerophytic scrub (SC) and tropical dry forest on rock (TDFr); around these two communities there is a tropical dry forest on deeper soils (TDFs) on the limestone outcrops piedmonts. Because of the potential differences in species composition between the two types of TDF due to a parental rock effect, it was decided to include the TDFs as part of the study system. Thus, each limestone outcrop with the xerophytic vegetation that it supports and the immediately adjacent TDFs is referred to as a "xerophytic vegetation enclave" (XVE).

In order to determine how this heterogeneous XVE vegetation is structured, this investigation had the following objectives: (i) to characterize the physiography of XVEs, (ii) to characterize XVE vegetation in terms of structure and floristic composition, (iii) to determine γ diversity in XVEs, and (iv) to analyze the spatial arrangement of diversity by separating its α and β components.

Four hypotheses were put forward: (1) an increase in environmental restrictions, due to a reduction in soil volume, negatively affects the structural complexity of vegetation; (2) monocotiledoneous species prevail in xerophytic communities, as has been found for other areas of rupicolous vegetation (inselbergs); (3) if the different structural variables are a reflection of the system's productivity, an increase in environmental restrictions must bring about a correlated reduction in these variables; and (4) the observed beta diversity along the edaphic gradient is larger than that existing between spatially separated but similar environments.

Based on the sampling of twenty-seven 100 m² plots evenly distributed among the three distinguished communities, and located in three different XVEs, it was found that XS lacks a continuous tree cover, this being a major difference between this community and the other two, both of which are forest vegetation (TDFr and TDFs). Classification analyses of the samples (Ward's method) showed that the composition of xerophytic communities (TDFr and the XS) differs considerably from that in TDFs. In general, and with the exception of low stratum cover which was rather constant between communities, structural and diversity variables were significantly correlated. On average Shannon's Index was larger in TDFs (2.9) than in the two xerophytic communities (TDFr = 2.2, and XS = 1.0). Both absolute and relative monocot species richness and cover were greater in the two xerophytic communities than in TDFs.

In total 211 morphospecies were recognized (TDFs = 159, TDFr = 107, XS = 36, respectively). Whittaker's index (β_w) had similar values for the two forest communities (TDFs = 3.31; TDFr = 3.22), but lower in XS (2.11). The large global beta diversity ($\beta_w = 7.58$) was

not accounted for by those indices calculated individually for each community. On average larger values were obtained for Whittaker's index along the edaphic gradient (*i.e.* between the three communities) with respect to those obtained for spatial separation (*i.e.* within communities). Mean similarity (Sørensen's index) by community type was largest for XS (Is = 59.2%), intermediate for TDFr (Is = 35.1%) and smallest for TDFs (Is = 26.2%). Floristic similarity decreased with spatial separation in the two forest communities, particularly in TDFs, but not in XS.

Random distribution models were applied to determine whether species composition in XVEs is a random subset of the regional species pool, or whether they possess their own species pool. In no case these models produced results that were identical to the observed pattern in nature, indicating that xerophytic communities are not a random subset of the regional species pool. However, when models were no longer completely random, which was achieved by introducing restrictions in accordance to those parameters obtained in the field (*i.e.* by using the species pool of each community, and the numbers of species by sample), the produced data were more similar to the observed ones.

Fifty-four species were found to be exclusive of xerophytic communities, some of which are endemic or have a potential ancestral character. This result suggests that XVEs are relictual communities, and it is likely the studied limestone outcrops are analogs of those systems that served as stepping stones during the South-North migration of some elements of the Mexican xerophytic flora.

CONTENIDO

1. INTRODUCCIÓN	1
1.1. Presentación del trabajo	1
1.2. Marco teórico	2
a) Biodiversidad	2
b) Diversidad alfa (α), beta (β) y gamma (γ)	4
c) Relación especies-área	5
d) Fragmentación e islas de hábitat	6
1.3. Enclaves de vegetación xerofítica (EVX)	9
1.4. Modelos nulos	10
1.5. Objetivos e hipótesis	11
2. DESCRIPCIÓN DEL ÁREA DE ESTUDIO	14
2.1. Localización geográfica	14
2.2. Clima	14
2.3. Relieve	17
2.4. Geología y edafología	17
2.5. Hidrología	18
2.6. Flora y vegetación	19
a) Flora	19
b) tipos de vegetación	19
i) Selva baja caducifolia	21
ii) Matorral xerófilo	22
c) Afinidades florísticas	23
2.7. Fauna	24
3. MÉTODOS	26
3.1. Delimitación del área de estudio	26
3.2. Definición de las unidades de estudio	26
3.3. Caracterización ambiental de los EVX	27
3.4. Muestreo de la vegetación de los EVX	27
3.5. Análisis de datos	28
a) Estructura cuantitativa	28
b) Análisis de la diversidad florística	29
i) Relación especies área	29
ii) Determinación de la diversidad α y γ	29
iii) Determinación de la diversidad β	30
1) Índices de similitud	30
2) Índice de diversidad beta	30
3) Análisis de clasificación	30
3.6. Modelos aleatorios de distribución de especies	31
3.7. Análisis estadísticos	32
a) Análisis de varianza	32
b) Análisis de correlación entre variables	32

4. RESULTADOS	33
4.1. Configuración de los EVX	33
4.2. Composición florística	35
4.3. Análisis estructural de la vegetación de los EVX	42
a) Variables estructurales de la comunidad	42
b) Monocotiledóneas de los EVX	45
4.4. Análisis de la diversidad florística de los EVX	47
a) Índices de diversidad y dominancia	47
b) Correlaciones entre variables	47
4.5. Análisis de la diversidad β	50
a) Análisis de la similitud florística	50
b) Comparación dentro y entre comunidades	53
c) Análisis de clasificación de las muestras	53
4.6. Modelos de distribución aleatoria de las especies	56
5. DISCUSIÓN Y CONCLUSIONES	63
5.1. Características ambientales de los EVX	63
5.2. Composición florística	64
5.3. Estructura cuantitativa	68
5.4. Análisis de la diversidad alfa	69
5.5. Análisis de la diversidad beta	72
5.6. Modelos de distribución aleatoria de las especies	74
5.7. El efecto del área de los EVX	75
5.8. Importancia de los EVX en el mantenimiento y diversificación de la flora xerófila	77
5.9. Conclusiones	80
6. LITERATURA CITADA	82
APÉNDICE I: Listado de especies de los EVX	95
APÉNDICE II: Vegetación y flora de la región de Nizanda, Istmo de Tehuantepec, Oaxaca	99

ÍNDICE DE TABLAS Y FIGURAS

A) Figuras

Fig. 1. Ubicación del área de estudio	15
Fig. 2. Perfil esquemático de la vegetación de la región de Nizanda, Oaxaca	20
Fig. 3. Perfil esquemático de un enclave de vegetación xerofítica (EVX) de la región de Nizanda, Oaxaca	20
Fig. 4. Familias más diversas de los EVX de la región de Nizanda, Oaxaca	36
Fig. 5. Riqueza total por comunidad de los EVX	38
Fig. 6. Riqueza específica promedio por cuadro total y por estrato de los EVX	39
Fig. 7. Frecuencia absoluta y frecuencia relativa de las especies en los EVX	40
Fig. 8. Curvas de acumulación de especies como función del área de los EVX	41
Fig. 9. Porcentajes promedio de cobertura por cuadro (100 m ²) totales y por estrato de los EVX	43
Fig. 10. Valores promedio por cuadro de la densidad y del área basal del estrato alto de los EVX	44
Fig. 11. Valores promedio por cuadro de variables estructurales y de diversidad de las monocotiledóneas de los EVX	46
Fig. 12. Índices de diversidad y dominancia de los EVX.	48
Fig. 13. Índice de diversidad beta de Whittaker por comunidad	54
Fig. 14. Análisis de clasificación para datos binarios de las muestras de vegetación de los EVX	55
Fig. 15. Análisis de clasificación realizados mediante el método de Ward y utilizando como distancias de unión al complemento del índice de Sørensen para los datos observados y los generados teóricamente	57

B) Tablas

Tabla 1. Datos meteorológicos del Istmo de Tehuantepec	16
Tabla 2. Condiciones ambientales de los EVX de Nizanda	35
Tabla 3. Correlaciones entre variables estructurales de los EVX de Nizanda	49
Tabla 4. Índices de similitud de Jaccard y de Sørensen para las muestras de vegetación de los EVX de Nizanda	51
Tabla 5. Promedios de similitud para las comparaciones de las muestras de vegetación de los EVX de Nizanda	52
Tabla 6. Promedios de similitud para las comparaciones de las muestras de vegetación de los EVX de Nizanda y las generadas aleatoriamente	59

1 INTRODUCCIÓN

1.1. Presentación del trabajo

México se ubica entre los países con mayor diversidad florística del mundo (Rzedowski, 1991). El país tiene esta posición a pesar de que la riqueza local de especies (diversidad alfa, α) no es tan alta como en algunos otros países tropicales, incluso cuando se consideran los sistemas más ricos en especies del país (Bongers *et al.*, 1988; Valle-Doménech, 2000). Una de las explicaciones más satisfactorias para este aparente patrón se encuentra en el recambio de especies (diversidad beta, β) que existe a lo largo de todo el territorio nacional (Sarukhán *et al.*, 1996; Arita, 1997). Aunque este recambio de especies generalmente está determinado por la heterogeneidad de las condiciones ambientales, la composición específica también puede diferir entre ambientes muy similares. En consecuencia, los cambios en la composición no pueden ser explicados sólo en términos de la amplitud de la tolerancia fisiológica de cada una de las especies, sino que se tienen que explorar otras posibles causas, como los efectos históricos y los ecológicos (Sarukhán *et al.*, 1996). De igual manera, se tienen que analizar los efectos aleatorios, ya que éstos también son determinantes en la colonización y extinción a escalas locales (Arita y Rodríguez, 2001).

El estudio de la diversidad biológica trae consigo el análisis de un intrincado cúmulo de variables y procesos a diferentes escalas espaciales y temporales (Ricklefs y Schluter, 1993). Quizá por ello no se ha logrado plantear un marco teórico unificador de esta disciplina; por el contrario, han surgido numerosas escuelas de pensamiento que abordan su estudio. El estudio de la riqueza de especies de un sitio se debe centrar en el marco conceptual de la ecología de comunidades; sin embargo, la comunidad como unidad de estudio ha sido muy discutida y se ha dado paso a nuevos enfoques para abordar el tema, como la macroecología (Brown, 1995) y la ecología del paisaje (Turner, 1989; Forman, 1995). No obstante, las preguntas clásicas de la ecología de comunidades, sobre todo las relacionadas con el entendimiento de las causas que determinan el arreglo espacial de la distribución de las especies, siguen siendo un núcleo importante de investigación.

Debido a la amplitud territorial de México y a su gran diversidad biológica, es difícil hacer estudios con gran detalle espacial a nivel de todo el territorio nacional. Por ello, el uso de pequeños sistemas naturales “modelo”, que ejemplifiquen procesos que ocurren en áreas geográficas mayores, brinda una oportunidad para evaluar hipótesis sobre los arreglos espaciales de la diversidad. En el trópico estacionalmente seco, las diferencias en la disponibilidad de agua en mismo paisaje pueden ocasionar variaciones en la vegetación similares a las que se tienen en sitios con regímenes climáticos distintos. Basado en estas consideraciones, y ubicado en una escala de paisaje (mesoescala), este estudio evalúa la importancia relativa del grado de desarrollo del suelo y de la separación espacial entre sitios sobre el arreglo espacial de la diversidad de especies de plantas. Se usó para ello un sistema de islas de hábitat de vegetación xerofítica, inmersas en una matriz de vegetación relativamente más mesofítica, la selva baja caducifolia en suelo desarrollado.

Las islas de hábitat xerófilo presentan algunas particularidades que hacen complejo al sistema de estudio. Una de ellas es que la vegetación de estas islas es variable en términos fisonómicos. Esto hace que parte de este trabajo se centre en describir las diferencias y similitudes que existen entre las comunidades vegetales reconocidas. Particularmente es interesante el conocer las posibles diferencias entre las comunidades arbóreas. Por ello, la caracterización estructural de la vegetación, con el propósito de diferenciar a las comunidades a partir de criterios fisonómicos y del grado de pedregosidad en el que se desarrollan, es un objetivo central de este estudio.

Otro objetivo planteado en este trabajo es explorar cómo es el arreglo espacial de la diversidad florística de un sistema restrictivo y bien delimitado de manera natural, ya que con esta información se puede hipotetizar sobre el papel que tiene la heterogeneidad ambiental y otros factores en el recambio de especies. En este trabajo también se desarrollaron modelos nulos de distribución de especies con el fin de evaluar el papel de los factores aleatorios y el efecto que tiene el manipular el lote base de especies ("species pool") y el número de especies por muestra en estas caracterizaciones.

El hecho de que exista un conjunto de especies endémicas en estos enclaves de vegetación xerofítica (EVX), permite discutir el papel que pueden tener los sistemas aislados de vegetación xerófila en el mantenimiento y diversificación de algunos de los elementos propios de las zonas áridas y semiáridas del país. El argumento subyacente es que la permanencia de especies en tiempo geológico puede facilitarse por la existencia de lugares relativamente indiferentes a las variaciones climáticas regionales, como los son estos afloramientos rocosos.

Esta secuencia de ideas responde al orden en que se presentan los resultados, la discusión y las conclusiones de esta tesis. Este estudio está centrado dentro de un marco teórico sobre la diversidad biológica, particularmente sobre la diversidad beta. Por esta razón, se hace una revisión sobre las diferentes maneras de abordar a la diversidad biológica, así como de los temas que se consideraron relevantes para entender el arreglo espacial de la diversidad en un sistema de islas de hábitat.

1.2. Marco teórico

1.2.a. Biodiversidad

La diversidad biológica o biodiversidad es un concepto que agrupa a todas las formas de variación que presentan los seres vivos (Bisby, 1995; Heywood y Baste, 1995). Esto incluye los distintos genotipos en una población, las variantes en las herencias citoplasmáticas, las conductas aprendidas de los animales, las interacciones simbióticas, la riqueza de *taxa* de un sitio y los arreglos comunitarios (Halffter y Ezcurra, 1992; Primack, 1993). Bajo esta conceptualización, queda claro que la evaluación de la biodiversidad se puede realizar a distintos niveles jerárquicos. De aquí sobresale que las tres primeras formas mencionadas para dicha evaluación son atributos básicamente poblacionales (quizá se debería usar el término variación para ellos en lugar de biodiversidad), mientras que los dos últimos se ubican dentro de los

ámbitos de la ecología de comunidades y de ecosistemas. De hecho, es común la mención de que la “diversidad de ecosistemas” es un componente de la biodiversidad; sin embargo, puede argumentarse que esto es conceptualmente incorrecto. Esto es debido a que la definición original de ecosistema (Tansley, 1935) incluye de manera explícita al medio físico y, por lo tanto, no es válido ubicar el prefijo “bio” en una unidad de estudio que tiene componentes inorgánicos importantes; por ejemplo, el tipo de roca no es un componente de la diversidad biológica. En el fondo, lo que subyace atrás de esta discrepancia conceptual es una confusión entre la causa (las variaciones del medio físico) y el efecto (las variaciones estructurales que las condiciones ambientales le imprimen a las comunidades, entre otras).

Las medidas de diversidad para las comunidades biológicas presentan diversos inconvenientes, algunos de los cuales están relacionados con el hecho de que las variables de respuesta (por ejemplo, el número de especies) dependen de la escala de estudio (Ogden, 1997; Hubbell, 1999); por ejemplo, del tamaño del área muestreada y del número de individuos por muestra (Chazdon *et al.*, 1999; Kobe, 1999; Hubbell, 1999; Gray, 2000). Otro inconveniente que tienen las medidas de diversidad es que pueden provenir de datos (las especies) que no son estrictamente independientes, esto es, el número de especies de una muestra depende de su ubicación espacial. Esto se debe a que las especies pueden estar asociadas a patrones de distribución, tanto por eventos de gran escala espacial (biogeográficos) debidos a procesos evolutivos comunes (Cutler, 1991), como por la existencia de autocorrelación espacial en la distribución de las especies en escalas menores (Kunin, 1997). La forma y la ubicación de una cierta área de estudio también pueden repercutir sobre la riqueza de *taxa* que ésta pueda contener (Gaston, 2000), ya sea por los efectos de borde, de península y los propios de los sistemas insulares. A esta problemática habría que añadir que las medidas de diversidad están sujetas a un debate teórico importante y no existe un consenso sobre qué medidas son las más adecuadas (Wilson y Shmida, 1984; Magurran, 1988; Gray, 2000; Gotelli y Colwell, 2001).

A nivel comunitario, las medidas de diversidad biológica cuya exploración parece tener mayor sentido son las relacionadas con el número de grupos taxonómicos presentes, el número de individuos por taxón, y otras medidas de la estructura de la comunidad. Es pertinente puntualizar que algunas evaluaciones de las estructuras comunitarias, como aquéllas que toman en cuenta el número de eslabones y de ligas o nexos en las redes tróficas, están más íntimamente relacionadas con los flujos de materia y energía. Es por esto que, aun cuando su centro de estudio son los organismos y no el medio físico, probablemente su inclusión dentro de la ecología de ecosistemas sea más apropiada que en la teoría de comunidades. Además, estas caracterizaciones estructurales pueden no ser apropiadas para evaluar la diversidad de algunos grupos biológicos importantes, que son agrupados como trofoespecies (Yodzis, 1993). Esto es particularmente cierto para las comunidades vegetales, donde la gran mayoría de las especies pertenecen al mismo eslabón trófico. Por el contrario, la distribución de los individuos y las especies en el espacio, es decir, la estructura horizontal de una comunidad, puede ser de gran valor para los análisis de diversidad, particularmente para las comunidades de organismos sésiles.

1.2.b. Diversidad alfa, beta y gamma

Por lo general la abundancia y distribución de las especies en el espacio no ocurre de manera uniforme o regular. Entre otras causas, esto puede deberse a que las especies no presentan los mismos mecanismos de dispersión o porque sus tolerancias al ambiente son distintas. Así, el arreglo de las especies en el espacio proporciona información gruesa sobre cómo éstas se reparten los recursos, sobre su resistencia al estrés ambiental y, en algunos casos, sobre las interacciones bióticas.

Una manera de abordar el estudio del arreglo espacial de las especies es mediante el reconocimiento de tres conceptos asociados al general de diversidad; éstos son las diversidades alfa (α), beta (β) y gamma (γ). α se define como la diversidad local y γ como la regional, mientras que β representa al grado de diferenciación entre ambas (Whittaker, 1960, 1972). Dadas las dificultades para ubicar lo regional y lo local, la diferencia entre diversidad α y γ no debería ser un atributo del tamaño del área geográfica, sino de jerarquías entre unidades de estudio; así, la diversidad global de un sistema de estudio en conjunto se puede considerar como diversidad γ , mientras que la riqueza de cada muestra será una medida de diversidad α (Wilson y Shmida, 1984; Magurran, 1988). Por otra parte, la diversidad beta se puede definir como una medida de las diferencias en la composición de especies entre sitios. La diversidad beta une a los niveles jerárquicos α y γ , aunque su definición conceptual no es inequívocamente aceptada (Wilson y Shmida, 1984; Magurran, 1988).

Aunque para el cálculo de la diversidad β se puede considerar a la abundancia o biomasa de las especies (Balvanera, 1999), lo más común es el uso de datos binarios de presencia-ausencia (Wilson y Shmida, 1984). Las medidas de diversidad β más usadas corresponden al recambio de especies a lo largo de un gradiente ambiental (Whittaker, 1960; Wilson y Shmida, 1984; Balvanera, 1999). Los gradientes ambientales pueden ser altitudinales (Rau-Jamie *et al.*, 1998), edáficos (Smit *et al.*, 1997; Heijnis *et al.*, 1999), latitudinales o longitudinales (Mourelle y Ezcurra, 1997; Qian *et al.*, 1998), de precipitación pluvial (Bowman, 1996), o de profundidad (Gray, 2000), entre otros. Las pendientes de las curvas de acumulación en la relación especies-área se han interpretado como medidas de la diversidad β (Rosenzweig, 1997; Kitayama, 1996), lo cual minimiza el efecto de un solo gradiente ambiental debido a que las relaciones especies-área engloban una complejidad de factores ambientales, biológicos y aleatorios. En esa línea de pensamiento, las medidas de diversidad β basadas en el recambio de especies entre ambientes similares (Magurran, 1988) pueden enmascarar a los factores ambientales como agentes causales de esta diferenciación.

El recambio de las especies por efecto de la estacionalidad anual también ha sido analizado bajo la óptica de la diversidad β (DeVries *et al.*, 1997). Bajo esta lógica, de igual forma sería posible usar este concepto de diversidad para evaluar el recambio de especies durante una dinámica sucesional (Kappelle *et al.*, 1995). Los índices de diversidad β también han sido utilizados para evaluar el efecto del manejo humano (Mehta *et al.*, 1997; Zhang, 1998), ya que proporcionan una medida del efecto del disturbio en la composición de especies.

En este trabajo la diversidad β se definió simplemente como una medida del grado de diferenciación en la composición de las especies entre las unidades de muestreo. Bajo esta definición se pueden explorar dos determinantes de esta diversidad, los gradientes ambientales y la separación espacial (ver Balvanera, 1999).

El recambio de especies a lo largo de un gradiente ambiental puede explicarse en función de las tolerancias de las especies al factor ambiental que determina dicho gradiente y del efecto diferencial de las interacciones bióticas (Owens *et al.*, 1995; Buckland *et al.*, 1997; Givnish, 1999). En contraste, el que tiene lugar entre ambientes similares es un indicador de eventos de colonización y extinción diferenciales. Estos eventos pueden depender de factores intrínsecos al tipo de ambiente, tales como la extensión del área, la distancia, el régimen de disturbio, la calidad nutricional del sitio (MacArthur y Wilson, 1967; Simberloff y Levin, 1985), pero también al efecto de factores aleatorios (Arrhenius, 1921; Coleman, 1981) y de dinámicas caóticas en las poblaciones. La complejidad de estos componentes en el análisis de la diversidad β se acentúa porque muchos no son excluyentes y puede haber sinergismos entre los distintos factores.

1.2.c. Relación especies-área

En general se acepta que existe una correlación entre el número de especies de una comunidad y el área que ésta ocupa (Connor y McCoy, 1979; Rosenzweig, 1997); no obstante, a pesar de que estas correlaciones son generalizables a numerosos sistemas biológicos, no existe consenso sobre las causas que explican dicho patrón (Connor y McCoy, 1979). Entre las hipótesis que se han propuesto como explicativas de la relación especies-área destacan las siguientes (Kelly *et al.*, 1989; Simberloff y Levin, 1985): (a) la hipótesis de la distribución aleatoria de las especies (Arrhenius, 1921; Coleman, 1981; Gotelli, 1994); (b) la hipótesis de diversidad de hábitats (Williams, 1943; Connor y McCoy, 1979); (c) la hipótesis del equilibrio en la biogeografía de islas (MacArthur y Wilson, 1967); y (d) la hipótesis de los disturbios (Simberloff y Levin, 1985).

La hipótesis de la distribución aleatoria de las especies o muestreo pasivo indica que simplemente por probabilidad, un área mayor tendrá más especies representadas. Esta hipótesis establece que la probabilidad de colonización de un área determinada -una isla- es dependiente tanto del número de individuos por especie, como de la riqueza específica encontrada en la fuente de dispersión -el continente- (Gotelli, 1994). La hipótesis de la diversidad de hábitats sostiene que entre mayor sea el área involucrada, la probabilidad de encontrar ambientes distintos es mayor, y por lo tanto la presencia de más especies es favorecida por el efecto de la heterogeneidad ambiental y el consecuente efecto sobre las interacciones bióticas y los intervalos de tolerancia de las especies (Williams, 1943; Connor y McCoy, 1979). La hipótesis del equilibrio (MacArthur y Wilson, 1967) predice que el número de especies de una isla depende del balance entre la tasa de colonización (la cual aumenta conforme el área) y la de extinción local (que disminuye al aumentar el área). Finalmente, la hipótesis de los disturbios afirma que las áreas pequeñas tendrán menos especies porque son más susceptibles a la extinción por los

efectos de borde (Simberloff y Levin, 1985). Si bien estas hipótesis se han planteado de forma independiente es muy probable que no sean autoexcluyentes y que los patrones observados en la naturaleza sean en realidad el producto del efecto conjunto de éstas.

En el entendimiento de los factores que determinan la diversidad β , es razonable suponer que las hipótesis de la distribución aleatoria de las especies y del equilibrio insular son más importantes cuando se evalúa la diferenciación entre hábitats similares, mientras que la de la heterogeneidad del hábitat se puede asociar más directamente al recambio de especies en gradientes ambientales. La hipótesis del disturbio puede ser aplicable para estos dos componentes de la diversidad β y su importancia relativa depende del sistema de estudio.

1.2.d. Fragmentación e islas de hábitat

Considerando que la relación especies área presenta una gran generalidad, es importante conocer cómo es la reducción de especies cuando el área se contrae y cuáles son las diferencias entre fragmentos recientes y fragmentos con más tiempo de aislamiento. En general, la fragmentación de los hábitats trae consigo la disminución del tamaño de las poblaciones, su aislamiento y un aumento de las perturbaciones del sistema, lo que puede llevar a la extinción local de algunas especies (Primack, 1993). En contraposición, en las islas naturales la ausencia de algunos competidores y depredadores puede aumentar las poblaciones locales por encima de la densidad típica en los continentes (MacArthur, 1972) y en algunos casos permite la diversificación de algunas taxa (Darwin, 1859). De hecho, es común que utilizando conjuntos de sistemas insulares se obtengan mayores tasas de acumulación de especies en la relación especies-área que las encontradas en subdivisiones de un área continua mayor (Quinn y Harrison, 1988; Kellman *et al.*, 1994; Rosenzweig, 1997). Una explicación a estas observaciones se deriva del reconocimiento de los patrones en la distribución espacial de las especies, particularmente por los valores altos en la diversidad β .

Existen tres posibilidades teóricas para que se mantenga una alta diversidad regional (γ) en un conjunto de áreas pequeñas; la primera es que cada sitio posea individualmente una gran riqueza de especies (es decir, una alta diversidad α); la segunda, que varios sitios en conjunto presenten una gran diversidad al tener una elevada tasa de recambio de especies (es decir, una alta diversidad β ; Kellman *et al.*, 1994); y la tercera, es que los conjuntos de sitios presenten una riqueza elevada en ambos tipos de diversidad (alfa y beta). Es difícil que esta última situación ocurra en la naturaleza debido a la autocorrelación espacial y a los patrones de anidamiento que presentan las especies (Cutler, 1991; Wright y Reeves, 1992; Wright y Patterson, 1998), y es particularmente poco probable para sitios con áreas reducidas dado el bajo número poblacional que tendría cada especie. No obstante, el “*fynbos*” sudafricano presenta tanto una alta diversidad alfa, como una alta diversidad beta en áreas pequeñas, aun cuando muchas especies son muy raras (Heijnis *et al.*, 1999).

La reducción del tamaño de los hábitats no es una situación reciente ni generada exclusivamente por los seres humanos. Por ejemplo, la contracción del hábitat producto de un cambio climático de magnitudes considerables ha traído consigo inversiones en la dominancia de

las especies (Eden, 1974; Haffer, 1982; Colinvaux, 1987), cambiando substancialmente la fisonomía regional y modificando las probabilidades de colonización y extinción local de las especies. Así, antes de evaluar los efectos de la fragmentación es importante diferenciar el posible origen de las islas de hábitat o fragmentos, así como la duración de su condición de aislamiento.

Las islas de hábitat pueden representar relictos de comunidades ampliamente distribuidas en el pasado que han sufrido una contracción debido a los cambios climáticos, como se ha sugerido para algunos sistemas de vegetación de montaña (Rzedowski y Palacios-Chávez, 1977; Danin, 1999; Watson y Peterson, 1999) y de tierras bajas (Eden, 1974; Meave y Kellman, 1994). Sin embargo, las islas de hábitat no siempre son producto de la fragmentación de un ecosistema previo. Ejemplos de ello son los derrames basálticos, algunos hábitats acuáticos (como cenotes, lagos y humedales), las acumulaciones de compuestos orgánicos en degradación, entre otros.

Las diferencias en el origen de las islas de hábitat pueden afectar a la riqueza de especies que contienen. Por ejemplo, una isla producto de la fragmentación del hábitat original puede tener un mayor número de especies respecto a lo que se espera de acuerdo con la relación especies-área (Ezcurra *et al.*, 1988; Halffter y Ezcurra, 1992). Además, existen diferencias claras entre los sistemas fragmentados y las islas oceánicas, que radican en que las interacciones con el exterior son diferentes (Janzen, 1983; Haila, 1990). De esta manera, quizá la primera diferencia que se puede reconocer entre los fragmentos y las islas de hábitats (no originadas de un continuo) sea el número inicial de especies que pueden tener. Pero si ha pasado suficiente tiempo, de acuerdo con la teoría de la biogeografía de islas (McArthur y Wilson, 1967), se alcanzará un "equilibrio" por efecto de la colonización en esas islas de hábitat y por la extinción de especies en los fragmentos (Kellman y Meave, 1984; Kellman *et al.*, 1994). Si esta premisa es cierta, entonces el estudio de las islas de hábitat puede generar valiosa información sobre las consecuencias a largo plazo que trae consigo la fragmentación de los hábitats.

Cabe señalar que en la vegetación no se ha encontrado una generalidad en los patrones de diversidad asociados a las islas de hábitat, ya que frecuentemente éstas son invadidas por especies tolerantes o exóticas (Fleischmann *et al.*, 1996; Porembski *et al.*, 1998), así como por plantas que no pertenecen a estas categorías pero cuyas colonizaciones son esporádicas o temporales, aumentando el número de especies de cada sitio. Aunado a lo anterior, algunas plantas, particularmente los árboles de los remanentes de vegetación, pueden persistir por cientos de años y, en ocasiones, una especie en un fragmento puede estar representada por un solo individuo (Meave, 1991). Por estas razones, es difícil conocer exactamente cuál es el número de especies con poblaciones viables en cada fragmento.

Cuando un sistema ha estado aislado durante un periodo largo, el establecimiento de especies tolerantes en los bordes hace que los efectos de los disturbios sean menores hacia el interior (Kellman *et al.*, 1994). Esto trae como consecuencia que los efectos negativos de las áreas pequeñas, dados por la razón perímetro/superficie, se amortigüen, y que entonces estas áreas tengan un contingente de especies mayor a lo esperado. En franca contraposición con las predicciones sobre la disminución de diversidad por efecto de la fragmentación, se ha

encontrado que, salvo en contadas excepciones, conjuntos de islas pequeñas contienen más especies que áreas comparables compuestas por pocas islas (o una sola) muy grandes (Quinn y Harrison, 1988).

Separar el efecto que tienen los factores bióticos de los que producen los abióticos como agentes causales de la distribución diferencial de los organismos en las islas no es trivial, ya que probablemente ambos factores actúen sinérgicamente; no obstante, puede ser que uno de los dos componentes predomine sobre el otro. Entre los factores del ambiente físico que generan diferencias en la distribución de las plantas se tienen principalmente a los climáticos, los edáficos y los de disturbio. En contraste, entre los factores bióticos, de acuerdo con Quinn y Harrison 1988, los más importantes son: las interacciones bióticas (particularmente la competencia, la depredación y los mutualismos) y las dinámicas poblacionales y comunitarias (incluyendo efectos de fundador, equilibrios múltiples, efectos de borde, la resistencia y resiliencia de la comunidad, el banco de especies y sus habilidades de dispersión, las capacidades de colonización y los efectos evolutivos). A esta lista faltaría añadir las causas antropogénicas, que son las principales generadoras de islas de hábitats en la actualidad.

En los sistemas afectados por un cambio climático, de acuerdo con el panorama mencionado, la comunidad previa a la contracción del hábitat podría desaparecer por completo o permanecer en relictos aislados, pero ¿hasta qué magnitud de disminución del hábitat es posible mantener todo un conjunto regional de especies (*i.e.* una flora)? y ¿cuál será el efecto en la diversidad si se considera solamente un área continua o si el resultado de la disminución del hábitat genera un sistema fragmentado a manera de archipiélago? Estas interrogantes no tienen una fácil respuesta, ya que la capacidad predictiva de la relación especies-área en este sentido es muy limitada. Sin embargo, el estudio de los sistemas naturalmente aislados como reservorios de especies en el tiempo geológico ha aportado datos relevantes para explicar la riqueza florística encontrada en las selvas húmedas de sitios afectados por glaciaciones durante el Pleistoceno (Kellman *et al.*, 1994; Meave y Kellman, 1994), en vegetación mediterránea en sistemas desérticos (Danin, 1999), así como también de los patrones de diversidad de aves en Australia (Kikkawa, 1997).

No existen muchos sistemas en la naturaleza que permitan evaluar las sutiles diferencias que existen entre el efecto de la separación espacial y el de los gradientes ambientales como determinantes de la diversidad β . Esto ocurre principalmente por que, en general, las diferencias en composición entre comunidades están asociadas a factores climáticos, históricos y de disturbio que, cuando se mezclan, hacen imposible atribuir la causalidad de cada factor. Por ello, es necesario recurrir a islas de hábitat que estén dentro de la misma área geográfica, bajo el mismo régimen climático y de disturbio. Un ejemplo de islas de hábitat que cumplen con esta condición son los manchones de vegetación xerofítica que se desarrollan en afloramientos rocosos, enclavados dentro de matrices de vegetación más mesofítica.

1.3. Enclaves de vegetación xerofítica

Las comunidades vegetales que se desarrollan en afloramientos rocosos generalmente representan islas de hábitat substancialmente distintas de su entorno biológico, tanto en su composición florística, como en su fisonomía y en los espectros de formas de vida (Porembski y Brown, 1995; Porembski *et al.*, 1997a,b). Estas islas se caracterizan por presentar capas delgadas y discontinuas de suelo (Silva *et al.*, 1996), lo que trae consigo una baja capacidad de retención de agua y bajas cantidades de nutrientes (Groeger y Barthlott, 1996; Radis, 1997-98; Porembski *et al.*, 1996; Porembski *et al.*, 1998) haciéndolos relativamente secos y oligotróficos. Una característica distintiva de esta vegetación es la predominancia de plantas herbáceas sobre las arbóreas (Dorrstock *et al.*, 1996), entre las que destacan las monocotiledóneas (Porembski *et al.*, 1998). Dependiendo de la situación, puede haber abundantes suculentas y poikilohídricas (Porembski, 1996; Porembski *et al.*, 1997a) o dominancia de plantas anuales (Porembski y Brown, 1995; Porembski *et al.*, 1995) y, en algunos casos, es notable la presencia de plantas carnívoras (Dorrstock *et al.*, 1996).

La vegetación de los afloramientos rocosos es variable en el número de especies que contienen; por ejemplo, se reportan 66 especies de plantas vasculares en Costa de Marfil (Porembski *et al.*, 1996), 86 en Río de Janeiro, Brasil (Meirelles *et al.*, 1999), entre 100 y 200 en la Provincia de Córdoba, Argentina (Cabido *et al.*, 1990), 232 en Serra dos Carajas, en Brasil (Silva *et al.*, 1996), alrededor de 538 para el Pedregal de San Ángel en el Distrito Federal, México (Rzedowski, 1954) y 614 en el sur de Venezuela (Groeger y Barthlott, 1996). A pesar del número relativamente bajo de especies de algunas comunidades rupícolas, es común que éstas presenten un alto número de endémicos (Chiarucci, 1994; Porembski *et al.*, 1994; González-Medrano, 1996; Groeger y Barthlott, 1996; Silva *et al.*, 1996; Porembski, 1996; Palvetic y Trinajstić, 1997; Porembski *et al.*, 1998; Danin, 1999; Meirelles *et al.*, 1999); no obstante, aunque en algunos casos también destacan los paleoendemismos (Fleischmann *et al.*, 1996), el endemismo no parece ser una constante en estos sistemas rocosos (Ibisch *et al.*, 1995; Porembski *et al.*, 1994; Porembski y Brown, 1995). Lamentablemente, la vegetación rupícola han sido poco estudiada, a pesar de su gran importancia biológica (Porembski y Brown, 1995; Meirelles *et al.*, 1999); por ejemplo, en estos sistemas se presentan plantas raras que en algunos casos representan nuevos registros para algún país (Porembski *et al.*, 1998) o relictos de especies paleoendémicas (Soto *et al.*, 1990; Porembski *et al.*, 1994).

Los afloramientos rocosos de caliza han recibido menos atención respecto a los de granito (denominados “inselbergs”), a pesar de que las áreas kársticas constituyen un 30% de la superficie del territorio nacional (Lazcano-Sahagún, 1994). Estos afloramientos son particularmente reconocidos por lo abrupto de las pendientes y la discontinuidad y lo somero del suelo que forman (Crowther, 1982). Algunos de los trabajos botánicos en sistemas de calizas en México son los realizados en las paredes de las dolinas en Tamaulipas (González-Medrano y Hernández-Mejía, 1998) y los realizados en la Península de Yucatán (por ejemplo: Ibarra-Manríquez *et al.*, 1995), aunque la vegetación de esta península no se puede considerar propiamente ni como vegetación rupícola, ni como xerófita.

La baja capacidad de retención de agua y la baja disponibilidad de nutrientes puede ocurrir en diversos ambientes; por ejemplo, los suelos arenosos que contienen su propia vegetación xerófila (Ribeiro y Fernandes, 2000). De esta manera, junto con los sistemas rocosos existen distintas comunidades azonales, por ejemplo las "campinas" en Brasil (Macedo y Prance, 1978), las porciones rocosas de los "tepui" en Venezuela (Steyermark, 1986) y algunas sabanas centroamericanas en regiones donde se esperaría, de acuerdo con el régimen climático prevaleciente, que hubiera selvas tropicales húmedas (Eden, 1974; Kellman, 1984). En el centro de México son notorios los afloramientos de rocas ígneas, como los derrames del Xitle, del Parícutín y del Chichinautzin, con vegetación rupícola xerófila (Cano-Santana y Meave, 1996). Un punto sobresaliente al respecto para la mayoría de los sistemas determinados edáficamente es que son relativamente estables en el tiempo (Porembski *et al.*, 1998), por lo que carece de sentido considerar a la vegetación de muchos de estos sistemas como comunidades sucesionales. De hecho, no se ha encontrado evidencia de que estas comunidades cambien en el tiempo (Ehrendorfer, 1962; Galland, 1982).

En México es posible encontrar sistemas rocosos con comunidades xerófilas alejadas de las grandes regiones áridas y semiáridas del país. Estas comunidades se presentan a manera de parches dentro de matrices de vegetación más mesofítica, por ello, a estas comunidades les hemos denominado "enclaves de vegetación xerofítica" (EVX). La aridez edáfica tiene algunos efectos similares a los que se presentan en las zonas áridas y semiáridas, por lo que es posible identificar semejanzas entre estos ambientes. De hecho, se ha sugerido que la ruta de colonización a las zonas áridas de México implicó la colonización previa de ambientes xerófilos, como los sistemas rocosos de calizas y basaltos (González-Medrano, 1996). Los paralelismos que se pueden establecer entre los EVX y las zonas áridas están en función de las similitudes fisonómicas y en su composición, la cual conlleva una historia biogeográfica común. Sin embargo, aparentemente no existen estudios que examinen a los EVX como reservorios de especies propias de zonas áridas y no se ha explorado su posible papel en el mantenimiento y diversificación de la flora xerofítica mexicana.

1.4. Modelos nulos

Se ha observado que es frecuente que la distribución de las especies en un archipiélago oceánico corresponda a una disminución anidada del número de especies conforme las islas se alejan del continente (la fuente de especies) (Wright y Reeves, 1992; Wright y Patterson, 1998; Brualdi y Sanderson, 1999; Arita y Rodríguez, 2001). Este patrón puede modificarse por el tamaño de las islas y por las conexiones pasadas entre ellas, así como por el tiempo de aislamiento. Sin embargo, en las islas de hábitat este modelo de disminución anidada en la riqueza específica puede no ser válido; de hecho, casi es necesario que no lo sea para que las islas de hábitat sean consideradas como tales. Por esta razón, es interesante evaluar si esto es cierto y considerar otros modelos de distribución de especies.

Dado que los sistemas rocosos suelen tener menos especies que su entorno, una hipótesis razonable es que la vegetación xerofítica sea relativamente pobre en especies respecto a la SBCs.

En este sentido, también es relevante responder si esta disminución de especies corresponde a un decremento aleatorio del conjunto de la matriz que los rodea, o si las especies xerófitas de los afloramientos forman un conjunto diferente. Debido a que la experimentación con comunidades vegetales persistentes a largo plazo es prácticamente imposible, el uso de modelos de distribución aleatoria de especies (modelos nulos) puede ser de gran utilidad, ya que permiten confrontar estadísticamente a los patrones naturales (Gotelli y Graves, 1996). Un modelo nulo genera un patrón aleatorio a partir de datos ecológicos o a partir del muestreo aleatorio de una distribución imaginaria o conocida. En estos modelos se pueden mantener constantes algunos elementos y variar otros de manera estocástica para generar nuevos patrones de ensamblaje (Gotelli y Graves, 1996; Arita y Rodríguez, 2001).

Algunos de los elementos que determinan la estructura de las comunidades, como pulsos en la abundancia de recursos, ventanas de oportunidad en el establecimiento de los individuos, variaciones meteorológicas anormales, disturbios esporádicos, cambios topográficos y edáficos de baja magnitud, entre otros, tienen fluctuaciones que son muy difíciles de modelar. Además, parte de la variabilidad en los patrones naturales puede ser debida a componentes estocásticos (Gotelli y Graves, 1996). Por ello, el efecto de estos elementos puede ser incorporado como variaciones aleatorias, de manera tal que su modelaje sea más sencillo de lo que sería si se manejaran de una manera explícita. No obstante, determinar exactamente cuál es el grado de aleatoriedad de una estructura comunitaria no es fácil. En este sentido, no existe un consenso sobre cuáles deben ser los parámetros básicos para construir un modelo sobre la distribución de especies y generalmente los modelos "demasiado nulos" nunca reflejan completamente lo que sucede en la naturaleza (Gotelli y Graves, 1996). La incorporación de restricciones en los modelos hace que los patrones generados con componentes aleatorios sean más similares a las comunidades naturales. No obstante, es cuestionable si después de la incorporación de restricciones, el modelo sigue siendo verdaderamente nulo. Esto se debe a que algunas restricciones difícilmente pueden establecerse *a priori* sin datos ecológicos previos, por lo que, aun cuando se obtengan distribuciones aleatorias en estos modelos restringidos, es difícil determinar si una comunidad tiene una estructura dada por el azar o por fuerzas biológicas.

1.5. Objetivos e hipótesis

En los alrededores del poblado de Nizanda, ubicado en el Distrito de Juchitán, en el Istmo de Tehuantepec, en el SE del estado de Oaxaca, existe un conjunto de afloramientos de rocas calcáreas donde se establecen manchones de vegetación xerófila rodeadas de una matriz de selva baja caducifolia. Estos pedregales han sido descritos como jardines naturales de roca que concentran especies xerófilas (Cutak, 1951) y que poseen varias especies endémicas (Bravo y MacDougall, 1958; Matuda, 1959; Soto-Arenas, 1993).

La discontinuidad de los afloramientos rocosos hace que estas comunidades xerófilas formen un sistema natural de islas de hábitat, con bordes más o menos bien definidos, lo cual permite su estudio como unidades discretas. En este sentido, los EVX de Nizanda pueden ser considerados como un sistema modelo para estudiar algunos aspectos básicos sobre la diversidad

vegetal. La caracterización de la vegetación de este sistema rocoso, en términos florísticos y estructurales, permite alcanzar el objetivo general planteado en este estudio, que es realizar un análisis detallado del arreglo espacial de la diversidad florística de un ambiente restrictivo y que se encuentra delimitado de manera natural (los EVX). Como pregunta central de este trabajo se planteó responder ¿cómo está estructurada la vegetación de los EVX de la región de Nizanda, en términos de su composición y riqueza de especies, de su estructura cuantitativa y del grado de diferenciación florística (diversidad beta) del sistema de estudio?

Para responder a la pregunta central se tienen que contestar las siguientes preguntas particulares: (1) ¿Cómo son, en términos físicos y biológicos los EVX del sistema de estudio? y (2) ¿Cómo es la diversidad florística de estos sitios, en términos de su riqueza y del arreglo espacial de las especies? La respuesta a la primera pregunta descansa en los siguientes objetivos particulares: (i) caracterizar los afloramientos de rocas calizas que se localizan en el área de estudio en términos de su extensión, número, forma, topografía, litología superficial y relaciones espaciales entre ellos, y (ii) caracterizar a la vegetación de los EVX, a partir de la descripción cuantitativa de su estructura y composición florística. La segunda pregunta se responde siguiendo los objetivos particulares de: (i) determinar la diversidad γ de los EVX, y (ii) de analizar el arreglo de esta diversidad en sus componentes α y β .

La primera hipótesis que se plantea se relaciona con que la disminución de la capacidad de retención de agua y la baja disponibilidad de nutrientes de los ambientes rocosos, ambas situaciones causadas por la acentuada disminución de la profundidad y continuidad del suelo, generan condiciones más desfavorables para el desarrollo de la vegetación. Por ello es de esperarse que las variables estructurales, como la riqueza, la densidad, el área basal y los índices de diversidad disminuyan conforme aumentan las restricciones del hábitat. Por otro lado, debido a que también se ha postulado que el rigor ambiental de los sistemas rocosos favorece la predominancia de monocotiledóneas, este componente de la vegetación se examina bajo la hipótesis de que en la vegetación xerófila la riqueza y abundancia de las monocotiledóneas es mayor respecto a las selvas de la matriz que los rodea. Si el incremento en las restricciones del hábitat influye sobre las variables estructurales de manera similar, entonces es de esperarse que existan correlaciones entre éstas.

Debido a que los EVX constituyen un sistema de islas de hábitat, y a que parece existir una considerable heterogeneidad en la vegetación dentro de cada una de estas islas virtuales, asociada al gradiente edáfico, se planteó la hipótesis de que la diversidad β contribuye de manera importante a la diversidad total o γ , de este sistema. Es decir, las diferencias en la composición de especies se deben por un lado al efecto diferencial de la tolerancia de cada especie al rigor ambiental dentro de cada afloramiento, y por el otro al recambio de especies que ocurre entre hábitats similares pero separados espacialmente (es decir, ubicados en afloramientos distintos).

Estas hipótesis relacionan dos de los determinantes de la diversidad beta, la distancia física y la heterogeneidad del hábitat. En este trabajo se hipotetizó que la diversidad beta generada por la catena edáfica es más importante respecto a la que ocurre entre hábitats similares, ya que esto corresponde a los patrones generales de diversidad, los cuales muestran un

abatimiento en la riqueza específica conforme aumentan las restricciones ambientales. Por otro lado, la mayor diferenciación florística tendría que ocurrir al combinar los dos componentes de la diversidad beta; es decir, el máximo grado de disimilitud tendría que ocurrir entre distintos ambientes cuando la separación espacial sea mayor.

El último componente que aborda este estudio es determinar si las especies de las comunidades xerófilas son un subconjunto aleatorio de las especies de la matriz o si representan un conjunto independiente. De ocurrir lo segundo, se podría hipotetizar que las comunidades xerófilas representan comunidades cuyo contingente de especies es limitado y exclusivo, con lo cual se podría discutir las consecuencias biogeográficas y evolutivas que ello implica para algunos elementos de vegetación xerófita.

2. DESCRIPCIÓN DEL ÁREA DE ESTUDIO

2.1. Localización geográfica

El estudio se llevó a cabo en la región centrada en una población cuyo nombre oficial es Mena, pero que es conocida como Nizanda por sus pobladores. Nizanda (16° 39' N, 95° 00' O) se localiza a orillas del ferrocarril transístmico, a 13.5 km al norte de Ciudad Ixtepec. Aunque el poblado pertenece al municipio de Asunción Ixtaltepec, los sitios de muestreo de la vegetación se ubican tanto dentro de este municipio como en el de Ciudad Ixtepec, ambos pertenecientes al Distrito de Juchitán, Oaxaca (Fig. 1).

La región de Nizanda cubre aproximadamente 85 km² y se define de manera arbitraria como la porción del Istmo de Tehuantepec limitada al sur por la planicie costera del Golfo de Tehuantepec; al norte por las planicies de Chivela, ubicadas al norte del parteaguas continental; al oeste por las laderas orientales del Cerro Naranjo; y al este por el tramo Chivela - La Ventosa de la carretera federal No. 185 (Fig. 1).

Debido a que actualmente no existe mucha información sobre el área de estudio, es conveniente hacer aquí una descripción general del sitio. Para ello se analizó la información bibliográfica disponible, que es básicamente regional, y se incluyeron algunas observaciones personales.

2.2. Clima

Aunque en Nizanda no existe una estación meteorológica, la información proveniente de estaciones aledañas (Tabla 1) permite suponer una temperatura promedio para este poblado de alrededor de 25°C y una precipitación promedio anual de aproximadamente 1,000 mm. Las lluvias caen con una marcada estacionalidad, distinguiéndose una época seca entre noviembre y abril y una lluviosa de mayo a octubre (SPP, 1984a, b). Es probable que el clima de Nizanda sea similar al registrado en Ciudad Ixtepec -Aw₀(w)igw"- (García, 1988); es decir, el menos lluvioso de los cálidos subhúmedos, con dos máximos de precipitación pluvial en verano interrumpidos por un breve periodo de secas (canícula), y con sequía prolongada durante la mitad fría del año. Este clima es isotermal (su oscilación térmica es menor a 7°C), con marcha de temperatura tipo Ganges (el mes más caliente del año se presenta antes del solsticio de verano; García, 1989).

De acuerdo con la "Carta de Efectos Climáticos Regionales Mayo-Octubre" escala 1:250,000 de la Secretaría de Programación y Presupuesto (SPP, 1984a), en la parte sur del área de estudio se registran de 30 a 59 días con lluvias en la temporada húmeda, mientras que en las partes más norteñas se registran de 60 a 89 días con lluvia. Así, se puede estimar que el número de días lluviosos en Nizanda tiene un valor intermedio. En esta carta, Nizanda se ubica entre las isoyetas de 800 y de 1,000 mm. No obstante, es probable que exista una mayor precipitación que la reportada, debido al efecto de barrera que pueden tener los cerros de la localidad sobre los vientos húmedos del sur. Esta situación se suma al hecho de que los

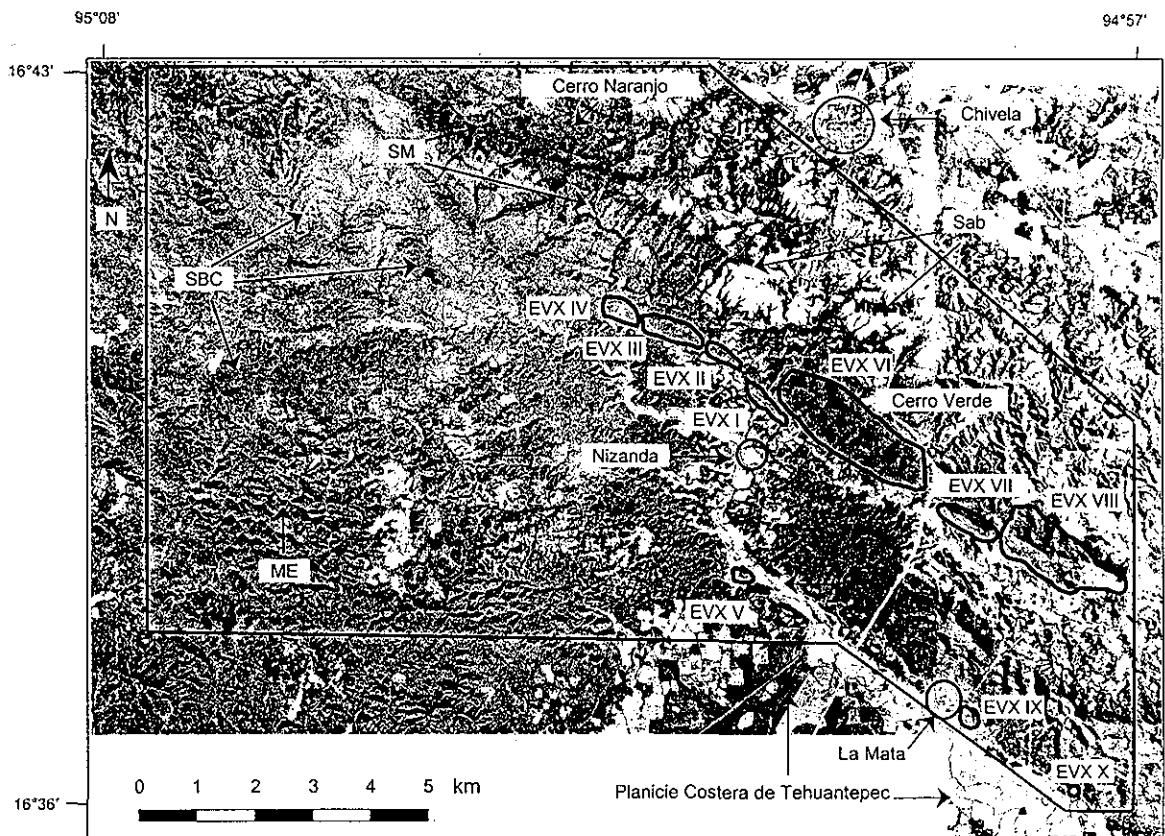
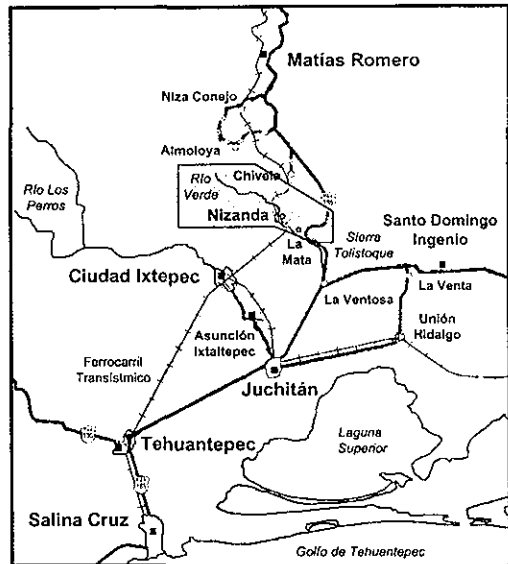


Figura 1. Ubicación del área de estudio. EVX = enclave de vegetación xerofítica, SBC = selva baja caducifolia, ME = matorral espinoso, SM = selva mediana, Sab = sabana.

TESIS CON
FALLA DE ORIGEN

Tabla 1. Ubicación de estaciones meteorológicas e información climática más relevante de éstas a lo largo del Istmo de Tehuantepec (García, 1988). Las estaciones están ordenadas en sentido norte - sur. Los valores para Nizanda marcados con un asterisco son estimaciones y la fórmula climática para esta localidad es la más probable.

Estación	Altitud (m s.n.m.)	Localización		Precipitación anual (mm)	Temperatura media anual (°C)	Fórmula climática
		Lat. N	Long. O			
Coatzacoalcos	14	18° 09'	94° 25'	2780.1	25.4	Am(i')gw''
Acayucan	88	17° 57'	95° 55'	1771.6	25.5	Aw ₂ (i')gw''
Sarabia	80	17° 05'	95° 03'	2384.2	25.1	Am(e)g
Matías Romero	201	16° 53'	95° 03'	1432.6	24.7	Aw ₂ (w)igw''
Chivela	180	16° 43'	95° 00'	1194.2	24.8	Aw ₁ (w)(i')gw''
Nizanda	90-120	16° 39'	95° 00'	1000-1100*	25.0*	Aw ₀ (w)igw''
Cd. Ixtepec	50 [†]	16° 34'	95° 06'	880.5	27.5	Aw ₀ (w)igw''
Juchitán	46	16° 26'	95° 02'	928.7	27.3	Aw ₀ (w)igw''
Tehuantepec	55	16° 19'	95° 13'	874.9	28.2	Aw ₀ (w)igw''
Salina Cruz	6	16° 11'	95° 11'	1058.4	27.4	Aw ₀ (w)igw''

[†] En la obra de García (1988) se cita una altitud de 1,200 m s.n.m. para esta localidad, pero ese dato es erróneo.

nublados son frecuentes, así como las leves lloviznas que ocurren por efecto de la entrada de vientos del norte. Esta especulación se refuerza con el hecho de que en Santiago Chivela (ubicado pocos kilómetros al norte de Nizanda) la precipitación pluvial anual es notoriamente superior (1,194.2 mm) que la que recibe la porción inmediata al sur en la planicie costera. En la época de sequía, de acuerdo con la "Carta de Efectos Climáticos Regionales Noviembre-Abril" escala 1:250,000 (SPP (1984b), Nizanda se ubica entre las isoyetas de 50 y de 100 mm. De acuerdo con la misma carta climática durante la temporada seca del año existirían de 0 a 29 días con lluvia en Nizanda.

Uno de los factores climáticos que parece tener más influencia sobre el crecimiento vegetal, sobre todo para las plantas agrícolas, lo constituyen los vientos fuertes que impactan de manera casi continua a la región (Rodrigo-Álvarez, 1994), principalmente entre septiembre y mayo. Su gran velocidad se debe a la convergencia de los vientos alisios provenientes del Golfo de México debido a un efecto de embudo, ya que éstos encuentran en el Istmo de Tehuantepec el único paso interoceánico de baja altitud en nuestro país (Chelton *et al.*, sin fecha). La acción refrescante del viento puede ser responsable del desarrollo de una vegetación abundante en epífitas y litófitas en las laderas y escarpes orientados hacia el norte, ya que existen reportes que los "nortes" pueden hacer que descienda la temperatura unos 6 u 8°C en unas cuantas horas

(Duellman, 1960). Sin embargo, el efecto refrescante parece verse contrarrestado por el efecto mecánico del viento, sobre todo de los vientos provenientes del norte en el invierno (los denominados “nortes”), que provoca un “achaparramiento” de la vegetación arbórea y arbustiva en los sitios más expuestos (obs. pers.).

Durante el verano, el calentamiento de la superficie de la tierra origina fenómenos convectivos que generan un cambio en el patrón de circulación de los vientos en la región. Por ello, los vientos ricos en humedad provenientes del Océano Pacífico se introducen al sistema y generan la mayor precipitación en el área. No obstante, a pesar de la presencia continua de vientos, y de que la región se encuentra ligeramente al norte de la trayectoria normal de los ciclones tropicales del Pacífico nororiental, ésta es poco azotada por estos fenómenos. Por ejemplo, de los 138 ciclones y tormentas tropicales ocurridas en el Pacífico mexicano entre 1947 y 1979, sólo dos ciclones y tres tormentas tropicales arribaron al puerto de Salina Cruz, al suroeste de Nizanda (Jáuregui, 1984). No obstante, el paso ocasional de tormentas y ciclones genera una alta precipitación durante lapsos breves de tiempo, lo cual provoca una gran escorrentía superficial. Los efectos combinados del reblandecimiento de la tierra por exceso de agua, el azote del viento, la erosión del suelo y la lixiviación de los nutrientes pueden tener importantes repercusiones en las dinámicas biológicas y en los ciclos biogeoquímicos en este ecosistema.

2.3. Relieve

Nizanda se ubica en la vertiente pacífica de la depresión del Istmo de Tehuantepec, en la confluencia de varios sistemas montañosos. En términos generales, la región está bordeada al oeste y suroeste por la Sierra Madre del Sur (Sierra de Miahuatlán), al noroeste por la Sierra Norte de Oaxaca (Sierra Mixe), al este por la sierra de Tolistoque, y al sur por los terrenos llanos de la Planicie Costera del Golfo de Tehuantepec.

La geomorfología dominante en la región consiste en lomeríos de baja altitud (cerca de 250 m s.n.m.), moldeados principalmente por erosión hídrica, cuyas laderas son en su mayoría medianamente pronunciadas. Este paisaje está interrumpido de manera abrupta por la presencia de cerros muy escarpados formados por afloramientos de roca caliza; el más alto de ellos, el cerro Verde, alcanza una elevación aproximada de 500 m. Las laderas de los cerros kársticos son muy inclinadas, y en muchas porciones existen escarpes casi verticales. La altitud de la zona varía desde poco menos de 100 m s.n.m en el cauce bajo del río Verde, a más de 700 m s.n.m. en la cima del Cerro Naranja (SPP, 1981; INEGI, 1988a,b).

2.4. Geología y edafología

En la región del Istmo donde se ubica Nizanda dominan rocas del Mesozoico, particularmente complejos metamórficos (esquistos), y rocas calizas del Cretácico Inferior (SPP, 1981). Los tipos de suelo predominantes en la región son Litosoles y, como suelos secundarios, se presentan Feozems háplicos y Regosoles éutricos, ambos con estructuras medias. En la

Planicie Costera del Golfo de Tehuantepec y en el valle del río Verde (al sur del poblado de Nizanda), se encuentra como suelo predominante al Cambisol éutrico y, en menor proporción, el Cambisol crómico de textura media (SPP, 1981).

Con base en una descripción *in situ* de perfiles de suelo ubicados en los afloramientos calcáreos y en observaciones de campo para las otras unidades del paisaje se determinó que el suelo de Nizanda es muy variable. Los suelos de las cimas de los lomeríos de esquistos son poco profundos y poseen abundantes gravas superficiales. Hacia las laderas bajas y en el piedemonte la acumulación de suelo es mayor. En las planicies aluviales los suelos son más profundos (> 1 m) y arenosos, aunque en algunas porciones presentan texturas más finas. A lo largo de las laderas de los cerros de caliza la catena es más acentuada, ya que abarca desde suelos de piedemonte con profundidades superiores a los 50 cm, de colores rojizos en sus horizontes inferiores, con una estructura marcada y una notoria acumulación de arcillas, hasta los suelos de las cimas que no son más que una somera y discontinua acumulación de materia orgánica entre las grietas de la roca expuesta. En algunos puntos aislados estos suelos pueden ser medianamente profundos, pero aun así carecen de una estructura definida. A juzgar por su color oscuro y su consistencia, se infiere que están formados básicamente por la acumulación de materia orgánica. En las porciones intermedias de las laderas de estos cerros calcáreos se observa una mayor acumulación de suelo, donde existe un horizonte A conspicuo y una capa considerable de mantillo. Allí el suelo mineral tiene una profundidad considerable (hasta 50 cm), e incluso es posible observar en algunos puntos el desarrollo de un horizonte B.

En las hondonadas (dolinás) o en la base del piedemonte, donde existe una mayor acumulación de sedimentos, el perfil del suelo se encuentra más desarrollado y la presencia de arcillas es notoria. Esto último se manifiesta porque el suelo presenta una mayor cohesión (es moldeable) y por los tonos rojizos, típicos de los óxidos de hierro. La profundidad del suelo en estos sitios sobrepasa los 50 cm; el mantillo es abundante, pero la materia orgánica en general disminuye fuertemente hacia las partes inferiores del perfil. El suelo más profundo también se distingue porque presenta muy pocas raíces. Los horizontes inferiores presentan una mezcla de esquistos con silicatos cristalizados. En las cimas de los cerros de esquistos, donde se desarrollan las sabanas, los silicatos cristalizados son muy aparentes por su color blanco brillante.

2.5. Hidrología

En la vertiente del Pacífico de la región istmeña no existen ríos muy caudalosos. Destacan los Ríos Tehuantepec y Los Perros, que son los principales abastecedores del Distrito de Riego No. 19 (SPP, 1981). Justo en las inmediaciones del poblado de Nizanda convergen las tres principales corrientes de agua del área de estudio. Proveniente del norte corre un arroyo conocido localmente como Río del Agua Tibia, cuyo nombre obedece a que es alimentado permanentemente por un manantial de agua termal hipogea, pero que es también el drenaje natural de los terrenos ubicados al norte del poblado. Por el este fluye hacia Nizanda el arroyo Verde o Mazahua, como se le conoce localmente debido a que pasa cerca del poblado del mismo nombre. Desde el oeste se incorpora el arroyo Chilona, el cual se origina en la Sierra de las

Banderillas y se nutre de la escorrentía proveniente del Cerro Naranjo. Estos dos últimos arroyos son estacionales. De la unión de estos tres arroyos se forma el Río Verde que fluye hacia a la Planicie Costera del Golfo de Tehuantepec.

Nizanda significa en zapoteco “agua que nace caliente”, precisamente por sus afloramientos de agua hipogea termal. La surgencia de agua permite el establecimiento de comunidades vegetales con requerimientos hídricos más elevados, que en algunos casos toman la forma de humedales, si bien pequeños y muy localizados.

2.6. Flora y vegetación

2.6.a. Flora

En Nizanda se han registrado 746 especies que representan a 458 géneros pertenecientes a 119 familias. De manera conservadora, se estima que el número total de especies presentes en la región debe encontrarse entre 850 y 900 (Apéndice II). De acuerdo con el trabajo realizado por Pérez-García *et al.* (2001), casi el 40% de las especies registradas en Nizanda no lo están para el aledaño Distrito de Tehuantepec (Torres-Colín *et al.*, 1997). Si bien es necesario tomar esta cifra con reserva, en virtud de las posibles discordancias en las determinaciones, es indudable que se trata de una cifra importante.

2.6.b. Tipos de vegetación

La heterogeneidad de la cubierta vegetal de Nizanda, representada principalmente por siete tipos de vegetación primaria, es un factor clave en la determinación de la gran riqueza de la flora local (Pérez-García *et al.*, 2001). En dicho estudio, los tipos de vegetación de Nizanda fueron diferenciados con base en atributos fisonómicos y fenológicos. La nomenclatura utilizada combina criterios de las clasificaciones de Miranda y Hernández-X. (1963) y de Rzedowski (1978), pero incorpora algunas consideraciones personales (Pérez-García *et al.*, 2001). La mayoría de los tipos de vegetación corresponden al sistema de Miranda y Hernández-X., particularmente por el uso del término selva. De Rzedowski (1978) se utilizaron las categorías matorral xerófilo y bosque de galería, aunque el uso de este último término se restringió a la vegetación arbórea ribereña poco diversa.

En función de esos criterios, en la región de Nizanda se reconocieron los siguientes tipos de vegetación: bosque de galería, matorral espinoso, matorral xerófilo, sabana, selva baja caducifolia, selva mediana subcaducifolia y subperennifolia, y vegetación acuática y subacuática (Fig. 2). Además, una proporción todavía relativamente pequeña de la superficie corresponde a vegetación secundaria y sistemas agropecuarios. Sólo la selva baja caducifolia y las sabanas forman grandes manchones; los tipos de vegetación restantes están restringidos a condiciones microambientales muy particulares y eso hace que ocupen extensiones menores. La descripción de los tipos de vegetación se presenta en el Apéndice II; de ahí se extrajeron las descripciones de la vegetación que tienen más relevancia para este estudio: la selva baja

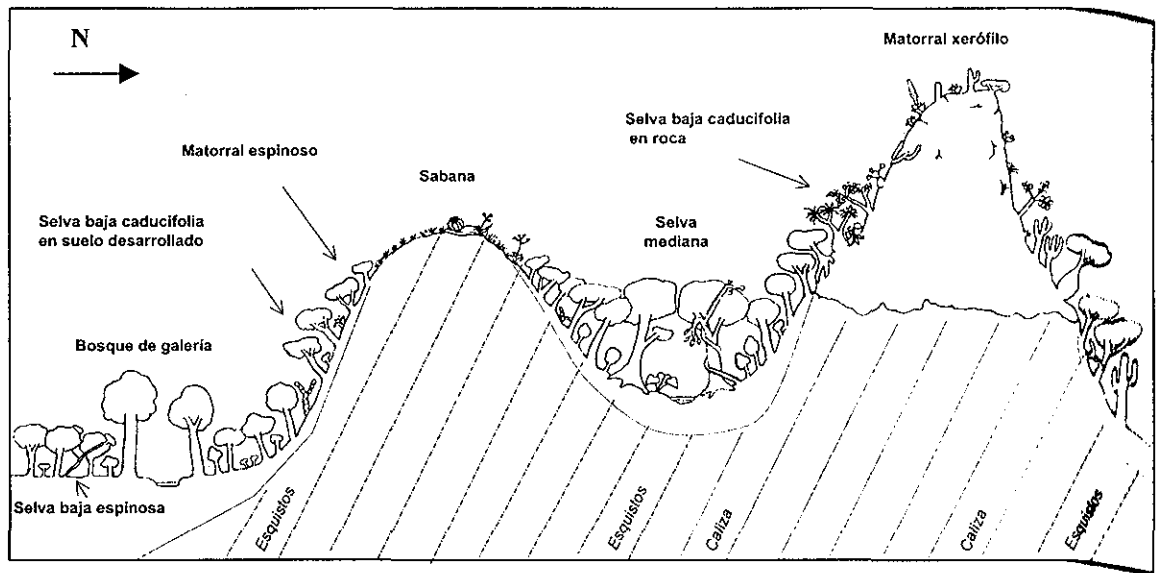


Figura 2. Perfil esquemático de la vegetación de la región de Nizanda, Oaxaca.

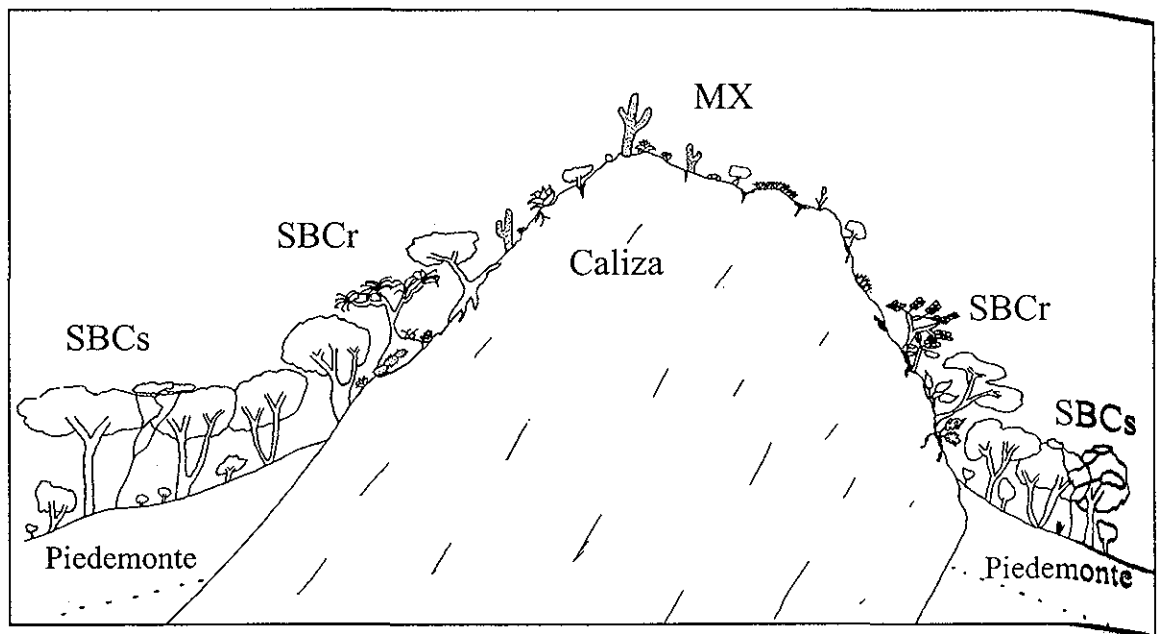


Figura 3. Perfil esquemático de un EVX de la región de Nizanda, Oaxaca. MX = matorral xerófilo, SBCr = selva baja caducifolia en roca caliza, SBCs = selva baja caducifolia en suelo desarrollado.

caducifolia y el matorral xerófilo. El tratamiento florístico para las especies citadas sigue los lineamientos del trabajo de Pérez-García *et al.* (2001). Dicha obra se incluye como apéndice no sólo porque da un marco florístico a este trabajo, sino que también como referencia de los nombres de los autores de las especies que se citan. Por ello, en este trabajo sólo se incorporan a las autoridades de las especies que no están incluidas ahí o en el listado de especies y morfoespecies de los EVX (Apéndice I).

i) Selva baja caducifolia (SBC)

Además de ser el tipo de vegetación predominante en la región, posiblemente también sea el más heterogéneo, pues presenta notables variaciones fisonómicas y de composición entre los sitios donde se desarrolla. En general, el dosel de la SBC se ubica a una altura de alrededor de 7 m, aunque se encuentran algunos árboles emergentes de hasta 15 m, principalmente del género *Bursera*. La cobertura supera 350% y en el dosel no hay estratos bien definidos. En esta comunidad son muy comunes las plantas trepadoras, principalmente herbáceas y leñosas delgadas. La diversidad es alta y en general no parece haber una dominancia clara por parte de alguna especie; de hecho, muchas de ellas pueden ser catalogadas como raras.

La variación más notable de la SBC está claramente asociada con el tipo de material parental sobre el que se desarrolla. Cuando crece sobre esquistos, la SBC está fuertemente dominada por diversas especies de Fabaceae (e.g. *Lonchocarpus emarginatus* y *Myrospermum frutescens*) y Mimosaceae (e.g. *Acacia picachensis* y *Havardia campylacantha*), aunque también son frecuentes especies de otras familias como *Coccoloba liebmanni* (Polygonaceae), *Gyrocarpus mocinnoi* (Hernandiaceae), *Pachycereus pecten-aboriginum* (Cactaceae) y *Tabebuia impetiginosa* (Bignoniaceae), entre otras. En el sotobosque destacan por su abundancia las Cactaceae *Mammillaria voburnensis* var. *collinsii*, *Opuntia puberula* y *Pilosocereus collinsii*, las Fabaceae *Aeschynomene purpusii* y *Dalea carthagenensis*, así como *Haplophyton cimidum* (Apocynaceae) y *Jacquinia macrocarpa* (Theophrastaceae). En este ambiente las epífitas son en general escasas, pero *Clowesia dodsoniana* (Orchidaceae) y *Tillandsia concolor* (Bromeliaceae) llegan a tener una presencia notable. Las trepadoras herbáceas de las familias Asclepiadaceae, Convolvulaceae y Dioscoreaceae son muy frecuentes y, junto con algunas trepadoras leñosas de las familias Bignoniaceae, Malpighiaceae y Sapindaceae, confieren a la vegetación una fisonomía intrincada. *Agave angustifolia* (Agavaceae) es una suculenta muy conspicua en esta comunidad.

Cuando la SBC hace contacto con la sabana, en ocasiones la primera penetra hacia la última a lo largo de cañadas donde se conservan niveles más altos de humedad; en estos sitios destaca *Poeppigia procera* (Caesalpiniaceae) por su colorido cuando florece, aunque también son frecuentes *Godmania aesculifolia* (Bignoniaceae), *Luehea candida* (Tiliaceae) y *Swietenia humilis* (Meliaceae).

La SBC que se desarrolla sobre roca caliza expuesta (SBCr) es particularmente interesante por su composición florística (Pérez-García *et al.*, 1998a). Esta comunidad incluye especies arbóreas rupícolas como *Ficus petiolaris*, *F. pertusa* y *F. ovalis* (Moraceae) y

arborescentes como *Beaucarnea recurvata* L. Hernández (Nolinaceae), así como especies capaces de crecer en suelos rocosos poco desarrollados, tales como *Bursera excelsa* (Burseraceae), *Jacaratia mexicana* (Caricaceae), *Plumeria rubra* (Apocynaceae), *Pseudobombax ellipticum* (Bombacaceae), *Recchia connaroides* (Simaroubaceae) y *Guaiaicum coulteri* (Zygophyllaceae). Entre las especies características de esta comunidad se encuentran *Agave nizandensis* (Agavaceae), *Anthurium nizandense*, *A. cerrobaulense* (Araceae), *Cyrtopodium paniculatum*, *Mesadenus lucayanus* (Orchidaceae), *Pereskiaopsis kellermannii* (Cactaceae) y la trepadora *Matelea cyclophylla* (Asclepiadaceae). En los sitios escarpados donde es frecuente *Comocladia engleriana* las epífitas son muy abundantes, en particular *Tillandsia caput-medusae*, *T. concolor* y *T. schiedeana* (Bromeliaceae), y *Barkeria whartonia*, *Cohniella cebolleta*, *Encyclia nizandensis*, *E. parviflora* y *Myrmecophila* aff. *tibicinis* (Orchidaceae). En algunas porciones de esta comunidad existen manchones boscosos prácticamente monoespecíficos de *Neobuxbaumia scoparia* (Cactaceae) que, si bien no son muy extensos, suelen ser muy densos.

ii) Matorral xerófilo

En los escarpes y pedregales de los cerros kársticos se presentan manchones aislados de vegetación xerofítica. En la clasificación de Miranda y Hernández-X. (1963), éstos podrían ser catalogados como matorrales crasi-rosulifolios espinosos, o como cardonales, debido a la abundante presencia de crasicaulos afilos. De acuerdo con Rzedowski (1978), ambas categorías corresponden al matorral xerófilo; por esta razón, y considerando que no existen otros matorrales xerofíticos en la región, se decidió utilizar este término.

Los matorrales xerófilos (MX) están constituidos fundamentalmente por un estrato bajo (< 1 m) dominado por plantas rosetófilas, entre las que destacan la Agavaceae *Agave ghiesbreghtii* y Bromeliaceae espinosas como *Hechtia caudata* y *H. rosea*, o inermes, como *Tillandsia setacea*. Junto a ellas crecen plantas perennes, ejemplificadas por *Cnidoscolus aconitifolius* (Euphorbiaceae), *Echeveria acutifolia* (Crassulaceae), *Encyclia nizandensis*, *E. hanburii* (Orchidaceae), *Milla oaxacana* (Alliaceae), *Pilea microphylla* (Urticaceae), *Tillandsia concolor* y *T. macdougallii* (Bromeliaceae), *Zephyranthes nelsonii* (Amaryllidaceae), así como las cactáceas, tanto globosas (*Mammillaria voburnensis* var. *collinsii* y *M. albilanata*) como cilíndricas rastreras (*Selenicereus coniflorus*). La mayoría de estas especies están casi completamente restringidas a este tipo de vegetación, ya que sólo se comparten con la SBCr.

El estrato arbóreo y el arbustivo son discontinuos, muy bajos, y se distinguen por la presencia de *Comocladia engleriana* (Anacardiaceae), *Ficus ovalis* (Moraceae) y *Pseudosmodium multifolium* (Anacardiaceae), aunque también son características *Bursera schlehtendalii* (Burseraceae) y otras tres especies exclusivas de esta comunidad: *Cephalocereus nizandensis* (Cactaceae), *Jatropha oaxacana* (Euphorbiaceae) y *Pittocaulon velatum* var. *tzimolensis* (Asteraceae). En los límites del MX con la SBC son abundantes *Philodendron warszewiczii* (Araceae), *Plumeria rubra* (Apocynaceae) y *Solandra nizandensis* (Solanaceae).

Las comunidades de MX de Nizanda forman conjuntos muy vistosos, notablemente diferentes de los otros tipos de vegetación presentes, que han llamado la atención de los botánicos que han visitado la zona, quienes incluso los han reconocido como verdaderos jardines naturales de roca. En la descripción de *Agave nizandensis* (Agavaceae), Ladislaus Cutak (1951: 143) reseña que, al conducirlo al lugar, Thomas MacDougall le indicó que en estos sitios: "*you will find one of the greatest concentrations of desert plants in this region*", y que esto le haría "*forget all the inconveniences we have experienced so far and revel in a plantsman's paradise*". Los afloramientos rocosos de caliza de características similares son frecuentes en otras porciones del Istmo de Tehuantepec y en ellos también se han encontrado especies endémicas, por ejemplo *Agave guiengola* Gentry (Agavaceae) en el cerro Guiengola (Torres-Colín, 1989) y *Phragmipedium xerophyticum* Soto Arenas, Salazar et Hágater (Orchidaceae) en la región de los Chimalapas (Soto *et al.*, 1990).

2.6.c. Afinidades florísticas

Rzedowski (1978) ubicó al Istmo de Tehuantepec dentro de la Provincia Florística de la Costa del Pacífico, en la Región Caribe. En contraste, García-Mendoza y Torres-Colín (1999) consideran que la vertiente pacífica del Istmo de Tehuantepec constituye una región distinta del resto de la Planicie Costera del Pacífico. De acuerdo con esta idea, es de esperarse que la región Istmo de Tehuantepec tenga afinidades fitogeográficas más fuertes con la Planicie Costera del Pacífico, mientras que las relaciones subsecuentes en orden de importancia tendrían que darse con la Región Costera de Oaxaca (García-Mendoza y Torres-Colín, 1999), y con lo que Lott y Atkinson (en prensa) reconocen como la Región Centro del Pacífico Mexicano. De acuerdo con los argumentos esgrimidos por estos últimos autores, se podría concebir que Nizanda pertenece a un conjunto de entidades fitogeográficas anidadas en orden ascendente (cambiando de escala espacial), las cuales conforman una gran región biogeográfica ubicada a lo largo de las costas mexicanas del Océano Pacífico. Esta amplia región del Pacífico mexicano está caracterizada por una diversidad florística muy alta y con una buena representación del componente endémico (Lott y Atkinson, en prensa). Por otro lado, un estudio de menor cobertura geográfica reveló que la mayor afinidad de la vegetación de la parte alta de la Cuenca del Río Tehuantepec se da con la del Valle de Tehuacán-Cuicatlán (Acosta-Castellanos, 1992), lo cual sustenta la hipótesis de que en el pasado existió una zona árida mucho más extensa que incluía la cuenca del Balsas y el Valle de Tehuacán-Cuicatlán, y que abarcaba hasta la cuenca del río Tehuantepec (González-Medrano y Chiang, 1988; Acosta-Castellanos, 1992, 1995). No obstante, en Nizanda es posible encontrar numerosas especies que habitan en la vertiente del Atlántico, como *Acacia pringlei* (Mimosaceae), *Chamaecrista diphylla* (Caesalpiniaceae), *Euphorbia pteroneura* (Euphorbiaceae), *Neobuxbaumia scoparia* (Cactaceae) e incluso algunas que aparentemente son nuevos registros para la vertiente del Pacífico como *Pleurothallis digitale* (Orchidaceae) (Pérez-García *et al.*, 2001).

El Istmo de Tehuantepec ha sido señalado como una región con un alto nivel de endemismo (Lorence y García-Mendoza, 1989). La evaluación del endemismo de una región

donde convergen plantas con distintos orígenes biogeográficos requiere de inventarios de diversas áreas y mapas de distribución detallados de las especies. La escasez de este tipo de información dificulta estimar la magnitud de la fracción endémica de la flora de Nizanda. A pesar de ello, hay claros indicios de que el grado de endemismo de estas plantas es muy variable: *Barkeria whartonia* (Orchidaceae) se puede considerar como una planta microendémica, *Agave nizandensis* (Agavaceae) solamente crece en los cerros calizos de la vertiente pacífica del Istmo, y *Pleurothallis digitale* (Orchidaceae) también presenta una distribución restringida pero centrada en la vertiente del Golfo de México. Asimismo, *Zornia megistocarpa* (Fabaceae) sólo se conocía de la localidad tipo en Salina Cruz, mientras que las áreas de distribución de *Lonchocarpus torresorum* y *L. emarginatus* (Fabaceae) están limitadas a las tierras bajas del Istmo de Tehuantepec y la porción aledaña de la costa del Pacífico. Un detalle adicional interesante respecto a las especies endémicas en Nizanda es que éstas se distribuyen diferencialmente entre los varios tipos de vegetación. Por ejemplo, en las comunidades ribereñas prácticamente no hay taxa endémicos, mientras que en la vegetación xerofítica sobre los cerros de caliza (SBCr y MX) este componente es muy conspicuo.

La vegetación de Nizanda manifiesta el papel que ha jugado simultáneamente el Istmo de Tehuantepec a través de la historia de la flora mexicana, tanto como punto de contacto como de barrera entre biotas distintas, cuya convivencia enriquece la diversidad de linajes presentes en la región. Campos Villanueva *et al.* (1992) estiman una riqueza florística para el estado de Oaxaca de alrededor de 9,000 especies. Utilizando este parámetro, el número de especies estimado para Nizanda (900 especies) sugiere que en esta pequeña región se concentran cerca del 10% del total de la flora oaxaqueña.

2.7. Fauna

La zona de estudio carece de un inventario faunístico completo; no obstante, existen algunos trabajos en la región que permiten tener una idea de la fauna local. Cervantes y Yépez (1995) reportan 65 especies de mamíferos terrestres para la región costera de Salina Cruz, Oaxaca, ambientalmente similar a Nizanda, por lo que es de esperarse que la mastofauna no sea muy distinta. En la región de Nizanda es posible encontrar todavía algunos mamíferos de mediano y gran tamaño, como venados cola blanca (*Odocoileus virginianus* Gmelin), zorras grises (*Urocyon cinereoargenteus* Lichtenstein), armadillos (*Dasypus novemcinctus* Peters), coatís (*Nasua narica* Merriam) y tlacuaches (*Didelphis virginiana* Kerr), entre otros. También hemos observado individuos de mono araña (*Ateles geoffroyi* Kuhl) en las selvas medianas del cerro Naranjo; éstos representan actualmente el registro más norteño en la vertiente del Pacífico para la especie.

Los anfibios del Istmo de Tehuantepec están relativamente bien conocidos gracias al trabajo de Duellman (1960), quien registró 16 géneros y 30 especies tanto de la vertiente del Golfo de México como la del Pacífico. Para la parte oaxaqueña del Istmo de Tehuantepec se reportan 106 especies de reptiles, de las que sólo nueve son totalmente endémicas o compartidas

solamente con la región Planicie Costera Pacífica y la Sierra Atravesada (Casas-Andreu *et al.*, 1996).

En los alrededores de Nizanda recientemente se han encontrado 12 especies de anfibios y 47 de reptiles, distribuidos de la siguiente manera, una tortuga (*Rhinoclemmys rubida* (Cope)), 22 lagartijas y 24 serpientes (Barreto, 2000). Los reptiles *Ctenosaura quinquecarinata* Gray, *Gymnophthalmus speciosus* (Hallowell) y *Geagras redimitus* Cope coexisten en áreas de baja altitud del Istmo de Tehuantepec, lo cual se ha señalado como poblaciones relictuales del Pleistoceno (Casas-Andreu *et al.*, 1996).

Goldman (1951) reporta 16 especies de aves aparentemente restringidas a la Provincia Biótica de Tehuantepec. Para la región de Nizanda, actualmente se han observado 109 especies de aves, pero se estima que ese número se incrementa conforme se realice más trabajo de campo (V. Rodríguez Contreras, com. pers.).

Las actividades agrícolas, forestales y pecuarias de la región, además de la cacería sin control, tienen consecuencias sobre la fauna local. Particularmente resalta la cacería de presas como iguanas, venados y armadillos. Sin embargo, es notorio el buen estado de conservación de la fauna local, probablemente favorecido por la escasa o nula contaminación ambiental del área y la existencia de grandes áreas cubiertas por vegetación original.

3. MÉTODOS

3.1. Delimitación del área de estudio

La delimitación del área de estudio se basó en el reconocimiento general de la zona y en el uso de las cartas topográficas “E15 C63 Ciudad Ixtepec” (INEGI, 1988a) y “E15 C64 Santo Domingo” (INEGI, 1988b), ambas de escala 1:50,000. Además, para la delimitación y caracterización de los sitios se utilizaron dos juegos de fotografías aéreas que cubren la zona de estudio; uno de ellos está compuesto por fotografías escala 1:75,000 del INEGI, mientras que el otro juego, proveniente del Consejo Nacional de Recursos Mineros, incluye fotografías de mayor resolución (escala 1:40,000). El trabajo de fotointerpretación se basó principalmente en este último juego, contando para ello con la asesoría del Dr. Mario Arturo Ortiz del Instituto de Geografía, UNAM. El área de estudio se calculó mediante el uso de un medidor de área (Delta T Device), tomando como base las cartas topográficas arriba mencionadas.

3.2. Definición de las unidades de estudio

En Nizanda la vegetación xerófita se distribuye en forma de manchones discretos enclavados en una matriz de selva baja caducifolia. La vegetación xerófita se puede dividir en dos conjuntos fisonómicamente distintos, el matorral xerófilo (MX) y la selva baja caducifolia en roca (SBCr). Los afloramientos rocosos desprovistos de una vegetación arbórea continua se encuentran de manera aparchonada aún dentro de cada enclave. Además, los parches de MX presentan bordes y formas irregulares y tienen dimensiones variables, lo cual dificulta su uso como una unidad de estudio. La SBCr presenta también discontinuidad en su extensión espacial, pero es algo más continua que los MX y puede interconectar a varios de ellos.

El particular arreglo espacial de estas tres comunidades condujo a la idea de delimitar a un enclave de vegetación xerofítica (EVX) en términos geomorfológicos más que en términos vegetacionales. Esta delimitación fue realizada porque los bordes formados por la erosión hídrica en la base de los cerros son más definidos y constantes respecto a los límites naturales de la vegetación. Por ello, cada cerro de roca caliza con afloramientos superficiales de la roca, que pudiera ser diferenciado de los otros, fue reconocido como un EVX. Así, el término EVX refiere a una unidad de estudio, restringida a un solo afloramiento calcáreo, en el que se establecen comunidades de vegetación rupícola, fisonómicamente dominadas por plantas xeromórficas. Para fines comparativos, se decidió incluir bajo el concepto de EVX a la porción de la vegetación de la matriz que lo rodea, aun cuando la vegetación del piedemonte no sea estrictamente xerófila. Esta definición ampliada de EVX hace referencia a una isla de hábitat xerófilo en conjunción con la porción inmediata de la matriz de vegetación que lo rodea (Fig. 3).

3.3. Caracterización ambiental de los EVX

Se realizó una prospección inicial de los suelos del área de estudio mediante perfiles y barrenaciones de acuerdo con el “Manual Para la Descripción y Evaluación Ecológica de Suelos en el Campo” (Siebe *et al.*, 1996). Muestras de la litología superficial fueron analizadas visualmente por expertos del Instituto de Geología de la UNAM con la finalidad de identificar los tipos de rocas presentes en la zona. Los resultados de estas evaluaciones preliminares se presentaron en el Capítulo 2 (Descripción del área de estudio, en la sección de Geología y Edafología).

3.4. Muestreo de la vegetación de los EVX

El muestreo consideró la obtención de muestras balanceadas de los tres tipos de vegetación que conforman a los EVX, la selva baja caducifolia en suelo (SBCs), la selva baja caducifolia en la matriz rocosa (SBCr), y el matorral xerófilo (MX), bajo el siguiente arreglo: (a) se seleccionaron tres EVX claramente separados entre sí, (b) en cada EVX se muestrearon los tres tipos de comunidades vegetales reconocidos, y (c) dentro de cada comunidad vegetal se obtuvieron tres muestras. De esta manera, el total de unidades muestrales fue de 27 cuadros (3 muestras \times 3 comunidades \times 3 EVX). A los cuadros de muestreo se les asignó una clave, que de acuerdo al conjunto de datos que representan fue: MX, SR y SS, para matorral xerófilo, SBC en roca y SBC en suelo respectivamente, seguidas del número del EVX al que pertenecían (1, 2 ó 3). Posteriormente se indicó el número de cuadro, denominados C1, C2 o C3. Por ejemplo, SR2C3 indica al cuadro número tres de la SBC en roca del enclave dos.

Debido a las grandes diferencias morfológicas y estructurales que presentan los elementos de la vegetación de los EVX, se consideró conveniente separar a las plantas en dos grandes grupos de acuerdo con sus tamaños: (a) estrato alto, para plantas con un diámetro a la altura del pecho (DAP = 1.3 m) mayor o igual a un centímetro, y (b) estrato bajo, para plantas con diámetros inferiores a dicho límite. Las plantas epífitas y trepadoras herbáceas se excluyeron, aun cuando estas últimas tuvieran estructuras perennes subterráneas (tubérculos, rizomas, etc.).

Para las plantas del estrato alto, las unidades muestrales fueron cuadros de 10 x 10 m². Sólo se incluyeron plantas que, además de tener el tamaño mínimo especificado arriba, estuvieran enraizadas dentro del cuadro. Las plantas del estrato bajo se muestrearon mediante cinco subcuadros de 4 m² (2 x 2 m), ubicados en las esquinas y en el centro de los cuadros de 100 m². En estos subcuadros fueron muestreadas las plantas que tuvieran una altura mínima de 30 cm, que no alcanzaran un DAP > 1 cm y que estuvieran enraizadas dentro del cuadro. Para facilitar los análisis y las comparaciones, la cobertura total del estrato bajo por cuadro de muestreo se extrapoló, por simple multiplicación (\times 5), a un área de 100 m².

Las plantas rosetófilas terrestres (por ejemplo, Agavaceae y Bromeliaceae) y las orquídeas terrestres sólo fueron incluidas si sus individuos o colonias tenían un diámetro mínimo en su cobertura de 20 cm. Las cactáceas globosas se incluyeron en el muestreo cuando tenían un

diámetro de al menos 5 cm, mientras que las cactáceas arbustivas, columnares y trepadoras se muestrearon de acuerdo a los criterios generales. El criterio de muestreo para las cactáceas globosas se modificó porque éstas no alcanzan el tamaño mínimo usado para el muestreo, pero no se excluyeron de los análisis de la vegetación dado que son un componente importante de los ambientes xéricos.

A las plantas del estrato alto se les midieron o registraron las siguientes variables: (1) dos diámetros de la copa, el mayor y su perpendicular; (2) el diámetro del tronco a la altura del pecho (DAP), y (3) la identidad taxonómica. En el estrato bajo son comunes las plantas que forman colonias. Dado la dificultad para diferenciar individuos genéticos o fisiológicos en las plantas clonales, particularmente las rosetófilas, se utilizó como unidad de muestreo tanto a los individuos fisiológicos individuales (rameto), como a las colonias (grupos de rametos creciendo juntos), aunque no hubiera certeza sobre la integridad fisiológica de dichas colonias. Esto genera problemas en los cálculos de densidad y de los índices de diversidad, pero no para cuantificar la cobertura. Por las razones aquí expuestas, a las plantas del estrato bajo se les tomaron las siguientes medidas o registros: (1) dos diámetros de la copa o de la colonia, en el caso de las plantas clonales, el mayor y su perpendicular, y (2) la identidad taxonómica.

El diámetro del tallo en las cactáceas columnares se midió a una altura de 1.3 m del suelo sobre el eje de crecimiento principal. Las trepadoras leñosas se incluyeron sólo si tenían un diámetro ≥ 2.5 cm en su parte más gruesa, siempre y cuando estuvieran enraizadas dentro del cuadro. Para abreviar las descripciones de los resultados, al MX y a la SBCr se les denomina como comunidades xerófilas, mientras que a la SBCr y a la SBCs se les denomina comunidades arbóreas.

3.5. Análisis de datos

3.5.a. Estructura cuantitativa

La cobertura se obtuvo usando la fórmula para calcular el área de una elipse:

$$A = \pi[(D1 + D2)/4]^2$$

donde A es el área de cobertura de la planta (m^2), D1 y D2 son el diámetro mayor y su perpendicular y π se tomó como 3.1416.

El área basal (cm^2) se calculó considerando el área de un círculo:

$$AB = \pi(D/2)^2$$

donde AB es el área basal y D es el diámetro del tronco o rama. Cuando el valor obtenido en campo era el perímetro, la fórmula usada fue:

$$AB = P^2/4\pi$$

donde P es el perímetro del tronco o rama. El área basal total de las muestras se calculó como la sumatoria de las áreas basales de cada uno de los tallos o de las ramas de las plantas del cuadro.

3.5.b. Análisis de la diversidad florística

3.5.b.i. Relación especies-área

Se construyeron, para cada comunidad, curvas de acumulación de especies en función del área (relación especies-área), mediante la incorporación aleatoria de las muestras. Este procedimiento se repitió 100 veces, para obtener un estimador de la variabilidad (desviación estándar) en su construcción, mediante el paquete de cómputo EstimateS (Colwell, 2001).

3.5.b.ii. Determinación de la diversidad α y γ

La diversidad γ se definió como el total de especies encontradas en el muestreo de vegetación realizado en los EVX. Dicho de otra manera, es el resultado de la acumulación de la riqueza específica de cada una de las muestras (diversidad α) de las tres comunidades estudiadas. La diversidad α también se evaluó en términos de la abundancia de cada especie del estrato alto (dado que en el estrato bajo no se pudo diferenciar a cada individuo), utilizando el índice de diversidad de Shannon (Magurran, 1988). El índice de Shannon se calculó de acuerdo con la fórmula:

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

donde p_i es la fracción de individuos encontrados de la i -ava especie (n_i/N ; donde N es el número total de individuos de todas las especies) y $\ln p_i$ es el logaritmo natural de esa proporción. También se calculó el índice de Shannon utilizando a la cobertura total, utilizando la misma fórmula, pero modificando a p_i como la fracción de la cobertura de la i -ava especie en función de la cobertura total.

El índice de dominancia de Simpson para una comunidad finita se obtiene siguiendo la siguiente ecuación:

$$D = \sum_{i=1}^n [n_i(n_i-1) / N(N-1)]$$

donde n_i es el número de individuos encontrados de la i -ava especie y N es el número total de individuos. No obstante, debido al reducido o nulo número de individuos en el estrato alto de algunos cuadros ubicados en el MX, el resultado del cálculo del índice de Simpson para esta variable es imposible o poco confiable en esta comunidad. Por ello, este índice se calculó utilizando el total de la cobertura. Para ello se utilizó la fórmula para una comunidad infinita de la siguiente manera:

$$D = \sum_{i=1}^n p_i^2$$

donde p_i es la fracción de la cobertura de la i -ava especie en función del total de la cobertura.

3.5.b.iii. Determinación de la diversidad β

La diversidad beta del sistema de estudio se evaluó de diversas formas, utilizando para ello tanto los índices de similitud, el índice de diversidad beta de Whittaker y los análisis de clasificación.

3.5.b.iii.1 Índices de similitud

El nivel de similitud florística entre pares de muestras se estimó utilizando los índices de Jaccard y Sørensen (Mueller-Dombois y Ellenberg, 1974; Southwood, 1978). El índice de Jaccard se calculó mediante la fórmula:

$$IJ_{1,2} = C/(A+B-C)$$

mientras que para el de Sørensen se sigue la fórmula:

$$IS_{1,2} = 2C/(A + B)$$

En ambos índices se relaciona a las especies en común (C) con el total de especies de las muestras (A y B). Los resultados de ambos índices se presentan en el texto de manera porcentual.

3.5.b.iii.2. Índice de diversidad β

Se calculó el índice de diversidad β de Whittaker (1960), de acuerdo con la siguiente fórmula:

$$\beta_w = S/\alpha$$

donde S = número total de especies involucrado en la comparación, α = número promedio de especies por muestra, para cada comparación. El cálculo de este índice se realizó para todo el sistema de estudio, para cada comunidad, para cada serie de transectos (de tres cuadros) por comunidad por EVX (tres series), y para cada serie de transectos del gradiente edáfico por EVX (tres series de tres cuadros cada una).

3.5.b.iii.3. Análisis de clasificación

Se clasificaron las muestras de vegetación de los EVX, utilizando para ello los datos binarios (presencia-ausencia) de las especies. El método de clasificación usado fue el de Ward y se utilizaron las distancias euclidianas y el porcentaje de disimilitud (Percent disagreement). Además, los datos provenientes del campo (observados) se compararon con los generados por modelos de distribución aleatoria (aleatorios) mediante la generación de dendrogramas de clasificación siguiendo el mismo método (Ward), pero utilizando como medida de distancia al complemento del índice de Sørensen (100-IS%). Los análisis de clasificación fueron realizados mediante el paquete STATISTICA (StatSoft Inc., 1995).

3.6. Modelos aleatorios de distribución de especies

Las muestras de vegetación de los EVX están bajo una variación ambiental que fue clasificada jerárquicamente (la disminución de la profundidad del suelo), pero también están bajo otras variables que no fueron jerarquizadas (exposición de ladera, grado de fragmentación, distancia física, interacciones bióticas, etc.). Por ello, el uso de modelos que generen distribuciones aleatorias permite incorporar un posible papel de otras fuentes de variación en la composición de especies, cuando sólo se considera la acumulación del suelo como el principal agente causal de los cambios en la composición de la vegetación local. Para ello, se utilizó un programa de cómputo (elaborado por el Biól. Ernesto Vega) que permite calcular el índice de Sørensen a partir de comunidades compuestas de especies seleccionadas aleatoriamente. En este programa se pueden variar el número de especies del lote base ("species pool"), y el número de especies que contiene cada unidad muestral (*i.e.* el número de especies por cuadro). A partir de 1,000 iteraciones del programa se generaron los siguientes cinco conjuntos de datos aleatorios, los cuales se distinguen entre sí debido al uso diferencial de las variables de la siguiente manera:

a) A partir de un lote base único de especies, cuyo tamaño era igual al total de especies encontrado en los EVX (211), se obtuvo la similitud promedio con los siguientes lineamientos.

i) Modelo I. Utilizando en todos los cuadros el número promedio global de especies (25).

ii) Modelo II. Usando el número de especies promedio encontrado en los nueve cuadros muestreados por comunidad. El número de especies promedio por comunidad fue redondeado al valor entero más próximo, resultando los siguientes números: MX = 12, SBCr = 25, y SBCs = 37 especies, respectivamente.

iii) Modelo III. Utilizando el número original de especies obtenido mediante los muestreos de campo para cada cuadro.

b) A partir de tres lotes base de especies, uno para cada tipo de comunidad, se obtuvo la similitud promedio. De esta manera cada lote representa al total de especies encontrado por comunidad, es decir, MX = 36, SBCr = 107, y SBCs = 159 especies, respectivamente. Con el lote base de cada comunidad las ejecuciones del programa se hicieron de la siguiente manera:

i) Modelo IV. Usando el número de especies promedio encontrado en los nueve cuadros muestreados por comunidad.

ii) Modelo V. Utilizando el número original de especies obtenido mediante los muestreos de campo para cada cuadro.

3.7. Análisis estadísticos

3.7.a. Análisis de varianza

La comparación de los resultados estructurales se realizó por medio de análisis de varianza (ANDEVA) de una vía, utilizando los datos de todos los cuadros de cada comunidad. Cuando los datos no cumplieron con los requisitos de normalidad y de homocedasticidad se empleó un ANDEVA de rangos de Kruskal Wallis. En ambos casos, cuando el resultado de los ANDEVAS era significativo se empleó la prueba pareada de comparación múltiple de Student-Newman-Keuls. Para estos análisis se utilizó el paquete de cómputo SigmaStat (Jandel Corp., 1992).

Para comparar el efecto de la separación espacial respecto al gradiente edáfico se obtuvo el índice de diversidad beta de Whittaker dentro de cada comunidad (para evaluar el efecto de la separación espacial) y el obtenido entre comunidades (tres réplicas del gradiente edáfico para cada EVX). Se obtuvo un promedio para cada factor (dos) para cada uno de los EVX (tres), y estos fueron analizados mediante una prueba de t de Student mediante el uso del paquete de cómputo STATISTICA (StatSoft Inc., 1995).

3.7.b. Análisis de correlación entre variables

Las variables estructurales y los índices de diversidad y de dominancia de las 27 muestras de vegetación se correlacionaron entre sí mediante el índice de correlación de rangos de Spearman, mediante el uso del paquete de cómputo STATISTICA (StatSoft Inc., 1995).

4. RESULTADOS

4.1. Descripción de los EVX de estudio

En la región de Nizanda, la matriz de esquistos es interrumpida abruptamente por afloramientos de roca caliza, generando un paisaje complejo donde las rocas metamórficas rodean a las sedimentarias. Es interesante que la actividad tectónica no haya generado un metamorfismo para todas las rocas de la región; no obstante, es posible observar signos de un metamorfismo incipiente en las calizas.

Los afloramientos calcáreos no sólo rompen la uniformidad del paisaje, sino que constituyen un elemento fisiográfico relevante y generan condiciones biológicas particulares. La vegetación que se desarrolla sobre la roca caliza desnuda es particularmente vistosa, ya que contiene numerosas plantas xerófilas. La discontinuidad de las calizas hacen que esta vegetación xerófita se encuentre formando enclaves rodeados de una matriz más mesofítica, propia del régimen climático local. En términos geomorfológicos, para la región de Nizanda un EVX es un elemento del paisaje que se limita a un cerro calcáreo espacialmente aislado. El aislamiento de éstos puede deberse tanto por originarse de eventos geomorfológicos distintos, como por el efecto de la fragmentación de una misma estructura por la acción de la erosión hídrica.

Los afloramientos calcáreos más frecuentes son de roca masiva, superficialmente muy fracturada, con distintas fases de karstificación. En ellos existen dolinas y cuevas formadas a partir de la disolución hídrica de la roca. Las cuevas son muy frecuentes, siendo por lo general de tamaño pequeño, y en algunas de ellas se han encontrado evidencias de ocupación humana en fechas prehispánicas. La formación de lajas filosas no es común en la región; sin embargo, éstas se presentan esporádicamente en algunos sitios aislados. Una posible razón para ello es que la disolución de la roca caliza puede verse disminuida debido a su incipiente metamorfismo. Los cerros calcáreos presentan una forma oblicua, ya que la inclinación de las laderas con orientación al sur es menor respecto a la que presentan las orientadas al norte. Esta inclinación de las estructuras calcáreas se puede relacionar con la forma en la que surgen los estratos geológicos inferiores por efecto de la actividad tectónica (M. Ortiz, com. pers.).

El área de estudio abarca una extensión aproximada de 85 km², de los cuales 617.9 ha corresponden a los EVX. Cabe señalar que existen pequeños afloramientos calcáreos que son imperceptibles para la resolución de la fotografía aérea, por lo que no fueron contabilizados en este total. Los afloramientos calcáreos se presentan en diversos sitios en Nizanda, pero los más conspicuos se ubican en tres grupos. El primero está formado por una pequeña falla geológica, con montículos ubicados al norte y noroeste de Nizanda. El segundo está compuesto por una serie de cerros más grandes, ubicados al norte y al este de Nizanda (Cordón La Cordillera). El tercero lo forma un grupo de montículos aislados ubicados al sur y al sureste, en el borde de la planicie de Tehuantepec. Para fines descriptivos se denominarán en lo subsecuente a estos grupos como: (a) falla pequeña, (b) cerros del Cordón y (c) montículos aislados.

a) *Falla pequeña*: se localiza aproximadamente a 1 km al norte de Nizanda y se prolonga hacia el noroeste siguiendo una línea curva. Esta falla se forma por cuatro montículos separados entre sí por los cauces de arroyos estacionales. El enclave I, ubicado al norte de Nizanda y conocido localmente como Cerro de la Piedra Azul, presenta un área de 18.9 ha. El enclave II se encuentra junto a la vía del Ferrocarril Transístmico y su área es de 13.5 ha. El enclave III (cerro La Pedrera) es el montículo más alto de la falla, alcanza aproximadamente 400 m s.n.m. y cubre 35.8 ha. Estos tres enclaves fueron los seleccionados para los muestreos de vegetación porque claramente pertenecen a una misma unidad geomorfológica, lo que permite suponer una homogeneidad en ciertas características, como litológicas, edáficas, y tiempo de formación. Dentro de estos EVX sólo se muestreó el intervalo altitudinal entre 100 y 250 m s.n.m, con lo que se trató de homogeneizar algunas condiciones climáticas. El último promontorio de esta falla, el enclave IV, mide 16.8 ha y se ubica al extremo noroeste, en la misma dirección respecto a Nizanda (Fig. 1).

b) *Cerros del Cordón*: Existe un sistema montañoso formado por tres cerros calcáreos ubicados al este de la Falla Pequeña. Al sureste de la falla y al noreste de Nizanda se encuentra el Cerro Verde, al que se hace referencia como EVX VI. El Cerro Verde, con una superficie de 270.9 ha y una altura aproximada de 500 m s.n.m., es el de mayor extensión de esta serie de cerros. Al sureste de este cerro se encuentran otras dos elevaciones, los que se denominaron EVX VII y VIII, y ocupan 28.7 y 222.6 ha, respectivamente. El enclave VIII se encuentra en el lado oeste de la carretera transístmica, cercano al poblado de Mazahua, por lo que se le conoce como Pedrera de Mazahua. Aparentemente estos tres cerros forman parte de una misma estructura geomorfológica, la cual se continúa hacia el este, cruzando la carretera transístmica y en conjunto se les conoce como Cordón la Cordillera.

c) *Montículos aislados*: En Nizanda se localizaron tres montículos aislados de roca caliza. Uno de éstos se localiza a 2.2 km al sur de Nizanda y está cubierto por vegetación arbórea. Este montículo se denominó como enclave V y su área es de 5.3 ha. Se localizaron otros dos afloramientos de roca caliza al sureste de Nizanda, entre La Mata y el entronque de la terracería que une a estos poblados con la carretera transístmica. A partir de las prospecciones iniciales se ha podido determinar que estos afloramientos presentan algunas disimilitudes florísticas respecto a los enclaves cercanos a Nizanda. En el poblado de La Mata se encuentra el EVX IX, que mide alrededor de 5.3 ha. El más lejano a Nizanda, justo en el extremo sureste del área de estudio, es el EVX X cuya superficie no se ha podido determinar con exactitud debido a su pequeño tamaño, pero se estima que no sobrepasa de 2 ha (Fig. 1). Camino al poblado de El Zapote se encuentra también una franja de roca caliza. Esta franja se podría prolongar hacia el sureste, de manera subterránea, y aglutinar así en una misma estructura a los montículos que ahora parecen aislados. Esto se deduce del hecho de que estos montículos están esparcidos con un cierto arreglo lineal y aparentemente se continúan con la Sierra Tolistoque.

Las condiciones ambientales entre las tres comunidades reconocidas, en apariencia, varían notablemente. En la Tabla 2 se muestran las principales variaciones en estos factores entre las tres comunidades estudiadas.

Tabla 2. Factores ambientales, en valores relativos, de las tres comunidades estudiadas de los EVX de Nizanda. MX = matorral xerófilo; SBCr = selva baja caducifolia en roca; SBCs = selva baja caducifolia en suelo.

	MX	SBCr	SBCs
Matriz de roca	Expuesta (90-100%)	Expuesta (50-90%)	Cubierta (0-10%)
Dosel	Muy abierto	Continuo	Continuo
Profundidad del suelo	Somero	Intermedio	Profundo (> 30 cm)
Continuidad del suelo	Discontinuo	Discontinuo	Continuo
Ubicación topográfica	Cimas/escarpes	Laderas	Pie de monte
Radiación a nivel del suelo	Directa	Filtrada	Filtrada
Disponibilidad de agua	Menor	Intermedia	Mayor
Exposición al viento	Mayor	Intermedia	Menor

4.2. Composición florística

El área muestreada para el estrato alto corresponde a 0.27 ha (27 cuadros de 10 × 10 m), mientras que para el estrato bajo fue un área considerablemente menor (0.054 ha), ya que este último estrato fue muestreado en 135 subcuadros de 2 × 2 m.

Los 2,559 individuos y clones registrados (988 del estrato alto y 1,571 del estrato bajo) pertenecen a 211 especies que, excluyendo a las 20 que no se pudieron asignar a familia alguna y que se clasificaron como desconocidas, representan a 54 familias botánicas. La mayor parte de las familias corresponden a la clase Magnoliopsida, mientras que sólo nueve son Liliopsida (Apéndice I). Todas las especies que no se pudieron asignar a alguna familia pertenecen a Magnoliopsida.

El número de especies por familia muestra una distribución desigual, ya que existe una concentración de la riqueza específica en algunas de ellas (Fig. 4): 38.9% de las familias (21) está representado por una sola especie, pero en conjunto éstas solamente representan el 10% de la riqueza total del sistema. Por otro lado, las ocho familias (14.8%) más diversas contienen en conjunto 90 especies, es decir, 42.7% de la riqueza total. De manera similar, pero considerando a las 14 familias (25.9%) más importantes, o sea, aquéllas con cinco o más especies, se tiene que éstas aglutinan poco más de la mitad (56.8%) de las especies encontradas (Fig. 4). Las familias con mayor riqueza de especies son Leguminosae (*sensu lato*) (24 especies), Euphorbiaceae (18), Cactaceae (12), Acanthaceae y Rubiaceae (9 cada una), Asteraceae, Bromeliaceae y Capparaceae (6 cada una).

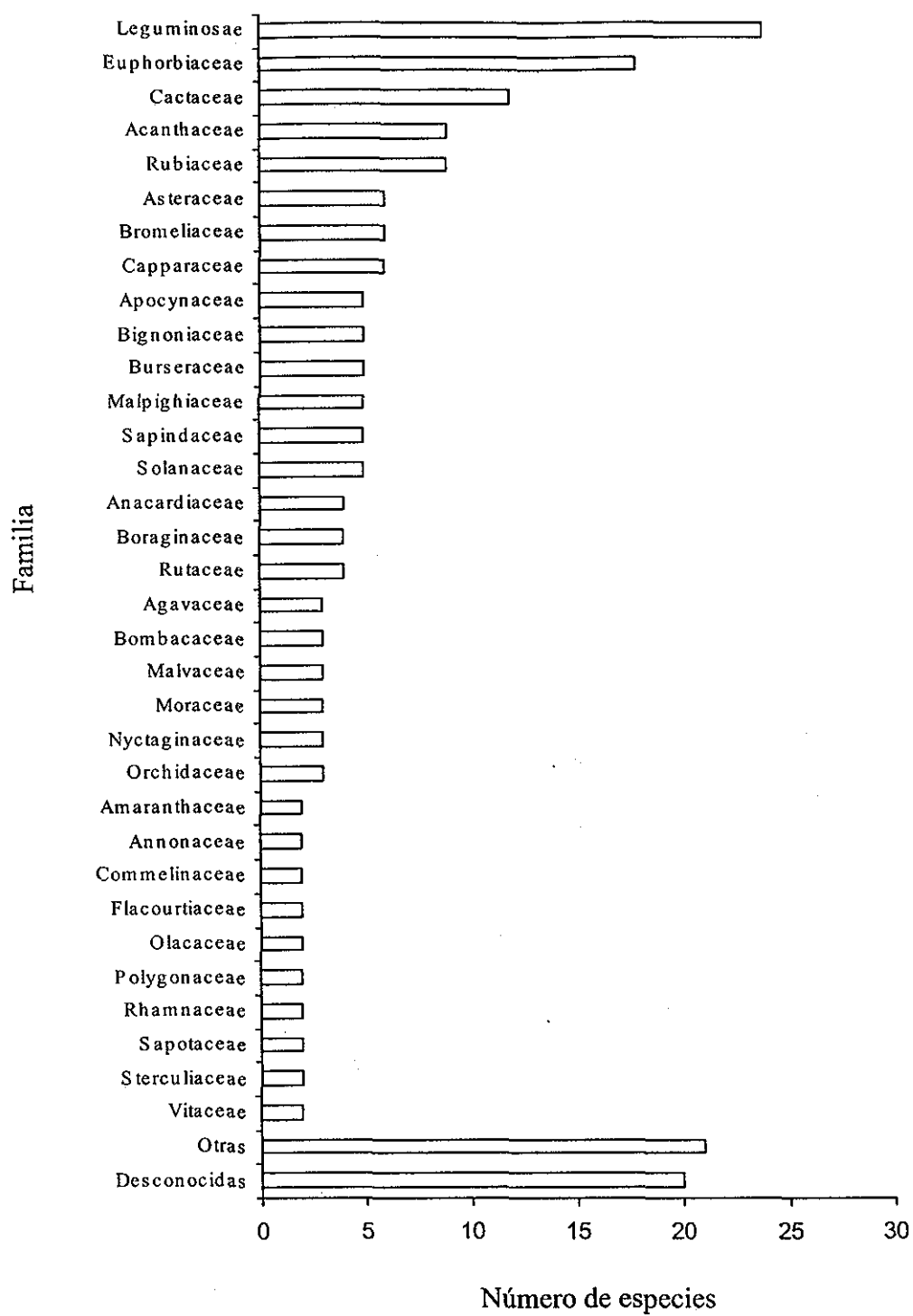


Figura 4. Familias más diversas de los enclaves de vegetación xerofítica de la región de Nizanda, Oaxaca.

Se encontraron grandes diferencias en la riqueza de especies entre comunidades. En los MX se encontraron en total 36 especies, en la SBCr 107, mientras que para la SBCs el total fue de 159 (Fig. 5). Los promedios por cuadro para cada comunidad fueron, siguiendo el mismo orden, 11.6, 25.3 y 36.9 especies (Fig. 6, A). La riqueza florística entre las comunidades fue diferente estadísticamente (Kruskal-Wallis, $H = 19.4$, g.l. = 2, $P = 6.21 \times 10^{-5}$). Las comparaciones pareadas múltiples de las medias, de acuerdo con la prueba de Student-Newman-Keuls, indicaron que todas las comunidades son distintas entre sí ($P < 0.05$).

La riqueza de especies del estrato alto de la SBCs (24.6) tuvo en promedio casi 50% más de especies que la SBCr (16.6), que a su vez es cuatro veces más rica que el MX en ese estrato (Fig. 6, B). Estas diferencias son estadísticamente significativas (ANDEVA de una vía, $F = 40.2$, g.l. = 2, $P = 2.16 \times 10^{-8}$), y las comparaciones entre medias (Student-Newman-Keuls) indicaron que todas las comunidades difieren entre sí ($P < 0.05$). A pesar de la contundencia de los resultados para la comparación del total de especies y de las especies del estrato alto, en el estrato bajo se encontró que, si bien existen diferencias entre las comunidades (ANDEVA de una vía, $F = 7.41$, g.l. = 2, $P = 0.00312$), solamente la SBCs presenta un número de especies estadísticamente superior respecto a las comunidades xerófilas (Student-Newman-Keuls, $P < 0.05$), ya que estas últimas no difirieron entre sí ($P > 0.05$) (Fig. 6, C).

Ninguna especie se encontró en los 27 cuadros de muestreo. La especie más frecuente fue *Plumeria rubra* (Apocynaceae), la cual se encontró en 21 cuadros. La mayoría de las especies pueden considerarse como raras en el sistema de estudio en términos de su frecuencia, ya que el 59.7% de éstas se encontraron en uno (39.3%) o en dos (20.4%) cuadros. En contraste, las especies más frecuentes, considerando a aquéllas que aparecen en un tercio o más de los cuadros muestreados, representan solamente el 5.6% (12 especies de 211). La gráfica de la frecuencia de las especies (Fig. 7) por tipo de comunidad muestra que la SBCs corresponde al patrón típico observado en comunidades tropicales ricas en especies. La SBCr presenta un patrón similar pero con un decremento menor hacia las categorías más frecuentes. Por el contrario, en el MX la disminución en la frecuencia de las especies se ve revertida por la presencia de especies que aparecen en cinco o más cuadros (más de la tercera parte de las muestras por comunidad). A diferencia de las comunidades arbóreas, en el MX ninguna especie fue encontrada en los nueve cuadros correspondientes a esta comunidad (Fig. 7, A y B).

Las curvas de acumulación de especies respecto al área (Fig. 8) muestran un comportamiento diferente para cada una de las comunidades. Las curvas de las comunidades arbóreas muestran que el área muestreada no fue suficiente para llegar a las asíntotas teóricas. Para el MX el incremento en el número de especies es menor, pero tampoco parece ser que se hayan muestreado todas las especies de estas comunidades.

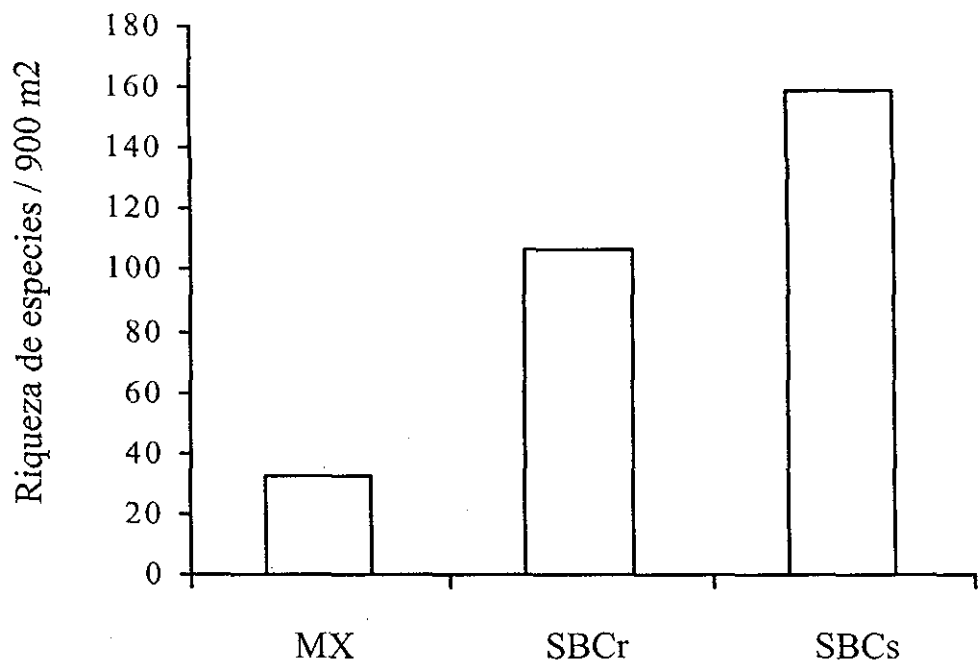


Figura 5. Número total de especies por comunidad, en 9 cuadros de $10 \times 10 \text{ m}^2$, de los enclaves de vegetación xerofítica de la región de Nizanda, Oaxaca. MX = matorral xerófilo, SBCr = selva baja caducifolia en roca, SBCs = selva baja caducifolia en suelo.

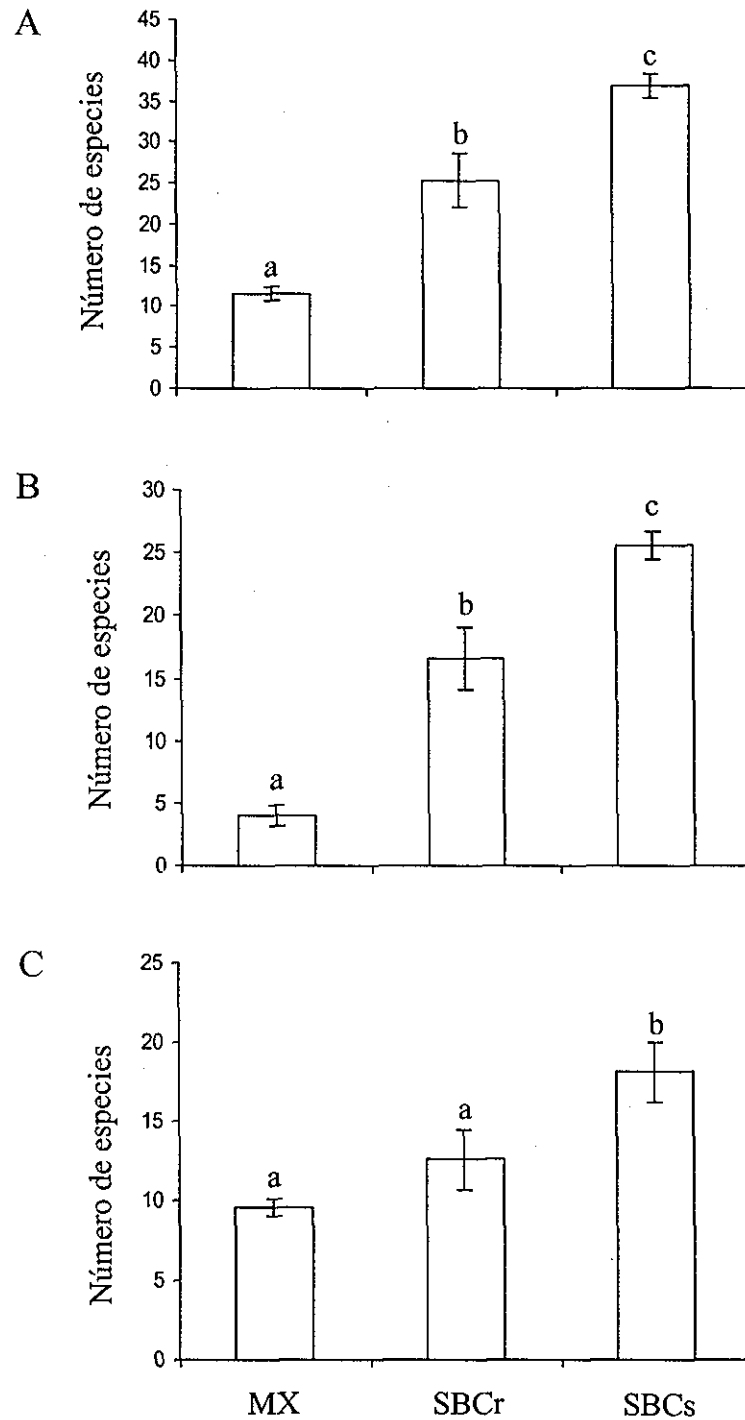
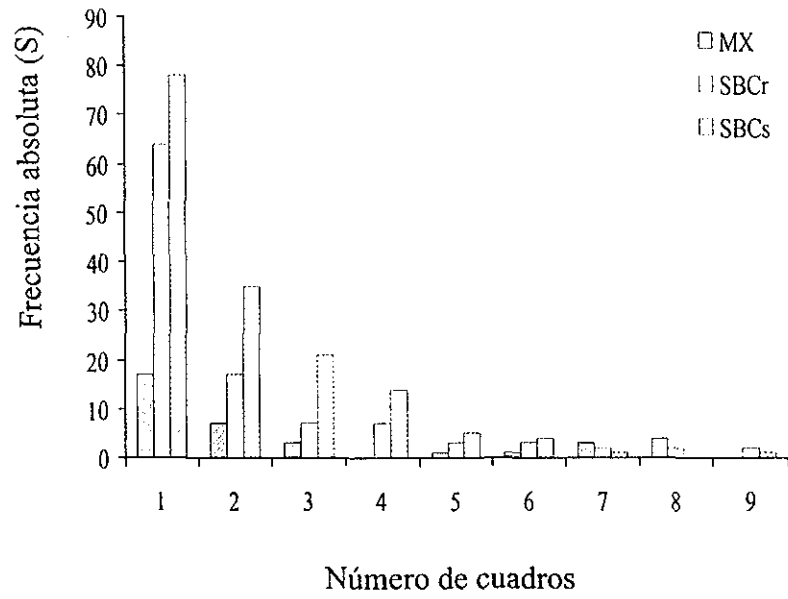


Figura 6. Riqueza de especies promedio (± 1 E.E.) por cuadro (100 m²) total y por estrato de los EVX de Nizanda, Oaxaca. (A) Total; (B) estrato alto; (C) estrato bajo. MX = matorral xerófilo, SBCr = selva baja caducifolia en roca, SBCs = selva baja caducifolia en suelo.

A



B

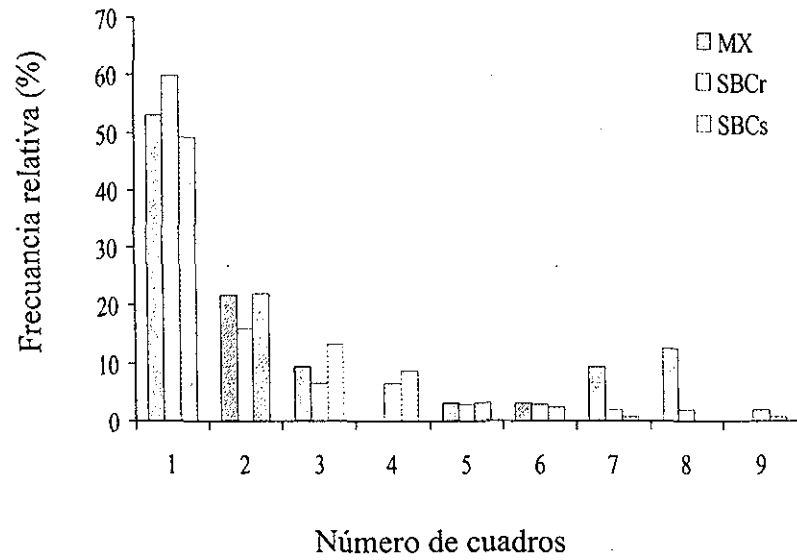


Figura 7. (A) Frecuencia absoluta y (B) frecuencia relativa de las especies en los EVX de Nizanda, Oaxaca. MX = matorral xerófilo, SBCr = selva baja caducifolia en roca, SBCs = selva baja caducifolia en suelo.

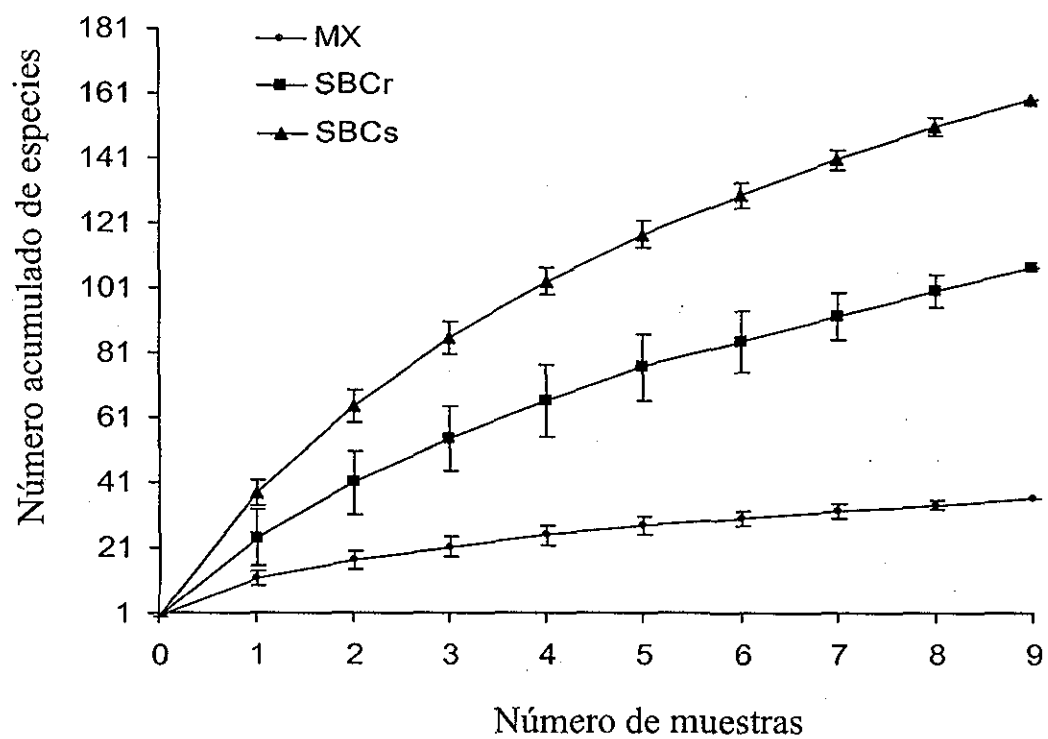


Figura 8. Curvas de acumulación de especies como función del área (Número de muestras de 100 m²) los EVX de Nizanda, Oaxaca. MX = matorral xerófilo, SBCr = selva baja caducifolia en roca, SBCs = selva baja caducifolia en suelo. ± 1 desviación estándar.

4.3. Análisis estructural de la vegetación de los EVX

4.3.a. Variables estructurales de la comunidad

La cobertura total (estrato alto + estrato bajo) en promedio para el MX (103.3%) fue una tercera parte de la encontrada en la SBCr (322.8%), y una cuarta parte de la SBCs (404.7%, Fig. 9, A). Un ANDEVA de rangos mostró la existencia de diferencias significativas para la cobertura total entre comunidades ($H = 18.1$, g.l. = 2, $P = 1.19 \times 10^{-4}$). Sin embargo, esta diferencia sólo se presentó entre los sistemas arbóreos y el MX ("Student-Newman-Keuls", $P < 0.05$), ya que la cobertura no difirió significativamente entre la SBCr y la SBCs ($P > 0.05$).

La contribución más importante a la cobertura del sistema correspondió al componente arbóreo, ya que para las comunidades con mayor cobertura total, es decir la SBCr y la SBCs, el estrato alto representó el 82.3 y 78.2% del total, respectivamente. En contraste, para el MX el componente arbóreo sólo representa el 36% de la cobertura total de estos cuadros. Al ser el estrato alto el principal componente de la cobertura total, el resultado de su análisis estadístico fue similar al obtenido para ésta. En promedio la SBCs presentó la mayor cobertura arbórea (312.8 m^2 en 100 m^2), seguida por la SBCr (264.4 m^2 en 100 m^2). El MX presentó en promedio una cobertura (37.6 m^2 en 100 m^2) de casi un orden de magnitud inferior al de la SBCs (Fig. 9, B). Las diferencias para este estrato entre comunidades fueron estadísticamente significativas (Kruskal-Wallis, $H = 17.8$, g.l. = 2, $P = 0.000134$), y esta diferenciación radicó en que el MX presentó una cobertura significativamente inferior a la de los dos sistemas arbóreos ("Student-Newman-Keuls", $P < 0.05$).

A diferencia del estrato alto, la cobertura del estrato bajo presentó valores similares entre las comunidades, ya que en promedio ésta fue de 87.2 , 57.0 y 65.7 m^2 en 100 m^2 para la SBCs, la SBCr y el MX, respectivamente. No se encontraron diferencias significativas en la cobertura del estrato bajo (Kruskal-Wallis, $H = 0.871$, g.l. = 2, $P = 0.6469$) (Fig. 9, C).

La SBCr presentó, en promedio por cuadro, los valores más altos de área basal ($6,666.1 \text{ cm}^2$ en 100 m^2), que representan casi el doble de lo encontrado en la SBCs ($3,193.9 \text{ cm}^2$) y un orden de magnitud por encima de los MX (553.2 cm^2). Se encontraron diferencias significativas en esta variable entre las distintas comunidades (Kruskal-Wallis, $H = 17.1$, g.l. = 2, $P = 0.00019$). El área basal de los MX fue estadísticamente inferior a la de los sistemas arbóreos ("Student-Newman-Keuls" $P < 0.05$); sin embargo, no se encontraron diferencias estadísticas entre las áreas basales de la SBCr y la SBCs (Fig. 10, A).

La densidad promedio por cuadro fue mayor en la SBCs (55.1 individuos en 100 m^2), seguida de la SBCr (44.8 individuos en 100 m^2). El MX presentó una densidad (9.9 individuos en 100 m^2), mucho menor que las selvas (Fig. 10, B). Para esta variable también se encontraron diferencias significativas entre comunidades (ANDEVA de una vía, $F = 36.1$, g.l. = 2, $P = 5.8 \times 10^{-7}$); las densidades de las selvas son significativamente superiores a las del MX ("Student-Newman-Keuls", $P < 0.05$), pero no entre sí.

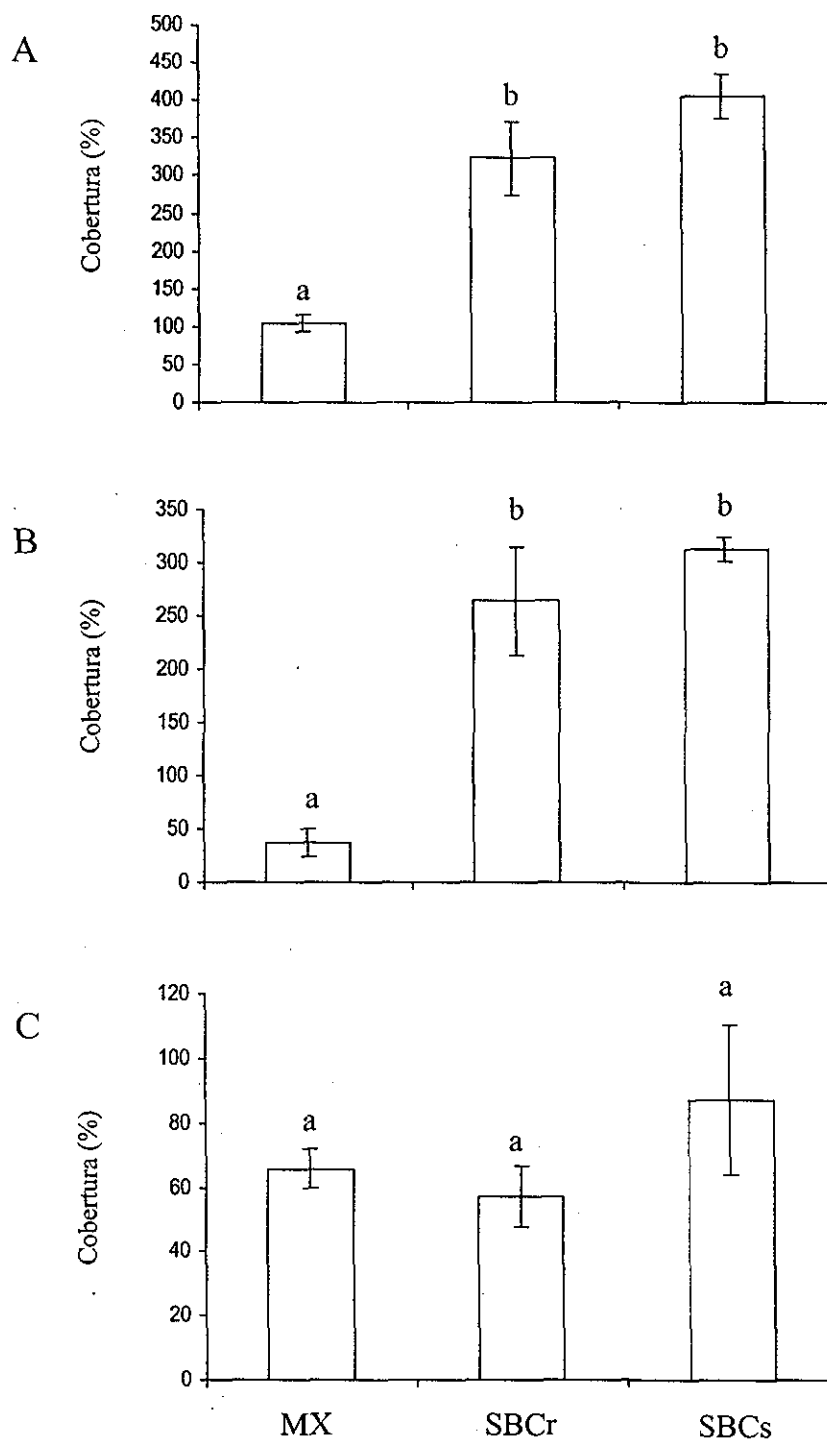
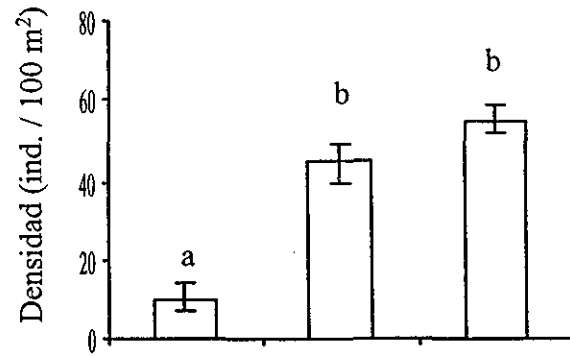


Figura 9. Porcentajes promedio (± 1 E.E.) de cobertura por cuadro (100 m^2) totales y por estrato de los EVX de Nizanda. (A) Total; (A) estrato alto; (C) estrato bajo. MX = matorral xerófilo, SBCr = selva baja caducifolia en roca, SBCs = selva baja caducifolia en suelo.

A



B

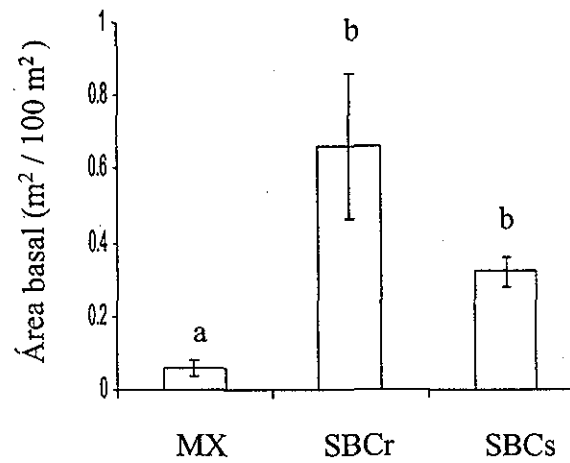


Figura 10. Valores promedio (± 1 E.E.) por cuadro de 100 m² de la densidad (A) y del área basal (B) del estrato alto de los EVX de Nizanda. MX = matorral xerófilo, SBCr = selva baja caducifolia en roca, SBCs = selva baja caducifolia en suelo.

4.3.b. Monocotiledóneas de los EVX

Las monocotiledóneas (Clase Liliopsida) estuvieron representadas en la flora de los EVX por nueve familias que contienen en total 19 especies, aunque el número real puede llegar a 21 porque algunas especies no pudieron ser diferenciadas en el campo (Apéndice I). La riqueza de especies de plantas de esta clase fue mayor en las comunidades xerófilas (MX = 12 especies, SBCr = 16), mientras que la SBCs fue la más pobre (6). Las monocotiledóneas llegaron a concentrar 50% de la riqueza específica en los MX y hasta 40% para la SBCr, aunque en promedio contuvieron 37.9 y 23.4%, respectivamente (Fig. 11). En la SBCs las monocotiledóneas fueron poco importantes, ya que en promedio alcanzaron solamente 3.4% y como máximo apenas un 8.1% de la riqueza total. Además, se puede resaltar el hecho de que en cuatro cuadros de muestreo las monocotiledóneas estuvieron ausentes por completo.

El análisis numérico de la riqueza de especies de monocotiledóneas por cuadro mostró que ésta se distribuye diferencialmente entre las comunidades (Kruskal-Wallis, $H = 18.7$, g.l. = 2, $P < 0.0001$). Los promedios (± 1 E.E.) de la riqueza de monocotiledóneas por cuadro fueron 4.3 ± 0.5 para el MX, 5.3 ± 0.4 para la SBCr, y 1.2 ± 0.4 en la SBCs. De acuerdo con la prueba de "Student-Newman-Keuls" las comunidades xerófilas difirieron significativamente ($P < 0.05$) en la riqueza de monocotiledóneas respecto a la de la SBCs, pero no entre sí (Fig. 11).

En términos de riqueza relativa (a nivel porcentual), las monocotiledóneas se distribuyen de manera estadísticamente diferente entre las tres comunidades (ANDEVA de una vía, $F = 56$, g.l. = 2, $P < 0.0001$, para el arcoseno del valor porcentual). El MX presentó un mayor porcentaje de monocotiledóneas, mientras que la SBCr presentó un nivel intermedio, y la SBCs fue la comunidad con la menor riqueza relativa (Tukey, $P < 0.05$).

Los MX presentaron siete veces más cobertura de monocotiledóneas respecto a la SBCs. Un ANDEVA de una vía mostró que la cobertura es distinta entre los tratamientos ($F = 14.5$, g.l. = 2, $P = 7.3 \times 10^{-4}$). En promedio, el MX presentó una mayor cobertura ($548,746 \text{ cm}^2$ por cuadro de 100 m^2), aunque no difiere estadísticamente de la cobertura encontrada en la SBCr ($427,999.2 \text{ cm}^2$), pero ambas comunidades difieren en este atributo de la SBCs ($78,442.7 \text{ cm}^2$) ("Student-Newman-Keuls", $P < 0.05$).

La representación porcentual de la cobertura de las monocotiledóneas decrece notoriamente en las comunidades arbóreas, ya que en promedio los valores fueron de 57.5, 15.9 y 1.6% para el MX, la SBCr y la SBCs, respectivamente. Un ANDEVA para el arcoseno de estos valores arrojó que existen diferencias significativas entre comunidades ($F = 58$, g.l. = 2, $P < 0.0001$). El porcentaje de la cobertura difirió estadísticamente entre las tres comunidades de estudio.

Las monocotiledóneas con mayor cobertura fueron, de acuerdo con su importancia, *Hechtia rosea* + *H. caudata*, *Agave ghiesbreghtii*, *A. nizandensis* y *Tillandsia setacea*. Todas estas especies son rosetófilas, y de hecho, 13 de las 19 especies de monocotiledóneas presentan esta misma forma de crecimiento.

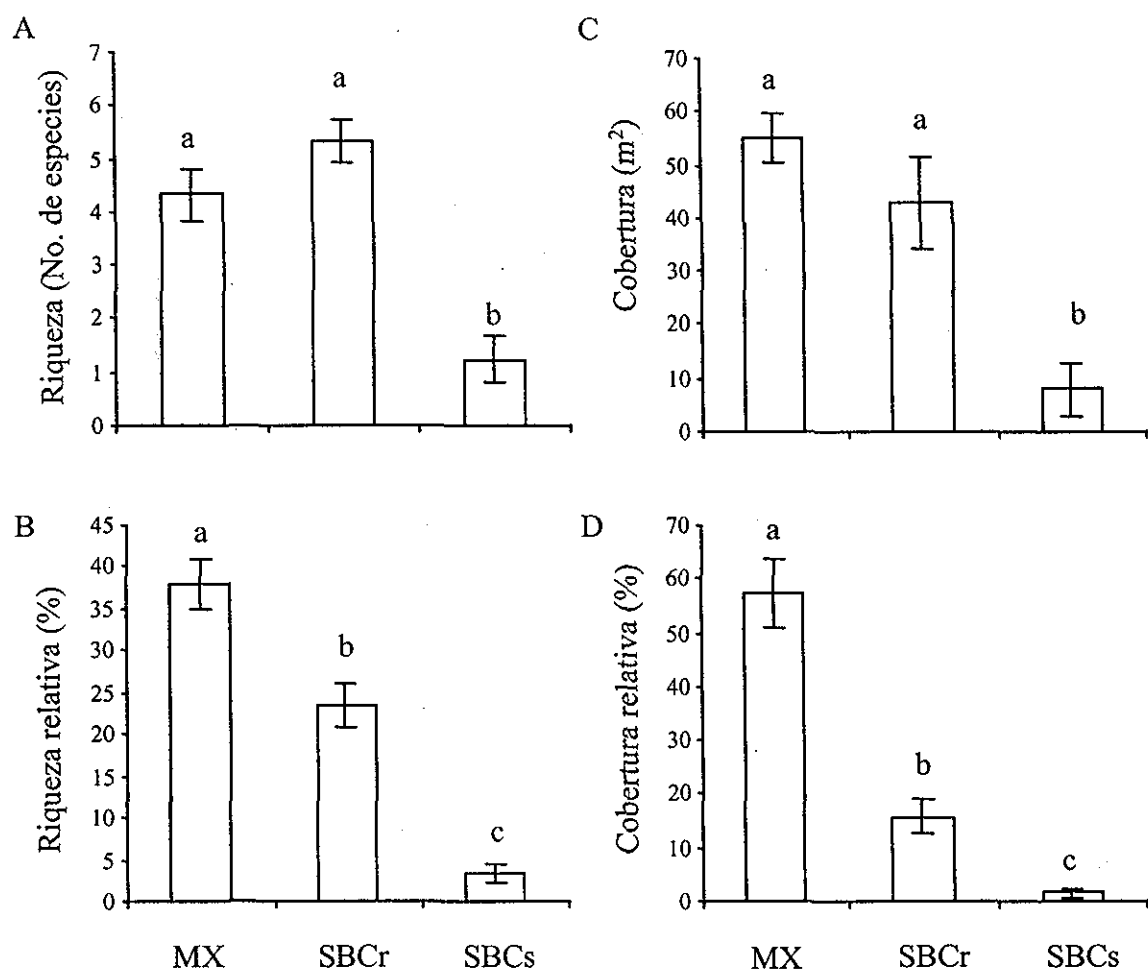


Figura 11. Valores promedio (± 1 E.E.) por cuadro (100 m²) de variables estructurales y de diversidad de las monocotiledóneas de los EVX de Nizanda. (A) Riqueza específica; (B) riqueza relativa; (C) cobertura; (D) cobertura relativa. MX = matorral xerófilo, SBCr = selva baja caducifolia en roca, SBCs = selva baja caducifolia en suelo.

4.4. Análisis de la diversidad florística de los EVX

4.4.a. Índices de diversidad y de dominancia

El cálculo del índice de diversidad de Shannon, en su sentido estricto, sólo se realizó para el estrato alto, debido a que en el estrato bajo la abundancia de plantas clonales impidió la diferenciación entre individuos. Este cálculo arrojó como resultado claras diferencias entre las tres comunidades de estudio. La SBCs fue la comunidad más diversa, con un índice promedio (± 1 E.E.) de 2.9 ± 0.06 . La SBCr presentó en promedio un índice intermedio (2.2 ± 0.17), mientras que la diversidad del MX es notoriamente inferior (1.0 ± 0.18 ; Fig. 12, A). Se encontraron diferencias significativas entre las comunidades estudiadas (Kruskal-Wallis, $H = 19.7$, g.l. = 2, $P < 0.0001$). De acuerdo con la prueba "Student-Newman-Keuls" todas las medias fueron estadísticamente distintas entre sí ($P < 0.05$).

El índice de Shannon para la cobertura total, es decir, las coberturas sumadas de los estratos alto y bajo, mostró un comportamiento similar al anterior. El índice de Shannon para la cobertura fue mayor en la SBCs (2.8 ± 0.09 E.E.), seguida de la SBCr (2.4 ± 0.14), siendo el MX notoriamente menos diverso (1.6 ± 0.10 ; Fig. 12, B). Un ANDEVA de una vía mostró diferencias entre tratamientos para este índice ($F = 30.6$, $P < 0.0001$). Las pruebas pareadas de comparación múltiple entre medias ("Student-Newman-Keuls") indicaron que las tres comunidades de estudio difieren significativamente entre sí ($P < 0.05$).

De manera complementaria a estos resultados, el índice de Simpson calculado para la cobertura total mostró que el MX fue la comunidad con mayor grado de dominancia, ya que en esta comunidad se obtuvieron los valores más altos para este índice (0.28 ± 0.03 E.E.). La SBCr presentó valores intermedios (0.14 ± 0.02) y en la SBCs este índice alcanzó el mínimo registrado para el sistema (0.10 ± 0.01). Aunque en términos generales los valores para el índice de Simpson encontrados en los EVX fueron bajos, es de notar que en los MX este índice fue en promedio casi tres veces más alto que en la SBCs (Fig. 12, C). De manera similar a los análisis previos, un ANDEVA de rangos mostró que las comunidades difieren estadísticamente para este índice ($H = 15.4$, g.l. = 2, $P = 0.0005$). La comparación múltiple entre las medias ("Student-Newman-Keuls"), para el índice de Simpson, también arrojó como resultado que las tres comunidades difieren entre sí ($P < 0.05$).

4.4.b. Correlaciones entre variables

Dado que se ha estipulado que existen algunas relaciones entre la diversidad y la estructura de una comunidad, se realizó un análisis de correlación de rangos (Spearman) entre algunas de las variables de respuesta obtenidas para los 27 cuadros en conjunto (Tabla 3). En general, las variables se correlacionaron entre sí, con excepción de la cobertura del estrato bajo. Esta variable solamente presentó correlaciones significativas con el número de especies del estrato bajo. El área basal no presentó correlaciones significativas con el número de especies del estrato bajo, ni con la cobertura del mismo, así como tampoco la presentó con el índice de Simpson (calculado con la cobertura total). El índice de Simpson se correlacionó

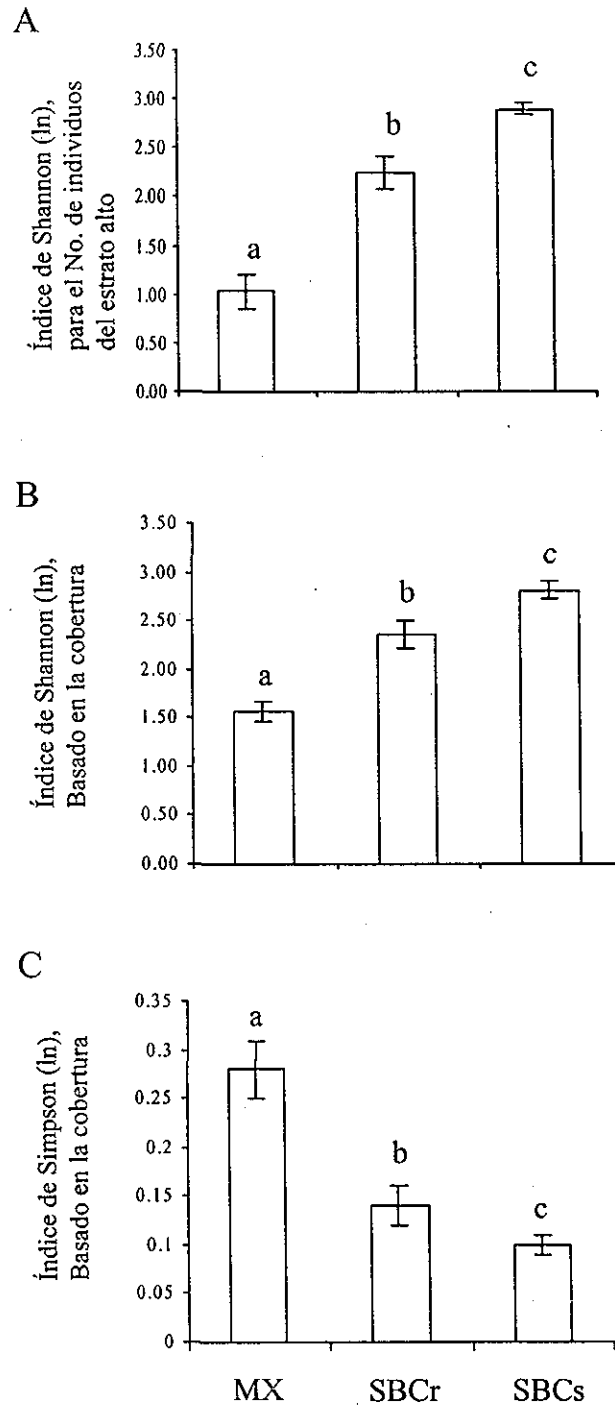


Figura 12. Índices de diversidad y dominancia de los EVX de Nizanda. (A) Índice promedio (± 1 E.E.) por cuadro (100 m²) de Shannon (ln) para los individuos del estrato alto, (B) índices de Shannon y (C) Simpson calculados para la cobertura total. MX = matorral xerófilo, SBCr = selva baja caducifolia en roca, SBCs = selva baja caducifolia en suelo.

Tabla 3. Correlaciones entre variables estructurales de los EVX de Nizanda. Se muestran los valores de r de las. n.s. = no significativa. * = $P < 0.05$, ** = $P < 0.01$, *** = $P < 0.001$.

Variable	1	2	3	4	5	6	7	8	9
1 Cobertura estrato alto	--								
2 Área basal (AB)	0.71 ***	--							
3 Densidad	0.80 ***	n.s.	--						
4 Riqueza del estrato alto	0.69 ***	n.s.	0.89 ***	--					
5 Cobertura estrato bajo	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	--				
6 Riqueza del estrato bajo	0.39 *	n.s.	0.64 ***	0.56 **	0.57 **	--			
7 Índice de Shannon (cobertura)	0.62 ***	n.s.	0.84 ***	0.95 ***	n.s.	0.57 **	--		
8 Índice de Simpson (cobertura)	-0.53 **	n.s.	-0.75 ***	-0.84 ***	n.s.	-0.48 *	-0.95 ***	--	
9 Cobertura total	0.96 ***	0.63 ***	0.82 ***	0.67 ***	n.s.	0.52 **	0.62 ***	-0.53 ***	--
10 Riqueza total	0.66 ***	n.s.	0.90 ***	0.96 ***	n.s.	0.75 ***	0.92 ***	-0.79 ***	0.69 ***

negativamente con las demás variables estructurales, a excepción del área basal y de la cobertura del estrato bajo, con los que no presentó correlación alguna (Tabla 3).

Existen algunos resultados hasta cierto punto inesperados. Por ejemplo, la cobertura del estrato alto se correlacionó con todas las otras variables, a excepción de la cobertura del estrato bajo. Por otro lado, la riqueza específica del estrato bajo presentó correlaciones significativas con todas las otras variables, exceptuando al área basal.

4.5. Análisis de la diversidad beta

4.5.a. Análisis de la similitud florística

Los cálculos de los índices de similitud de Jaccard y Sørensen para pares de cuadros se muestran en la Tabla 4. En esta tabla, los valores de similitud inferiores al 10% se indican con cursivas, mientras que los superiores al 50% se presentan con negritas. De acuerdo al índice de Jaccard, la SBCs es muy distinta del MX, ya que el 46% de las comparaciones entre estas comunidades presentaron valores de similitud inferiores al 10% y en numerosos casos ésta fue nula. En claro contraste, el MX es la comunidad que comparte la mayor cantidad de especies, ya que el 75% de las comparaciones dentro de esta comunidad presentaron valores de similitud superiores a 50% en el índice de Sørensen. La SBCr le siguió en similitud, debido a que el 13% de las comparaciones alcanzaron dicho umbral, mientras que para la SBCs ninguna comparación lo alcanzó. Debido a que el cálculo de ambos índices arrojó un patrón similar, se optó por continuar los análisis sucesivos basándose solamente en el índice de Sørensen.

Una de las formas para evaluar el efecto los dos componentes de la diversidad beta de interés (el cambio de ambiente y la separación espacial) es mediante los promedios de similitud dentro (separación espacial) y entre comunidades (cambio de ambiente). Considerando que el cambio de ambiente es similar entre los distintos EVX (dado que en principio es el mismo gradiente edáfico) se puede explorar el efecto del aumento de la separación espacial, al comparar cuadros entre distintos EVX. Con base en lo anterior, se observó que el efecto de la separación espacial tiene un menor efecto cuando las muestras a comparar se ubicaron en un mismo EVX que cuando están en EVX diferentes (Tabla 5, a, b y c), y donde el efecto de la separación espacial es diferente entre comunidades, ya que la SBCs parece ser más sensible a este factor que las comunidades xerófilas (Tabla 5, b y c). La similitud promedio total dentro de las comunidades (independientemente del EVX) es más del doble que la obtenida en promedio entre comunidades (independientemente del EVX), lo cual sugiere que el gradiente edáfico produce una mayor diferenciación florística (Tabla 5, a y d). Sin embargo, la separación espacial parece no ser muy relevante en determinar la similitud entre comunidades (Tabla 5, e y f).

Tabla 4. Índices de similitud de Jaccard (A) y de Sørensen (B) para las muestras de vegetación de los EVX de Nizanda, Oaxaca. La explicación de las claves de los cuadros se presenta en el texto.

A) Índice de Jaccard

CLAVE	MX1c1	MX1c2	MX1c3	MX2c1	MX2c2	MX2c3	MX3c1	MX3c2	MX3c3	SR1c1	SR1c2	SR1c3	SR2c1	SR2c2	SR2c3	SR3c1	SR3c2	SR3c3	SS1c1	SS1c2	SS1c3	SS2c1	SS2c2	SS2c3	SS3c1	SS3c2
MX1c2	41.2																									
MX1c3	56.3	42.1																								
MX2c1	35.0	38.1	30.4																							
MX2c2	40.0	27.8	33.3	18.2																						
MX2c3	61.5	27.8	60.0	18.2	33.3																					
MX3c1	46.2	23.5	37.5	20.0	38.5	63.6																				
MX3c2	61.5	35.3	50.0	36.8	53.9	63.6	63.6																			
MX3c3	50.0	30.0	50.0	26.1	43.8	53.3	61.5	64.3																		
SR1c1	25.0	28.0	32.0	25.0	11.5	16.0	8.0	16.0	18.5																	
SR1c2	6.1	14.9	14.6	14.0	4.1	6.3	4.3	6.3	8.0	22.5																
SR1c3	22.9	25.0	35.3	26.3	13.5	23.5	14.3	20.0	21.6	41.7	28.1															
SR2c1	7.4	19.2	18.5	17.2	7.7	12.0	4.0	7.7	6.9	15.6	13.5	19.1														
SR2c2	15.4	18.5	13.8	20.7	7.4	11.5	8.0	11.5	14.3	11.8	7.1	15.9	15.6													
SR2c3	22.7	31.8	42.9	23.1	13.0	30.0	14.3	18.2	20.8	34.6	18.8	37.1	21.4	16.7												
SR3c1	52.9	40.0	61.1	29.2	38.9	47.1	35.3	47.1	55.6	36.0	9.8	30.6	13.8	13.3	34.8											
SR3c2	11.4	20.6	23.5	15.8	8.6	15.2	9.1	11.8	20.6	23.7	23.2	27.7	12.2	11.9	25.7	22.9										
SR3c3	11.4	18.6	23.8	17.4	11.6	14.3	12.2	14.3	21.4	23.9	23.4	27.3	16.7	11.8	22.7	23.3	34.7									
SS1c1	4.0	8.0	5.8	5.6	4.1	4.1	2.1	4.1	3.8	7.1	15.5	9.0	13.5	5.3	5.6	5.7	9.5	11.3								
SS1c2	0.0	1.8	1.7	1.7	0.0	0.0	0.0	0.0	1.8	4.9	14.7	6.9	12.5	3.2	1.7	1.7	7.4	10.7	26.5							
SS1c3	4.3	8.5	6.1	5.9	4.3	4.3	2.2	4.3	4.1	5.6	12.9	9.4	7.7	11.8	5.9	6.0	17.9	15.2	31.7	16.9						
SS2c1	2.4	4.8	7.1	4.4	5.1	2.5	0.0	2.5	2.3	8.7	22.0	8.6	11.4	2.0	6.8	2.2	7.3	11.3	9.1	10.1	11.3					
SS2c2	0.0	7.0	4.4	2.1	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	8.3	17.5	6.6	4.1	4.0	6.5	2.1	13.0	14.5	15.6	11.4	14.5	8.5				
SS2c3	2.3	4.5	4.4	4.3	2.4	2.4	0.0	2.4	4.5	6.1	10.5	10.2	8.5	10.6	6.5	6.7	15.1	16.4	15.6	14.7	22.4	12.3	11.9			
SS3c1	0.0	2.0	2.0	1.9	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	5.6	14.5	6.1	7.7	3.6	1.9	1.9	6.5	7.0	11.3	15.3	8.6	19.0	10.9	9.2		
SS3c2	2.3	2.2	2.2	2.1	2.4	2.4	0.0	2.4	2.2	4.0	10.5	3.2	6.3	4.0	4.3	2.1	10.9	4.4	13.9	16.4	12.7	18.5	6.5	11.9	22.4	
SS3c3	0.0	2.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	1.8	14.3	4.4	5.6	1.8	1.9	0.0	8.1	13.2	9.6	15.1	13.2	27.3	5.9	16.1	32.8	26.3

B) Índice de Sørensen

CLAVE	MX1c2	MX1c3	MX2c1	MX2c2	MX2c3	MX3c1	MX3c2	MX3c3	SR1c1	SR1c2	SR1c3	SR2c1	SR2c2	SR2c3	SR3c1	SR3c2	SR3c3	SS1c1	SS1c2	SS1c3	SS2c1	SS2c2	SS2c3	SS3c1	SS3c2
MX1c2	58.3																								
MX1c3	72.0	59.3																							
MX2c1	51.9	55.2	46.7																						
MX2c2	57.1	43.5	50.0	30.8																					
MX2c3	76.2	43.5	75.0	30.8	50.0																				
MX3c1	63.2	38.1	54.6	33.3	55.6	77.8																			
MX3c2	76.2	52.2	66.7	53.9	70.0	70.0	77.8																		
MX3c3	66.7	46.2	66.7	41.4	60.9	69.6	76.2	78.3																	
SR1c1	40.0	43.8	48.5	40.0	20.7	27.6	14.8	27.6	31.3	36.7															
SR1c2	11.5	25.9	25.5	24.6	7.8	11.8	8.2	11.8	14.8	58.8	43.8														
SR1c3	37.2	40.0	52.2	41.7	23.8	38.1	25.0	33.3	35.6	27.0	23.7	32.0													
SR2c1	13.8	32.3	31.3	29.4	14.3	21.4	7.7	14.3	12.9	21.1	13.3	27.5	27.0												
SR2c2	26.7	31.3	24.2	34.3	13.8	20.7	14.8	20.7	25.0	21.1	31.6	54.2	35.3	28.6											
SR2c3	37.0	48.3	60.0	37.5	23.1	46.2	25.0	30.8	34.5	51.4	17.9	46.8	24.2	23.5	51.6										
SR3c1	69.2	57.1	75.9	45.2	56.0	64.0	52.2	64.0	71.4	38.3	37.7	43.3	21.7	21.3	40.9	37.2									
SR3c2	20.5	34.2	38.1	27.3	15.8	26.3	16.7	21.1	34.2	38.6	38.0	42.9	28.6	21.1	37.0	37.7	51.5								
SR3c3	20.4	31.4	38.5	29.6	20.8	25.0	21.7	25.0	35.3	13.3	26.8	16.4	23.7	10.0	10.5	10.7	17.4	20.3							
SS1c1	7.7	14.8	10.9	10.5	7.8	7.8	4.1	7.8	7.4	9.4	25.6	13.0	22.2	6.3	3.3	3.3	13.7	19.3	41.9						
SS1c2	0.0	3.4	3.4	3.3	0.0	0.0	0.0	0.0	3.4	10.5	22.8	17.1	14.3	21.1	11.1	11.3	30.3	26.3	48.1	28.9					
SS1c3	8.2	15.7	11.5	11.1	8.3	8.3	4.3	8.3	7.8	16.0	36.1	15.9	20.4	4.0	12.8	4.3	13.6	20.3	16.7	18.4	20.3				
SS2c1	4.8	9.1	13.3	8.5	9.8	4.9	0.0	4.9	4.5	15.4	29.7	12.3	7.8	7.7	12.2	4.2	23.0	25.4	27.0	20.5	25.4	15.6			
SS2c2	0.0	13.0	8.5	4.1	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	11.5	18.9	18.5	15.7	19.2	12.2	12.5	26.2	28.2	27.0	25.6	36.6	21.9	21.2		
SS2c3	4.3	8.7	8.5	8.2	4.7	4.7	0.0	4.7	8.7	10.5	25.3	11.4	14.3	7.0	3.7	3.8	12.1	13.2	20.3	26.5	15.8	31.9	19.7	16.9	
SS3c1	0.0	3.9	3.8	3.7	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	7.7	18.9	6.2	11.8	7.7	8.2	4.2	19.7	8.5	24.3	28.2	22.5	31.3	12.1	21.2	36.6
SS3c2	4.5	4.3	4.3	4.1	4.7	4.7	0.0	4.7	4.3	3.4	25.0	8.5	10.5	3.4	3.6	0.0	14.9	23.4	17.5	26.2	23.4	42.9	11.1	27.8	49.4
SS3c3	0.0	3.8	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0

Tabla 5. Promedios de similitud para las comparaciones de muestras de vegetación de los EVX de Nizanda. N = número de comparaciones, Prom. = promedio de similitud en el índice de Sørensen, E.E. = error estándar.

Comparación realizada	N	Prom. (%)	E.E.
<i>a) misma comunidad independientemente del EVX</i>			
MX	36	58.19	2.33
SBCr	36	35.13	1.90
SBCs	36	26.18	1.59
Total	108	39.83	1.71
<i>b) Misma comunidad, mismo EVX</i>			
MX	9	59.26	5.95
SBCr	9	39.63	3.23
SBCs	9	33.92	3.91
Total	27	44.27	3.40
<i>c) Misma comunidad, distinto EVX</i>			
MX	27	57.84	2.39
SBCr	27	33.63	2.22
SBCs	27	23.60	1.34
Total	81	38.36	2.00
<i>d) Distinta comunidad, independientemente del EVX</i>			
MX vs SBCr	81	31.24	1.72
MX vs SBCs	81	4.51	0.46
SBCr vs SBCs	81	14.33	0.87
Total	243	16.69	0.97
<i>e) Distinta comunidad, mismo EVX</i>			
MX vs SBCr	27	33.58	2.95
MX vs SBCs	27	4.79	0.93
SBCr vs SBCs	27	13.58	1.32
Total	81	17.32	1.74
<i>f) Distinta comunidad, distinto EVX</i>			
MX vs SBCr	54	30.07	2.11
MX vs SBCs	54	4.36	0.52
SBCr vs SBCs	54	14.71	1.12
Total	162	16.38	1.16

4.5.b. Comparación dentro y entre comunidades

Cuando se analiza la riqueza de especies promedio por transecto (serie de tres cuadros) por EVX (tres series para cada factor), se observa que se acumulan más especies a lo largo del gradiente edáfico (62.1) que en promedio dentro de las tres comunidades (50.6). El cálculo del índice de diversidad beta de Whittaker global por comunidad mostró un valor bajo para los MX (3.10), mientras que los sistemas arbóreos presentaron índices similares ($SBCr = 4.23$ y $SBCs = 4.31$; Fig. 13). La diversidad beta encontrada para todo el sistema (8.58) es más del doble de la máxima encontrada para cada comunidad por separado, es decir, la calculada para la SBCs. El promedio en el índice de Whittaker fue mayor a lo largo del gradiente ambiental (2.54) respecto al obtenido de la separación espacial (2.0); esta diferencia fue estadísticamente significativa ($t = -3.09$, g.l. = 4, $P = 0.036$).

4.5.c. Análisis de clasificación de las muestras

Con la información binaria de presencia-ausencia de las especies y utilizando el Método de Ward con Distancias Euclidianas, se obtuvo el dendrograma mostrado en la Figura 14(A). En él se muestra una clara división entre la SBCs y las comunidades xerófilas, que se mantiene en un intervalo amplio de distancias de unión (de *ca.* de 10 hasta *ca.* de 18). Las comunidades xerófilas se pueden diferenciar en dos grandes grupos (cerca del valor 10 de distancia de unión), uno básicamente formado por las muestras de SBCr y otro formado por las del MX. No obstante, existen en esta clasificación algunos cuadros fuera del lugar respecto de la mayoría de los de su tipo; por un lado, dos cuadros de MX (MX1C2 y MX2C1) se clasificaron dentro del grupo dominado por la SBCr y, por otro lado, un cuadro de SBCr (SR3C1) se agrupó con el resto de los MX.

El análisis de clasificación se repitió con el método de Ward, pero esta vez utilizando como distancia al porcentaje de disimilitud. De aquí se obtuvo el dendrograma mostrado en la Figura 14(B). En esta clasificación se muestra un resultado similar a la anterior, donde todos los cuadros de SBCs se separan de las comunidades xerófilas; sin embargo, en este caso existen tres cuadros de SBCr que se unen después del resto (a 0.35 de distancia de unión), formando un pequeño grupo. Alrededor de una distancia de unión 0.2, el resto de los cuadros de SBCr se separan de los cuadros de MX, con la excepción del cuadro SR3C1.

En estos dos dendrogramas se observa que dentro de la SBCs se forman consistentemente dos grandes grupos, unidos cerca de la distancia de unión 10 y 0.2 para los dendrogramas A y B, respectivamente (Fig. 14). Si bien es difícil atribuir una causalidad a esta división, uno de los grupos coincide con los cuadros ubicados en las laderas sur y suroeste de los EVX, mientras que los restantes se ubicaron consistentemente en las orientadas al norte y noreste. En las comunidades xerófilas la orientación o la ubicación espacial de los cuadros aparentemente no influye sobre su agrupación; sin embargo, se requiere de un muestreo más amplio para llegar a conclusiones definitivas al respecto. Dentro del grupo de las SBCs se observa que las distancias menores de unión son en general más grandes que en los MX, lo

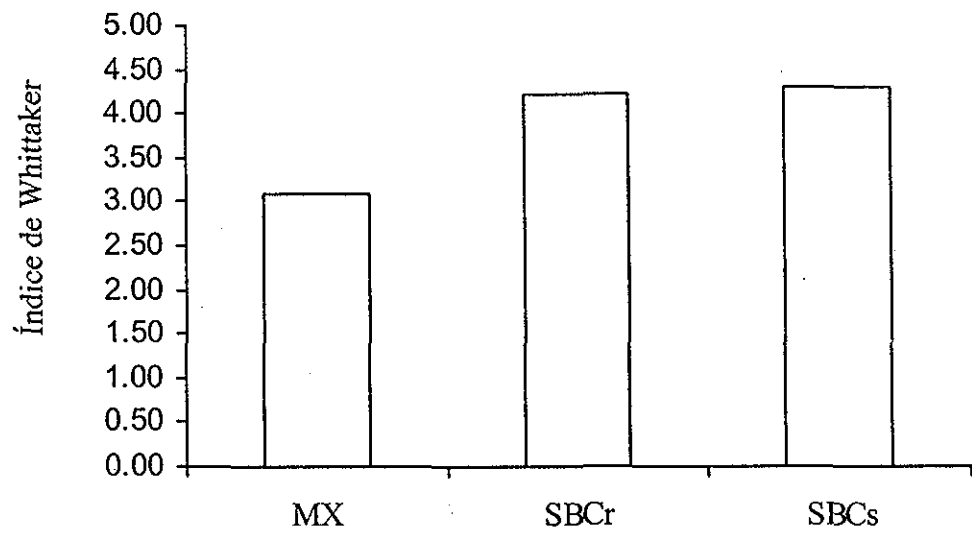
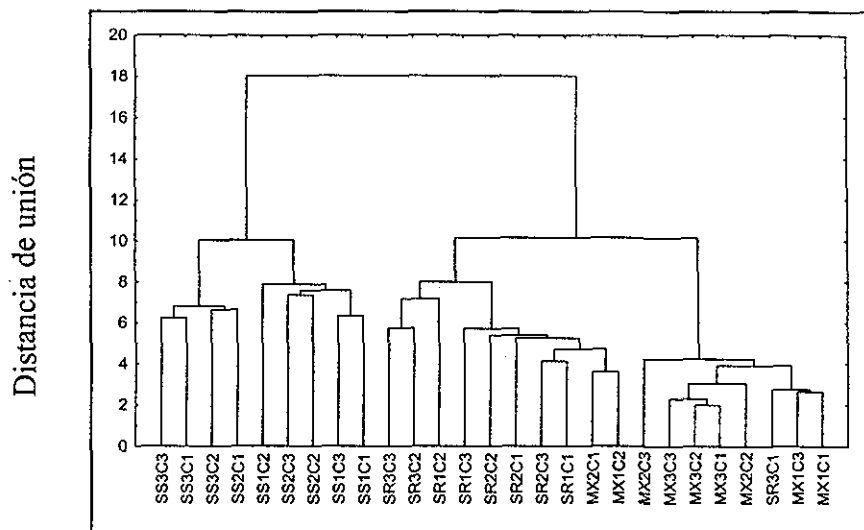


Figura 13. Índice de diversidad beta de Whittaker por comunidad. MX = matorral xerófilo, SBCr = selva baja caducifolia en roca, SBCs = selva baja caducifolia en suelo.

A



B

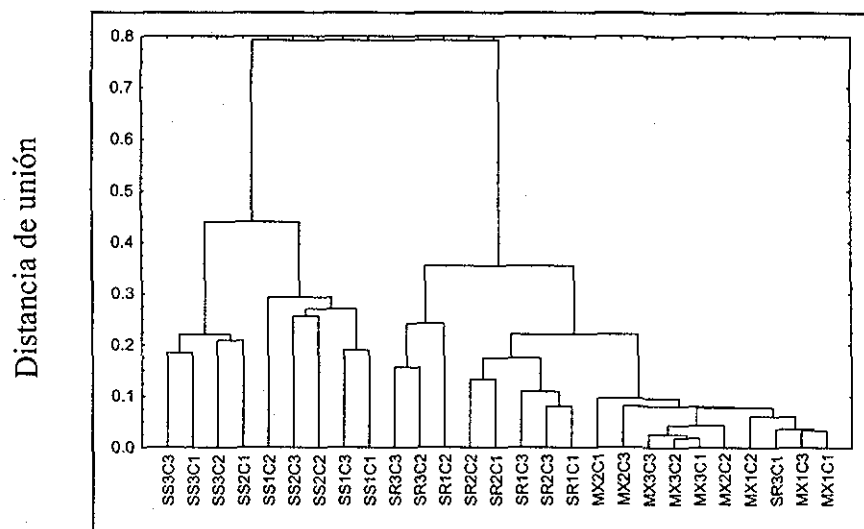


Figura 14. Análisis de clasificación para datos binarios de las muestras de vegetación de los EVX de Nizanda. Dendrogramas que resultan del método de Ward con distancias euclidianas (A), y con el porcentaje de disimilitud (B). SS = selva baja caducifolia en suelo, SR = selva baja caducifolia en roca, MX = matorral xerófilo. El número subsecuente indica el enclave de donde provienen esas muestras. Las muestras para cada EVX se diferencian mediante la letra C y el número correspondiente al cuadro (1, 2 ó 3).

cual es consistente con la similitud obtenida dentro de esas comunidades.

Se realizó una tercera clasificación utilizando el método de Ward, pero esta vez utilizando al complemento del índice de Sørensen (a partir de la matriz de similitud). El dendrograma obtenido en esta clasificación se presenta en la Figura 15(A), ya que este mismo procedimiento se empleó para clasificar a los datos generados por los modelos de distribución aleatoria, que se presentan más adelante. Esta clasificación para los datos observados también mostró la formación de tres grupos a una distancia de unión de 150. De izquierda a derecha, el primer grupo se formó básicamente por cuadro de SBCs, exceptuando al cuadro SR1C2. El segundo conjunto agrupa a siete cuadros de SBCr junto con dos de MX. El tercer grupo lo forman cuadros de MX y uno de SBCr (el cuadro SR3C1). Los cuadros fuera de lugar, respecto a su asignación original de comunidad, del segundo y tercer grupo son los mismos que los mencionados para la primera clasificación. El cuadro de SBCr que se incorporó (en esta clasificación) al grupo de la SBCs es un cuadro que presentó numerosos elementos de SBCs, debido a que parte de éste incluyó una dolina con gran acumulación de suelo.

4.5. Modelos de distribución de especies

Los resultados de la similitud florística obtenida a partir del uso de modelos nulos (de distribución aleatoria) se compararon con los resultados obtenidos de los muestreos de la vegetación (observados). Debido a que la distancia no tuvo un efecto relevante y debido a las limitaciones del programa de cómputo elaborado, el factor distancia fue excluido de los análisis subsiguientes. En la Tabla 6 se presentan los valores promedio obtenidos, tanto para los datos observados como para los aleatorios. En los siguientes párrafos se presentan los resultados de las simulaciones y su análisis de clasificación.

a) Modelo I: Comparación de los datos observados contra los aleatorios, que provenían del uso del lote base global de especies (211 especies) y del número de especies promedio global por cuadro (25 especies).

Los datos que arrojó el modelo nulo muestran un patrón de similitud homogénea, donde el tipo de comparación no tiene ningún efecto (Tabla 6, Modelo I). El promedio de similitud global fue de 11.8%. Este valor resulta muy por debajo del encontrado dentro de cualquier comunidad y para las comparaciones entre MX vs. SBCr, del orden de magnitud de las comparaciones entre las comunidades arbóreas, pero por encima del de las comparaciones entre MX vs. SBCs. El análisis de clasificación (método de Ward y el complemento del índice de Sørensen como distancia de unión) mostró que todos los cuadros quedan unidos a una distancia relativamente corta (89.4). Esta distancia de unión es similar a la que aglutina a la mayoría de las muestras observadas de SBCr, ya que el promedio de especies global (el usado en este modelo) es similar al promedio de especies de esa comunidad. El bajo nivel de unión de los grupos del modelo fue el motivo para no considerar ningún subgrupo, además de que no existe un claro patrón hacia el interior de ellos (Fig. 15, B).

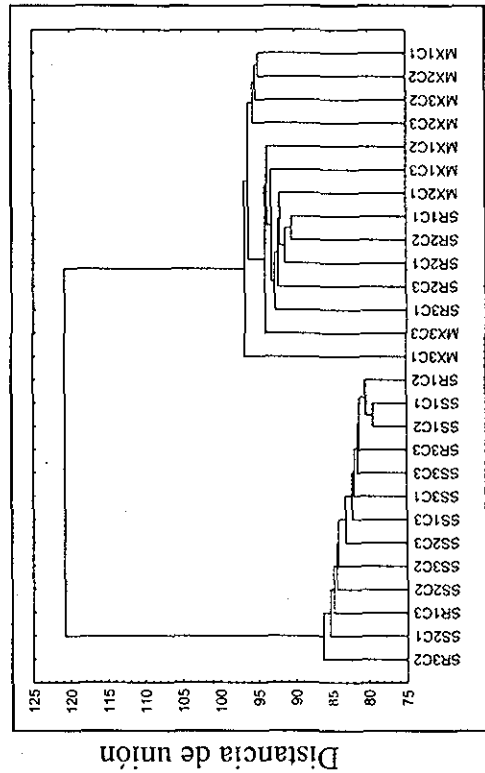
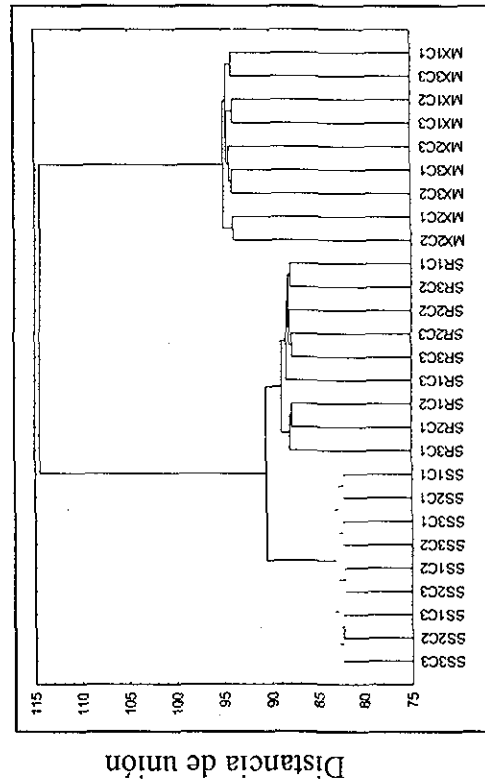
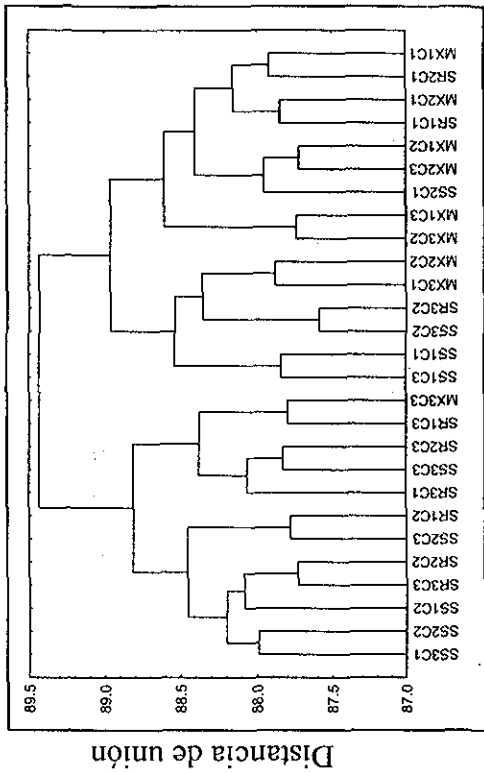
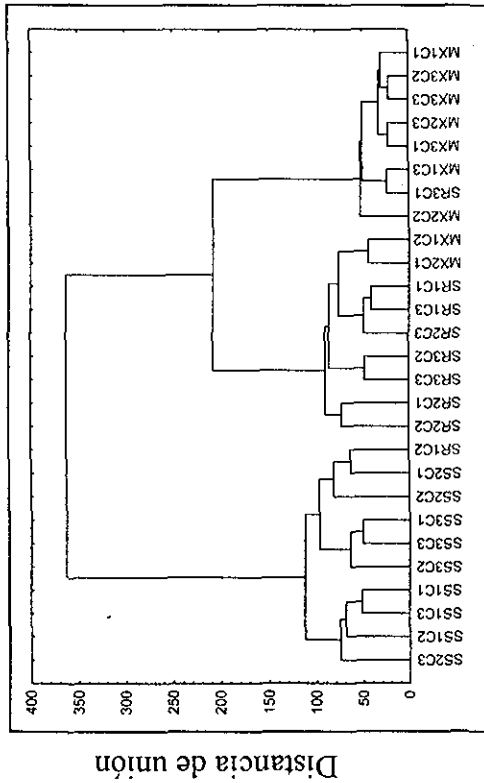
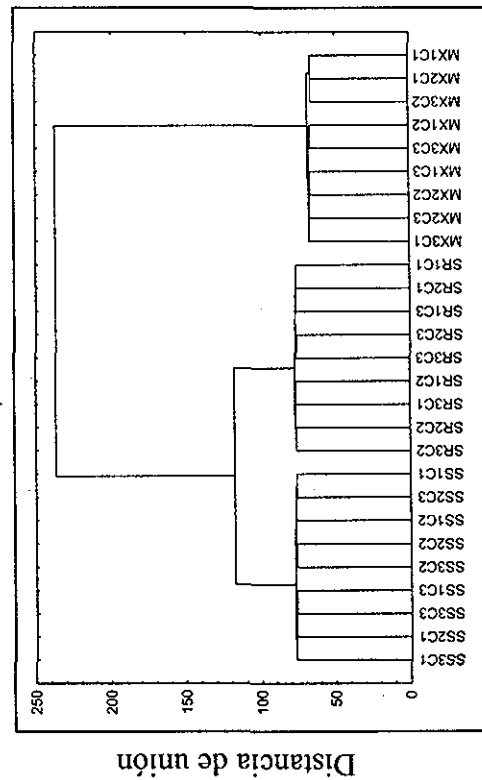
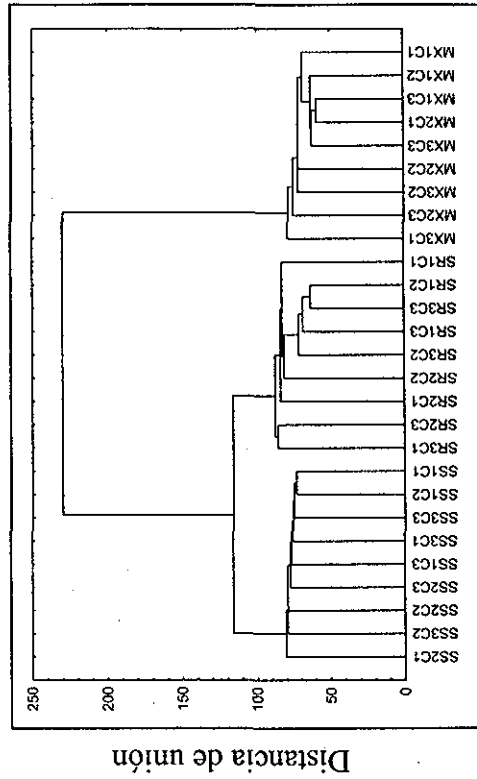


Figura 15. Análisis de clasificación, mediante el método de Ward y utilizando como distancias de unión al complemento del índice de Sørensen, para las muestras de vegetación de los EVX observadas (A) y las generadas al azar (B-F). Las especificaciones de los modelos se encuentran en el texto. Los códigos de las muestras se describen en la continuación de la gráfica.



E) Modelo IV



F) Modelo V

Figura 15 (continuación). Análisis de clasificación mediante el método de Ward y utilizando como distancias de unión al complemento del índice de Sørensen. Las especificaciones de los modelos se encuentran en el texto. SS = selva baja caducifolia en suelo, SR = selva baja caducifolia en roca, MX = matorral xerófilo. El número subsecuente indica el enclave de donde provienen esas muestras. Las muestras para cada EVX se diferencian mediante la letra C y el número correspondiente al cuadro (1, 2 ó 3).

Tabla 6. Promedios de similitud para las comparaciones de muestras observadas y las aleatorias. N = número de comparaciones, Prom. = promedio de similitud en el índice de Sørensen, E.E. = error estándar.

Comparación realizada	N	Prom (%)	E.E.
Datos observados			
<i>a) dentro de comunidades</i>			
MX	36	58.19	2.33
SBCr	36	35.13	1.90
SBCs	36	26.18	1.59
<i>b) Entre comunidades</i>			
MX vs SBCr	81	31.24	1.72
MX vs SBCs	81	4.51	0.46
SBCr vs SBCs	81	14.33	0.87
Modelo I			
<i>a) dentro de comunidades</i>			
MX	36	11.88	0.03
SBCr	36	11.87	0.03
SBCs	36	11.81	0.03
<i>b) Entre comunidades</i>			
MX vs SBCr	81	11.84	0.02
MX vs SBCs	81	11.82	0.02
SBCr vs SBCs	81	11.86	0.02
Modelo II			
<i>a) dentro de comunidades</i>			
MX	36	5.69	0.03
SBCr	36	11.87	0.03
SBCs	36	17.53	0.03
<i>b) Entre comunidades</i>			
MX vs SBCr	81	7.67	0.02
MX vs SBCs	81	8.57	0.02
SBCr vs SBCs	81	14.11	0.02
Modelo III			
<i>a) dentro de comunidades</i>			
MX	36	5.33	0.13
SBCr	36	11.13	0.47
SBCs	36	17.41	0.22
<i>b) Entre comunidades</i>			
MX vs SBCr	81	7.25	0.16
MX vs SBCs	81	8.24	0.15
SBCr vs SBCs	81	13.73	0.34
Modelo IV			
<i>a) dentro de comunidades</i>			
MX	36	33.37	0.06
SBCr	36	23.45	0.03
SBCs	36	23.27	0.04
<i>b) Entre comunidades</i>			
MX vs SBCr	81	15.16	0.03
MX vs SBCs	81	11.43	0.02
SBCr vs SBCs	81	18.75	0.02
Modelo V			
<i>a) dentro de comunidades</i>			
MX	36	31.24	0.75
SBCr	36	21.99	0.92
SBCs	36	23.01	0.28
<i>b) Entre comunidades</i>			
MX vs SBCr	81	14.28	0.30
MX vs SBCs	81	10.96	0.20
SBCr vs SBCs	81	18.21	0.45

b) *Modelo II*: Comparación de los datos observados contra los aleatorios, provenientes del uso del lote base de especies global (211) y del número de especies promedio por comunidad (MX = 12, SBCr = 25, y SBCs = 37 especies).

El modelo mostró que la similitud promedio tanto dentro de cada comunidad como entre éstas aumenta proporcionalmente al número de especies en cada comparación. Dentro de las comunidades generadas por el modelo, la menor similitud se encontró en los MX (5.7%), en la SBCr fue intermedia (11.9%), mientras que para la SBCs la similitud fue mayor (17.5%; Tabla 6, Modelo II). Este patrón teórico es completamente inverso al encontrado en la naturaleza. Para las comparaciones entre comunidades, la menor similitud se encontró entre MX vs. SBCr (7.7%), seguida muy de cerca de la de MX vs. SBCs (8.6%). Las comparaciones entre las comunidades arbóreas presentaron la mayor similitud (14.1%). El arreglo de los datos generados al azar corresponde al aumento de la similitud conforme el número de especies, y no corresponde al patrón observado en la naturaleza (Fig. 15, C).

El análisis de clasificación reflejó de manera clara los resultados en el patrón de los índices de similitud. De esta manera, las distancias de unión para los cuadros de SBCs fueron menores, y por debajo del valor 85 en distancia todos los cuadros de SBCs quedaron unidos en un solo grupo. Un poco arriba del valor 90 de distancia, se incorporaron todos los cuadros de SBCr, agrupando a las comunidades arbóreas en un conjunto claramente diferente del de los MX. El grupo formado por los MX presentó hacia su interior una distancia de unión mayor (entre 94 y 95). Llama la atención el arreglo perfecto de los cuadros por tipo de comunidad; no obstante, el patrón de clasificación, tanto en la distancia de unión dentro de los tres principales grupos, como en la unión entre los mismos, es de nuevo completamente inverso al observado en la naturaleza.

c) *Modelo III*: Comparación de los datos observados contra los aleatorios, usando al lote base global de especies (211 especies) y al número de especies encontrado en cada cuadro del muestreo (el número de especies original por cuadro).

Las similitudes promedio generadas por este modelo fueron muy similares al Modelo II (Tabla 6, Modelo III). Las diferencias se encuentran en que se presentan similitudes de unas cuantas décimas inferiores a las obtenidas en el modelo previo y en que se presentan incrementos en los errores estándar de las comparaciones. No obstante, la variabilidad natural del número de especies de los cuadros y las subsecuentes diferencias en los índices de similitud entre pares de muestras, produjeron un dendrograma muy diferente al generado por el Modelo II.

El análisis de clasificación agrupó a las muestras en dos grandes conjuntos. Éstos son muy consistentes, ya que se mantienen de manera independiente desde una distancia de unión de 97 hasta que se agrupan a una distancia de 120. La unión de las muestras está íntimamente ligada al número de especies de cada cuadro. Los cuadros que se unen más cercanamente al origen son los que tienen más especies (41 y 45 especies), y subsecuentemente se van uniendo

los cuadros con menor riqueza específica. En el lado derecho del dendrograma se concentraron las muestras con el menor número de especies por cuadro (de 8 a 20) y en el lado izquierdo las que tuvieron una mayor riqueza (de 29 a 45). Esto generó la separación de las muestras de MX en el lado derecho del dendrograma y las muestras de SBCs en el lado izquierdo, pero repartió a las de SBCr de acuerdo con su riqueza específica. Cabe señalar que en los datos originales se carecen de muestras con riquezas específicas de 21 a 28 especies, lo cual puede explicar esta división en dos grupos. En este mismo sentido, llama la atención que el patrón de unión de los datos observados mantiene cierta independencia del número de especies de cada cuadro, lo cual es particularmente cierto para la SBCr (Fig. 15, D).

d) Modelo IV: Comparación de los datos observados contra los aleatorios, generados al usar el lote base de cada comunidad (MX = 36, SBCr = 107, y SBCs = 159 especies) y el número de especies promedio por comunidad (MX = 12, SBCr = 25, y SBCs = 37).

Los promedios de similitud dentro de las comunidades que generó este modelo fueron muy diferentes a los arrojados por los modelos previos. Las diferencias no sólo se deben a que la similitud promedio aumenta en cada comunidad, sino también a que el patrón de similitud se revierte. En este modelo, las muestras más parecidas corresponden al MX (33.4%), mientras que las comunidades arbóreas presentaron valores de similitud muy parecidos entre sí (SBCr = 23.4%, SBCs = 23.3%; Tabla 6, Modelo IV). La explicación a esto último puede residir en que la proporción del número promedio por cuadro entre el lote base de especies en ambas comunidades fue muy similar (SBCr = 0.234, SBCs = 0.233). La proporción para el MX (3.7) es poco más del 60% superior a la de las comunidades arbóreas, lo cual se traduce en un aumento de 10 puntos porcentuales en la similitud promedio.

En el dendrograma resultado de la clasificación de estas muestras, se distinguen tres grandes grupos muy homogéneos en su interior. Los cuadros de MX se agrupan del lado derecho y se mantienen como una sola unidad desde la distancia de unión de 70 hasta la de 230. Las comunidades arbóreas se separan en dos grupos hasta una distancia de unión de 120, y a su interior se unen prácticamente todas al mismo nivel (antes de la distancia 80) (Fig. 15, E).

e) Modelo V: Comparación de los datos observados contra los del modelo nulo, usando el lote base para cada comunidad (MX = 36, SBCr = 107, y SBCs = 159 especies) y el número de especies encontrado en cada cuadro del muestreo.

Para las similitudes promedio, en este modelo se obtuvieron resultados similares respecto a las del Modelo IV (Tabla 6, Modelo V). De igual manera, la clasificación de las muestras mostró el mismo patrón general que el modelo previo. La única diferencia notable es que existe un arreglo en el interior de los grupos, dado por el número de especies de los cuadros. Los cuadros que se unen primero son los que tienen más especies y los que lo hacen más lejos del origen son los menos ricos de cada grupo. En este caso, llama la atención que la

variabilidad en el número de especies por cuadro tiene un papel secundario, pues cada comunidad mantiene su individualidad, independientemente del número de especies de las muestras. Este modelo es el que presenta los parámetros más parecidos a la situación observada en la naturaleza; no obstante, el dendrograma es muy diferente. Este resultado radica en tres puntos importantes: (1) en los datos observados la SBCr se une primero al MX, mientras que en este modelo la primera unión entre grupos consiste en la SBCr con la SBCs; (2) en los datos observados existen cuadros “fuera de lugar”, mientras que en este modelo la clasificación es perfecta; (3) el arreglo interno de los grupos en los datos observados no corresponde al valor de su riqueza específica (Fig. 15, F).

5. DISCUSIÓN

5.1. Características ambientales de los EVX

En términos generales, en los EVX la profundidad del suelo es mayor en el piedemonte, mientras que en la cimera el suelo está prácticamente ausente. La acumulación de suelo puede generar un sistema de retroalimentación positiva, donde a mayor volumen de éste se desarrollará una mayor cobertura vegetal, la que a su vez, producirá un incremento en el aporte de hojarasca; entonces la hojarasca incrementará el volumen y la calidad nutritiva del suelo, y así sucesivamente. Bajo esta lógica, las comunidades de estudio podrían verse como un sistema sucesional; sin embargo, las características topográficas y litológicas proporcionan elementos que permiten sustentar hipótesis alternativas.

En una región activa desde el punto de vista tectónico, como lo es la vertiente pacífica del Istmo de Tehuantepec, se ha propiciado la formación de estructuras geomorfológicas escarpadas. Además, la diagénesis ha generado un metamorfismo incipiente en las rocas calizas, lo cual las hace más resistentes al intemperismo. Estos dos factores favorecen la formación y el mantenimiento de sitios desprovistos de suelo. Aunado a ello, la particularidad de la roca caliza, que básicamente se disuelve y no aporta gran contenido de arcillas u otros componentes minerales al suelo, hace que los afloramientos calcáreos del sistema de estudio puedan perdurar a través del tiempo geológico. De esta manera, la catena edáfica no puede verse como una toposecuencia sucesional. Por ejemplo, en la SBCr la situación relativamente mejor de las condiciones ambientales debido a la acumulación del suelo permite el establecimiento de especies propias de la SBCs. Sin embargo, el aumento en la riqueza de especies asociada a este fenómeno no suprime las fuertes afinidades de la SBCr con el MX, ni la excluye de tener sus propios componentes florísticos. Además, gran abundancia de plantas epífitas y litófitas, que nunca se encuentran en las comunidades desarrolladas en esquistos, hace que la vegetación de los EVX no corresponda con la definición de las etapas serales clásicas. En este sentido, las propiedades fisicoquímicas de la caliza, tales como el albedo, el pH y la dureza, entre otras, pueden ser la causa de que en estos ambientes kársticos no sólo existan numerosas plantas epífitas y litófitas, sino que también permiten el crecimiento de algunas epífitas como litófitas.

La roca caliza también parece producir interesantes patrones de distribución en las especies. Quizá uno de los más notables sea el de las hierbas graminoides, ya que de las 52 especies de Poaceae y de las 16 de Cyperaceae encontradas en la región de Nizanda, ninguna de ellas forma parte de la vegetación xerófitas de los EVX. Por el contrario, las Orchidaceae, las Cactaceae y otras plantas suculentas muestran claras preferencias por los ambientes kársticos. Es difícil señalar a un único agente causal como el determinante de estos patrones de distribución, ya que probablemente éstos no sólo tengan que ver con la tolerancia a la escasez del suelo, a los carbonatos de calcio y a las otras condiciones fisicoquímicas de la caliza, sino que también los regímenes de disturbio, que parecen diferir entre comunidades, podrían influir sobre ellos. En este sentido una gran diferencia de los EVX respecto de las

sabanas es la ausencia de fuegos recurrentes en los matorrales xerófilos, debido a la carencia de una cobertura vegetal, o acumulación de materia orgánica, de manera continua.

La ausencia de terófitas, de hierbas graminoides, de costras de criptógamas, de plantas poikilohídricas y carnívoras, así como de vegetación de charcas y de arroyos efímeros constituyen una de las principales diferencias que tienen los EVX respecto a los inselbergs, ferricretas y cerros de areniscas (Porembski *et al.*, 1994; Porembski y Brown, 1995; Porembski *et al.*, 1997; Seine *et al.*, 2000). Las características fisicoquímicas y erosivas de la roca caliza parecen ser los agentes causales de la no formación de grandes charcas o de arroyos efímeros, lo cual es un elemento más del medio físico que determina diferencias entre los EVX respecto a los inselbergs.

Si bien es cierto que la vegetación de la región está impactada por las actividades agrícolas y pecuarias, la vegetación xerófita de los afloramientos calcáreos prácticamente está inalterada. El hecho de que en los EVX no crezcan hierbas graminoides y que exista una gran abundancia de plantas urticantes y tóxicas, junto con la carencia de suelo en estos afloramientos, pueden ser las razones por las cuales los pobladores locales no los utilizan. Lo anterior es cierto aun para el pastoreo de ganado menor, ya que en la región prácticamente no existen chivos, debido a que se prefieren a los borregos pelibuey. No obstante, la SBCs de los cerros calizos no se escapa a la actividades humanas, ya que además de la tala para los fines mencionados, también sus árboles maderables son frecuentemente diezmados de manera selectiva. Quizá el impacto más fuerte que tienen los seres humanos sobre los cerros de caliza sea su transformación a canteras para la industria del cemento, ya que esto destruye para siempre los hábitats naturales. La amenaza más reciente que tienen los EVX proviene de los proyectos de construcción de vías de comunicación. Esto es debido a que las regiones de Nizanda y de Mazahua son los pasos de menor altitud entre las dos vertientes oceánicas.

5.2. Composición florística

En los muestreos de vegetación se registraron 2,559 individuos y clones pertenecientes a 211 especies. Este número de especies equivale aproximadamente a una cuarta parte del total estimado para la región de estudio. De las 119 familias registradas en Nizanda, en los EVX se localizaron 54. La ausencia de algunas familias puede atribuirse no sólo al efecto del área muestreada respecto al total, sino que pueden existir algunas otras explicaciones. En primer lugar, desde la perspectiva metodológica, puede señalarse que los criterios de muestreo excluyeron a varias familias, en particular a Asclepiadaceae, Convolvulaceae, Dioscoreaceae, Smilacaceae y otras representadas por trepadoras herbáceas, que son componentes frecuentes de la flora de los EVX. No obstante, también existen grandes grupos florísticos que naturalmente están ausentes de los EVX; por ejemplo, Cycadophyta y Selaginellaceae. Por otra parte, para las Pteridophyta también existe un menor número de familias en la vegetación xerófita respecto al total registrado en el área. De hecho, de las 24 especies de siete familias de Pteridophyta de Nizanda solamente dos especies, pertenecientes a igual número de familias, habitan en la vegetación xerófila.

Además de las hierbas graminoides (Cyperaceae y Poaceae, a excepción de *Lasiacis grisebachii*, que crece en el sotobosque de la SBCs), otras familias botánicas de Magnoliophyta también están ausentes de la vegetación de los EVX, como Arecaceae, Connaraceae, Clusiaceae, Hydrophyllaceae, Polygalaceae y Turneraceae, entre otras. El decremento de la riqueza de familias hacia la vegetación xerofítica se ve acompañado también de la pérdida de numerosos géneros, entre los que destacan *Bletia* (Orchidaceae), *Borreria* (Rubiaceae), *Crotalaria* (Fabaceae), *Chamaecrista* (Caesalpiniaceae), *Cordia* (Boraginaceae), *Lippia* (Verbenaceae), *Manfreda* (Agavaceae), *Melocactus* (Cactaceae), *Physalis* (Solanaceae), *Psidium* (Myrtaceae), *Senna* (Caesalpiniaceae) y *Stylosanthes* (Fabaceae), la mayoría de los cuales presentan especies heliófitas, relativamente tolerantes a los disturbios o a la relativa sequía del sitio, provocada por la baja capacidad de retención de agua por los suelos.

La vegetación xerófita además de concentrar a las especies de Cactaceae y Orchidaceae, también aglutina a la mayoría de las especies de Agavaceae, Anacardiaceae, Bromeliaceae y Commelinaceae, y es la vegetación donde se han encontrado a los únicos representantes en la región de Crassulaceae, Fouquieriaceae y Nolinaceae. Algunos géneros presentan también todas o la mayoría especies en la vegetación xerofítica, como el caso de *Anthurium* (Araceae), *Ficus* (Moraceae), *Pseudobombax* (Bombacaceae) y *Solandra* (Solanaceae). Las diferencias grandes en la composición florística de los afloramientos calcáreos son un indicador de que la vegetación de los EVX no es un componente aleatorio de la flora de Nizanda.

Los inselbergs pueden ser refugio de numerosas especies de sabana en regiones de selvas húmedas (Porembski *et al.*, 1996), lo cual no es el caso de los EVX de Nizanda a pesar de que a unos cientos de metros de los EVX se desarrollen grandes comunidades de sabana. Los EVX, al parecer, son poco susceptibles a la invasión por parte de malezas y de plantas exóticas, lo cual también los diferencia de los inselbergs (Barthlott y Porembski, 2000a). Por el contrario, la formación de tapetes ("mats") de monocotiledóneas es una de las semejanzas más notorias entre los EVX y los inselbergs. De igual manera, la presencia de plantas xerófitas y suculentas, en ambos sistemas, es un reflejo de similitudes en algunas condiciones ecofisiológicas extremas en las que se encuentran (Szarzynski, 2000).

La SBCs, con 159 especies, contuvo la mayor riqueza de especies del sistema, la SBCr (107 especies) sólo presentó el 67.3 % de ésta, mientras que la riqueza de los MX (36 especies) representa menos de una cuarta parte (el 22.6%). Este patrón apoya a una de las hipótesis propuestas, ya que la riqueza florística presentó una clara disminución conforme se acentúa las restricciones edáficas. No obstante, también se observó que esta disminución en los números de especies, géneros y familias no fue simétrico para todos los grupos florísticos, ya que incluso puede haber tendencias inversas para varias categorías taxonómicas, como las monocotiledóneas y las cactáceas.

La riqueza de especies promedio por tipo de comunidad mostró el mismo patrón de disminución respecto al global. Cabe mencionar que la mayor variación en la riqueza

específica dentro de una misma comunidad se encontró en la SBCr. Aunque este resultado es algo inesperado, podría explicarse, en parte, debido a que las especies de esta comunidad xerófila responden finamente a las variaciones en la acumulación del suelo y a la luminosidad del sotobosque, por un lado, y a que presentan patrones agregados de distribución, por el otro. Otro factor que puede estar influyendo en la variabilidad de los datos de las SBCr, es la existencia de bosquetes de *Neobuxbaumia scoparia* (Cactaceae). Las agrupaciones de esta cactácea son tan densas que aparentemente excluyen el crecimiento de otras especies, particularmente las del sotobosque.

La baja riqueza de especies en algunos sitios de SBCr puede también deberse al efecto de borde. Si bien en la mayoría de los casos la transición entre la SBCr y los MX es abrupta, marcada por un borde bien definido de plantas arbóreas como *Comocladia engleriana* (Anacardiaceae), *Pseudosmodium multifolium* (Anacardiaceae) y *Plumeria rubra* (Apocynaceae), en algunos casos estos ambientes de transición están más extendidos formando una SBCr pobre en especies arbóreas. Cabe señalar que estas especies no se encuentran en los sitios desmontados o en regeneración, por lo que no se pueden considerar como típicas de los ambientes perturbados.

Al comparar un conjunto de muestras (112 cuadros de 100 m²) ubicadas en siete tipos de vegetación del mosaico de Nizanda (Meave y Pérez-García, 2000) con la riqueza de especies encontrada en los EVX, se observó que el MX fue la comunidad con menos especies, en promedio (11.6 especies en 100 m²), de la región. El penúltimo lugar en riqueza promedio de todas las comunidades estudiadas correspondió a la SBCr (25.3 especies en 100 m²). No obstante, la riqueza de la SBCr es comparable, en magnitud, a la encontrada en las sabanas (28.3 especies en 100 m²) y en los matorrales inermes (28.4 especies en 100 m²; Meave y Pérez-García, 2000). En la SBCs de los EVX se registró un número promedio de especies (36.9 especies en 100 m²) ligeramente inferior al promedio encontrado para la vegetación ribereña (37.4 especies en 100 m²), siendo la SBC en esquistos (40.9 especies en 100 m²) y el matorral espinoso (41.5 especies en 100 m²) las comunidades que en promedio presentaron más especies (Meave y Pérez-García, 2000; Lebrija-Trejos, 2001). Cabe aclarar que aun con la misma área, el muestreo no fue exactamente idéntico, ya que los datos reportados por Meave y Pérez-García (2000) incluyeron a todas las especies presentes en los 100 m², mientras que para los EVX y para la vegetación ribereña la inclusión de las especies dependía de criterios estructurales, lo cual hace que la riqueza de estas comunidades esté ligeramente subestimada (± 3 ó 4 especies por muestra). No obstante, estas cifras manifiestan las restricciones fuertes que tiene el ambiente kárstico sobre la distribución de la flora local. En contraparte, estas cifras indican que las muestras de SBCs de los EVX son más ricas que muestras completas de otros tipos de vegetación, como las sabanas y los matorrales inermes.

Llama la atención la correlación encontrada entre el número de especies del estrato alto respecto del bajo. Pero puede observarse que la riqueza promedio por estrato actúe de manera aditiva para determinar la riqueza total de los cuadros (cuando menos en un 70% respecto a la riqueza del estrato alto). A pesar de que *Plumeria rubra* y *Bursera* aff. *cinerea* son muy frecuentes en ambos estratos, este efecto aditivo de los estratos como determinantes de la

riqueza global sugiere que existe cierta independencia en la composición de especies entre ambos estratos. Este patrón es muy claro en la familia Asteraceae, ya que de las seis especies encontradas en el muestreo, sólo dos aparecieron en el estrato alto, mientras que las restantes sólo estuvieron presentes en el estrato bajo y ninguna especie se encontró en ambos estratos. Si la composición florística entre los dos estratos es substancialmente distinta, las repercusiones que esto tiene sobre la dinámica de la regeneración de las comunidades arbóreas amerita un estudio más detallado.

La información obtenida para el estrato alto de la SBCs de este estudio (con nueve cuadros de 10×10 m, considerando plantas con el $DAP \geq 1$ cm) se comparó con la información recabada por Gentry (1995), utilizando diez transectos de 50×2 m (dando un total de 1000 m^2) y considerando plantas con un $DAP \geq 2.5$ cm. Obviamente las comparaciones se tienen que hacer con cautela, ya que existen varias diferencias entre los muestreos. El área muestreada por los diez transectos de Gentry puede incorporar más especies que los cuadros de Nizanda, porque tienen más área muestreada (100 m^2) y porque son formas lineales. En este sentido, se estima que el cambio en DAP de 2.5 a 1 cm no repercute significativamente ni en el área basal ni en la riqueza específica.

En el estrato alto de la SBCs de Nizanda se encontraron 113 especies en 900 m^2 , pertenecientes a 35 familias. Esta riqueza específica es exactamente la misma que la registrada por Gentry (1995) para el sistema más rico en especies de la región Neotropical (Coloso, Sucre, Colombia), pero el número de familias es considerablemente menor al de ese sitio (aun considerando a las ocho especies que permanecieron como desconocidas). Las familias más ricas en especies de este estrato fueron: Leguminosae (19 especies), Euphorbiaceae (13), Capparaceae (6), Sapindaceae (5) y Apocynaceae, Cactaceae y Rubiaceae (con cuatro especies cada una). La secuencia jerárquica exacta de las familias encontrada en Nizanda difiere de las reportadas por Gentry (1995). Una gran diferencia entre el arreglo particular encontrado en la SBCs de Nizanda y el del promedio registrado en dicha obra (sin incluir Chamela) corresponde a la abundancia de Euphorbiaceae. La predominancia de esta familia hace que la SBCs aquí estudiada tenga una composición más similar a la selva de Chamela, difiriendo en que la de Nizanda presenta una mayor riqueza de Capparaceae y una relativa pobreza de Rubiaceae. Al revisar la flora completa de Chamela (Lott, 1985) y la de Nizanda (Pérez-García *et al.*, 2001, e incluyendo las que aún no se han determinado), el número de especies para estas dos familias no difiere substancialmente entre ambas localidades, pero las Rubiaceae en Nizanda son más comunes en los otros tipos de vegetación que en la SBC.

Las curvas de acumulación de especies en función del área para las comunidades arbóreas distan mucho de una asíntota. En una primera interpretación de este resultado se podría considerar que los cuadros de 100 m^2 fueron insuficientes para caracterizar a las comunidades; bajo la misma lógica, tampoco lo serían cuadros de 900 m^2 . En todos los estudios existe un compromiso entre el número de muestras y el área que es posible muestrear en un tiempo finito, y por ello es conveniente revisar los criterios de muestreo. Los resultados obtenidos apoyan la idea de que una caracterización adecuada para comunidades muy diversas en sistemas tan heterogéneos como Nizanda pueden basarse en varias muestras relativamente

pequeñas, pero separadas espacialmente. De esta manera, los patrones de similitud florística recaen en las especies más frecuentes y relegan a segundos términos a la gran mayoría de las especies, muchas de las cuales poseen números poblacionales y/o frecuencias bajas.

5.3. Estructura cuantitativa

La cobertura registrada, que alcanzó más de 300% en las comunidades arbóreas, indica que existe una sobreposición de capas del follaje. Para el MX, la cobertura de poco más del 100% podría sugerir que se trata de comunidades con vegetación continua; sin embargo, en realidad esto no sucede así, ya que en los MX existen áreas desprovistas de vegetación. Los árboles pequeños y los arbustos que esporádicamente se encuentran en los MX permiten el establecimiento, bajo sus copas, de plantas del estrato bajo, lo cual determina que haya cierto solapamiento en la cobertura, compensando así a las áreas de suelo desnudo.

Para las comunidades arbóreas la cobertura del estrato alto es la más densa. El MX difiere de las comunidades arbóreas al presentar significativamente menos cobertura en este estrato, lo cual no es de extrañar dado los criterios originales para la diferenciación entre comunidades. Aun así, la ausencia de diferencias significativas en la cobertura del estrato bajo entre las tres comunidades es un resultado sobresaliente, ya que esta variable no se incluyó como criterio para la diferenciación entre comunidades. Más interesante es que la composición del estrato bajo difiere radicalmente entre la SBCs y la vegetación xerófita. Por ejemplo, en la SBCs el sotobosque está conformado por numerosas Acanthaceae, Bignoniaceae (plantas jóvenes) y Euphorbiaceae del género *Acalypha*, todas las cuales están ausentes por completo de la vegetación xerófita.

El área basal resultó ser muy baja en los MX, lo cual es consistente con los criterios de definición de las comunidades. Por otro lado, el valor promedio de esta variable para la SBCs ($31.9 \text{ m}^2 \text{ ha}^{-1}$) está dentro de los intervalos de valores registrados para otras selvas de la región Neotropical (Murphy y Lugo, 1995, Gentry, 1995). Comparando el área basal de la SBCs contra la encontrada en la vegetación ribereña (71.5) de Nizanda (Lebrija-Trejos, 2001), se observa que corresponde a menos de la mitad. Utilizando un DAP ≥ 2.5 cm en Chamela, Jalisco (Lott *et al.*, 1987) encontraron que la diferencia en el área basal entre la vegetación ribereña respecto a la de la SBC (upland) es del mismo orden de magnitud al encontrado en Nizanda.

En la SBCr de Nizanda, el área basal tuvo los valores más altos, pero debido a su gran variabilidad no resultó ser significativamente diferente de la encontrada en la SBCs. La elevada área basal encontrada en la SBCr, que alcanza valores promedio de más de $66 \text{ m}^2 \text{ ha}^{-1}$, corresponde en gran medida a plantas de tallos de madera de baja densidad como *Bursera* aff. *cinerea* (Burseraceae), *Ficus cotinifolia* (Moraceae), *Pseudobombax ellipticum* (Bombacaceae), y de manera sobresaliente, *Neobuxbaumia scoparia* (Cactaceae).

Neobuxbaumia scoparia, *Ficus cotinifolia*, y *Bursera* aff. *cinerea* ocuparon los tres primeros lugares (en ese orden) en área basal total, seguidas por *Comocladia engleriana*

(Anacardiaceae) y *Pseudobombax ellipticum*. Estas cinco especies aportaron poco más del 70% del área basal de la SBCr y el 50% del total de esta misma variable para las tres comunidades estudiadas. Estas especies son propias de las comunidades xerófitas, y parte de su gran área basal se puede explicar en términos de su frecuencia. Pero también, por la presencia de tallos múltiples para la mayoría de éstas y por la acumulación de agua en sus tallos, particularmente en *N. scoparia* y en *P. ellipticum*.

Los valores de área basal promedio de las comunidades arbóreas de Nizanda pueden equipararse con los obtenidos para algunas selvas altas perennifolias tanto de Mesoamérica como de América del Sur (Valle-Doménech, 2000). Dada la baja altura de estas selvas (el dosel está alrededor de los 7 m), los valores del área basal podrían producir una imagen distorsionada en la mente de algún estudioso de la vegetación de climas templados (donde los árboles generalmente son monocaulescentes). Esta discrepancia con la realidad resulta del hecho de que el "área basal" de la SBC de Nizanda en realidad incluye parte de la copa de los arbustos y de los árboles del subdosel; por ello, una descripción más realista tendría que tomar en cuenta la presencia de plantas policaulescentes, o con ramificación basitónica, o acrotónica pero de baja altura. Esta fisonomía de árboles relativamente bajos, con una alta densidad, y tallos multirramificados ha sido reportada para diversas SBC (Gentry, 1995; Mooney *et al.*, 1995, Murphy y Lugo, 1986, Dunphy *et al.*, 2000; Durán *et al.*, en preparación). Para Nizanda, habría que añadir que la presencia de cactáceas arborescentes, donde claramente el tallo principal presenta menor área basal que la suma de sus ramas, hace que los criterios de muestreo para este tipo de plantas tengan que ser reconsiderados.

La densidad promedio del estrato alto ($DAP \geq 1$ cm) de la SBCs en Nizanda (55.11 ind. 100 m^{-2}) es casi la doble de la estimada para la vegetación ribereña de la región de estudio (28.65 ind. 100 m^{-2} ; Lebrija-Trejos, 2001). El número de individuos encontrados en una SBC de Chamela con un $DAP \geq 2.5$ cm varió de 39.9 a 50.6 individuos en 100 m^2 (Lott *et al.*, 1987). Considerando que el DAP muestreado en Nizanda es inferior, se puede suponer que ambas localidades presentan densidades similares. No obstante, el cambio en la densidad de la SBC respecto a la vegetación ribereña de Chamela no es proporcional al encontrado en Nizanda.

5.4. Análisis de la diversidad alfa

El índice de Shannon (H') para los individuos del estrato alto mostró que en promedio la SBCs ($H' = 2.89$) es la comunidad más diversa de los EVX, y ésta es mayor a la encontrada, en promedio, para la vegetación ribereña de Nizanda ($H' = 1.22$; Lebrija-Trejos, 2001), pero su valor es inferior al índice promedio por transecto ($50 \times 2\text{ m}^2$) encontrados en Chamela ($H' = 3.71$, 3.86 y 3.96, Lott *et al.*, 1987). También el valor promedio del H' en la SBCs de Nizanda fue inferior a los encontrados por Durán *et al.* (en preparación) para los árboles del dosel de Chamela (en promedio $H' = 3.08$), con excepción de una unidad morfoedafológica. La SBCr en promedio ($H' = 2.24$) también es más diversa que la vegetación ribereña de

Nizanda (Lebrija-Trejos, 2001), pero notoriamente inferior a lo registrado en Chamela (Lott *et al.*, 1987; Durán *et al.*, en preparación).

El índice de Shannon para el total de la cobertura encontrado en Nizanda mostró el mismo patrón que el índice calculado para el número de individuos del estrato alto. Para la SBCs y la SBCr los valores fueron similares, salvo que los valores del H' para la cobertura de la primera resultaron más bajos, mientras que para la segunda comunidad los valores fueron más altos, en ambos casos la variación no sobrepasa 10% del valor del índice de Shannon para los individuos del estrato alto. Para el MX la variación en el índice fue considerable, ya que éste aumentó en un 50%. Esto se explica por la incorporación de los elementos del estrato bajo, que son los predominantes en esta comunidad.

El índice de Simpson mostró valores relativamente bajos, indicando que en las tres comunidades de Nizanda no existe una dominancia marcada. Las comunidades arbóreas de Nizanda presentan valores similares para este índice a los obtenidos en Chamela, mientras que el MX presenta valores cercanos al doble del promedio obtenido en las comunidades arbóreas tanto de Nizanda como de Chamela (Durán *et al.*, en preparación).

La similitud de los valores de la cobertura del estrato bajo encontrados en las tres comunidades estudiadas determinó que no se encontraran correlaciones significativas con las otras variables. No obstante, la gran semejanza en los valores de la cobertura de este estrato contrasta con los cambios en composición florística y en el espectro de formas de crecimiento presentes en cada comunidad. Por otro lado, la correlación de la riqueza de especies del estrato bajo con casi todas las otras variables es de llamar la atención; particularmente con las obtenidas con la riqueza total y con la del estrato alto, ya que aparentemente la composición de especies entre ambos estratos difiere considerablemente.

Las correlaciones estrechas entre la mayoría de las variables estructurales sugieren que éstas en general responden de la misma manera al ambiente y que quizá algunas de estas variables no sean del todo independientes entre sí y generen información redundante. No obstante, las correlaciones entre variables no son del todo predecibles y puede no haberlas, lo cual implica que se tenga que ser más cauto cuando se intenta hacer predicciones sobre la funcionalidad ecosistémica de una comunidad a partir de datos estructurales. Particularmente, el área basal del componente arbóreo de la SBCr puede no ser un buen predictor de la diversidad, ni de la productividad, que a pesar de tener la mayor área basal seguramente no es tan productiva respecto a la SBCs.

La formas de crecimiento predominantes en los MX son las hierbas perennes, tanto caducifolias como perennifolias, particularmente las plantas rosetófilas; además se encuentran muchos individuos de plantas crasicaules, como *Cephalocereus nizandensis*, *Mammillaria albilanata* y *M. voburnensis* (Cactaceae). La SBCr también presenta un gran número de plantas rosetófilas en el estrato bajo, mientras que su contraparte en suelo, la SBCs, prácticamente carece de formas suculentas y rosetófilas. En esta última, el estrato bajo está habitado principalmente por diversas especies herbáceas y arbustivas, especialmente de la familia Acanthaceae y Euphorbiaceae.

Un patrón observado de forma consistente en el sistema de estudio es que los arbustos y las hierbas de hojas anchas, delgadas, inermes y de margen entero de la SBCs son substituidos en los MX por plantas de hojas crasas, lanceoladas, espinosas, e incluso por plantas suculentas afilas. Las plantas con claras adaptaciones a la aridez le confieren a los matorrales y la SBCr una fisonomía particular, por una parte, y pone de manifiesto la posible relevancia ecológica de estos atributos, por la otra. Se puede hipotetizar que las hojas y tallos suculentos, los cuales tienen un costo energético alto, son favorables en un ambiente prácticamente libre de fuegos, a diferencia de los sistemas de sabanas donde predominan las hierbas de hojas lineares (Poaceae y Cyperaceae; López-Olmedo, 2001).

No se conocen con detalle todas las formas de propagación vegetativa de las plantas de los EVX. Para los árboles y arbustos con ramificación basitónica subterránea es difícil discernir si esto representa un caso de clonalidad o no, sobre todo porque el crecimiento secundario puede evitar la senescencia de los sitios de unión de los brotes basales, impidiendo la separación de los posibles rametos. En general, las monocotiledóneas presentan estructuras poco lignificadas, por lo que sus estructuras caulinareas son relativamente menos duraderas. Si acoplamos a este tipo de crecimiento herbáceo a un modelo arquitectónico isomodular de ramificación basal, que forme simpodios postrados (Pérez-García, 1993), la posibilidad de generar individuos fisiológicos independientes es muy alta. En este sentido, cabe aclarar que todas las monocotiledóneas encontradas en los EVX pueden formar individuos fisiológicamente independientes por clonación, aunque en *Beaucarnea recurvata* (Nolinaceae) casi nunca se presenta este fenómeno y en *Agave ghiesbreghtii* (Agavaceae) es poco frecuente.

La mitad de las especies de monocotiledóneas encontradas en los EVX se ajustan al modelo arquitectónico de Tomlinson con transición a hierbas (Hallé *et al.*, 1978), lo cual les confiere un alto potencial clonal. Es razonable pensar que este fenómeno está relacionado con dificultades en el establecimiento de plántulas, ya sea por el lavado debido a la escorrentía superficial, el golpeteo del agua y la erosión eólica, o por el efecto de una marcada depredación, ya que en los afloramientos rocosos se carece de un mantillo protector.

Por otro lado, el crecimiento clonal en falange puede evitar el desprendimiento temprano de los rametos, particularmente de los que no están enraizados. El crecimiento clonal es visible en numerosas plantas de las comunidades xerofíticas como *Agave nizandensis* (Agavaceae), *Cyrtopodium paniculatum*, *Encyclia hanburii*, *E. nizandensis* (Orchidaceae), *Hechtia caudata* (Bromeliaceae) y *Tillandsia setacea*, (Bromeliaceae). Llama la atención que las sabanas de Nizanda, las cuales también se desarrollan en un ambiente con muy poco suelo, prácticamente sin mantillo, y muy expuesto al viento, presenten también una predominancia de monocotiledóneas clonales en falange. La abundancia de plantas clonales en ambientes rocosos parece ser una constante (Barthlott y Porembski, 2000b; Biedinger *et al.*, 2000).

5.5. Análisis de la diversidad beta

Las comparaciones realizadas dentro de cada comunidad arrojaron los valores más altos de similitud florística. Esto sugiere que cada comunidad mantiene una cierta individualidad. Los valores más altos de similitud obtenidos para las comparaciones dentro de los MX mostraron que ésta es una comunidad relativamente constante en términos de composición florística. En este caso, las especies más frecuentes fueron *Agave ghiesbreghtii* (Agavaceae), *Comocladia engleriana* (Anacardiaceae), *Hechtia caudata* + *H. rosea* (Bromeliaceae) y *Mammillaria voburnensis* (Cactaceae) las cuales estuvieron presentes en ocho de nueve cuadros. Además de ellas, *Mammillaria albilanata* (Cactaceae), *Plumeria rubra* (Apocynaceae) y *Pseudosmodium multifolium* (Anacardiaceae) fueron registradas en siete cuadros, y *Cephalocereus nizardensis* (Cactaceae) en seis. Varias de estas especies se comparten con la SBCr, pero sólo *Plumeria rubra* y *Hechtia rosea* lo son con la SBCs. Cabe mencionar que *Pilea microphylla* (Urticaceae) y *Zephyranthes nelsonii* (Amaryllidaceae) son especies también muy frecuentes en el MX, y que además no se comparten con la SBCr ni con la SBCs, pero que fueron excluidas del análisis por los criterios de muestreo.

La frecuencia alta de las especies mencionadas se traduce en una gran similitud florística hacia el interior del MX. De hecho, la similitud promedio dentro de esta comunidad no fue reproducida por ninguno de los modelos de distribución aleatoria de las especies. En fuerte contraste con esta situación, los valores más bajos en la similitud correspondieron a las comparaciones entre MX con SBCs, las cuales en numerosos casos mostraron a una similitud florística de cero, es decir, una diversidad beta del 100%. El recambio total de especies sólo ocurrió en el caso de comparaciones entre MX con SBCs, aun en comparaciones de cuadros espacialmente muy cercanos y bajo las mismas condiciones climáticas.

El cuadro MX3C1 ejemplifica claramente estas conclusiones, ya que a pesar de contar con sólo ocho especies (cifra que lo hace el menos rico de todos los estudiados) contiene seis de las especies más frecuentes de los MX. Este cuadro presenta similitudes florísticas superiores al 50% con los demás cuadros de MX, independientemente de su ubicación espacial, mientras que presenta una nula similitud con siete de nueve cuadros de SBCs. Los dos cuadros restantes de SBCs presentaron sólo una baja similitud (menor a 5%) con este cuadro (MX3C1), pero los cuadros de SBCs son de los más alejados espacialmente (los del EVX I) y además presentaban una exposición distinta.

El índice de Whittaker mostró que la comunidad con mayor recambio de especies fue la SBCs: Aunque el índice de Whittaker de la SBCs tuvo valores cercanos al encontrado en la SBCr, las diferencias en la riqueza promedio por cuadro determinan la mayor riqueza florística de la SBCs. Por el contrario, de acuerdo con este mismo índice, el MX resultó ser una comunidad muy constante, y con una baja diversidad alfa, lo cual se traduce en una riqueza de especies baja para toda la comunidad. No obstante, la diversidad beta de todo el sistema de estudio fue más del doble que la encontrada para cualquier comunidad por separado.

Este salto en la diversidad beta podría explicarse en términos de las diferencias en la composición de especies que tiene cada comunidad, de manera que cada una de ellas contribuye con un conjunto particular de especies al sistema, haciéndolo muy rico en su totalidad. Así, a pesar de que se presentó en promedio una diversidad alfa global pequeña (ca. de 25 especies por cuadro de 100 m²), el conjunto de 27 muestras incluyó en total a 211 especies, es decir un orden de magnitud mayor. A pesar de la afirmación anterior, existe también un artefacto numérico en el cálculo del índice de Whittaker que es necesario ponderar, ya que la división del total de especies entre el número promedio global produce un valor elevado. Esto se debe a que la inclusión de las muestras de MX produjo una disminución en la riqueza promedio global, la cual fue substancialmente menor al promedio de la SBCs.

En contraposición al patrón general, la baja diversidad beta del MX puede estar relacionada con el carácter fuertemente restrictivo y selectivo de su hábitat. Por esta razón, la entrada a dicha comunidad queda restringida a especies muy tolerantes al estrés hídrico y nutricional y, consecuentemente, existe una gran homogeneidad en la composición florística. Este fenómeno ha sido reportado en algunos otros sistemas rocosos (Porembski *et al.*, 1994; Porembski *et al.*, 1996).

El análisis estadístico del índice de Whittaker, dentro y entre comunidades, sugiere que el gradiente ambiental es el mayor determinante de la diversidad beta del sistema, aunque el efecto de la separación espacial no es despreciable. De acuerdo a este resultado se puede especular que los eventos de colonización y extinción diferenciales son importantes aun a esta escala pequeña, pero que, dada la magnitud del gradiente edáfico, la tolerancia diferencial de las especies al estrés hídrico y a las interacciones biológicas son los mayores determinantes del arreglo espacial de la diversidad.

Los análisis de clasificación reafirman los resultados obtenidos para los índices de similitud, ya que la mayoría de las muestras se agruparon dentro de las comunidades a las que fueron asignadas de acuerdo con criterios fisonómicos y edáficos. En contraste, la separación espacial no parece estar determinando los patrones de agrupamiento de las muestras. En el caso particular de la SBCs, el efecto de la exposición puede ser más importante en la determinación del agrupamiento de las muestras, respecto al de la separación espacial. En estos dendrogramas, el agrupamiento de muestras más cercano al origen fue para las muestras de MX, lo cual es congruente con la alta similitud obtenida para esta comunidad. Por otro lado, la distancia requerida para completar la unión de muestras de SBCs llegó a ser superior a la requerida para agrupar a todas las muestras de SBCr junto con las del MX. Esto indica que la variabilidad interna de la SBCs superó a las diferencias encontradas entre el MX y la SBCr.

Algunas de las muestras no se agruparon conforme su asignación original en una determinada comunidad. Esta situación refleja, por un lado, la independencia de los datos de composición y los de fisonomía y, por el otro, ayuda a descartar la posibilidad de sesgos en el muestreo, al observar que los cuadros más cercanos espacialmente no se hayan necesariamente agrupado inmediatamente uno al otro. Este resultado es un indicador que la separación entre los cuadros pudo disminuir sensiblemente la autocorrelación espacial de las muestras.

5.6. Modelos de distribución aleatoria de las especies

El análisis de clasificación para los datos observados con el método de Ward y utilizando el complemento del índice de Sørensen, produjo un dendrograma donde se reconocieron tres grandes grupos (Fig. 15, A). Una característica de la secuencia de unión es que la SBCr y el MX se agruparon primero entre sí, respecto a la SBCs; además, las distancias de unión entre las muestras de las comunidades xerófitas fueron más bajas. Este patrón es consistente con los otros dos análisis de clasificación realizados (Fig. 14), y en ningún caso pudo ser reproducido por los modelos de distribución aleatoria de las especies.

Cada modelo produjo un dendrograma único; no obstante, se reconocieron dos características que permiten explicar los patrones de agrupación observados en las clasificaciones de los datos generados al azar. La primera es que la similitud generada por las comunidades aleatorias es directamente proporcional al número de especies de las muestras. Esta situación sólo se revierte cuando se utiliza un lote base pobre en especies, de forma tal que la proporción entre el número de especies por cuadro entre el total de especies sea mayor. En la naturaleza, el aumento en el número de especies no necesariamente incrementa la similitud, ya que esto depende de la diversidad beta del sistema. La segunda característica se relaciona con el hecho de que la variabilidad en el número de especies por cuadro disminuye la similitud, y al mismo tiempo, genera una mayor variación en las distancias de unión entre las muestras, en comparación con las que se producen cuando se utilizan los números promedio de especies.

En el análisis de clasificación, utilizando el lote base global y el número de especies por comunidad, se obtuvieron también tres grandes grupos como en los datos observados; no obstante, el patrón de unión entre ellos y las distancias de unión entre las muestras fueron completamente distintos al observado en los datos del campo. Esta discrepancia se puede explicar en términos de la similitud escasa obtenida para los MX aleatorios. La baja similitud de los MX produjo que, en el análisis de clasificación para estas muestras, el agrupamiento fuera a una distancia mayor y que su agrupamiento se hiciera lejos del de la SBCr aleatoria. De manera opuesta, las comparaciones de las muestras dentro de los MX observados, donde el número de especies fue menor, fueron las que presentaron la mayor similitud entre sí y por lo tanto son las muestras que se unieron a menor distancia. Este resultado apoya la idea de que los MX observados presentan una baja diversidad beta, y por lo tanto son más similares de lo que se predice bajo estos modelos aleatorios.

En los análisis de clasificación, el uso del lote base encontrado en cada comunidad produjo un agrupamiento de las muestras de manera más homogénea y en grupos bien diferenciados entre sí. Sin embargo, llama la atención que las distancias de unión para la SBCr y para la SBCs aleatorias hayan resultado tan similares. Una explicación para ello se relaciona con el hecho de que la proporción que resulta de la división del número de especies promedio por muestra entre el lote base de su comunidad es la misma para ambas. Si bien esta proporción es la misma, tanto para los datos observados como para las muestras aleatorias, en la naturaleza los valores de similitud son más altos en la SBCr respecto a la SBCs. De igual

manera, la mayor similitud en la SBCr puede explicarse por la alta frecuencia de aparición de sus especies.

Como era de esperarse, la incorporación de restricciones en los modelos, produjo patrones más cercanos a los obtenidos con los datos provenientes del campo. Bajo esta óptica, la incorporación de una función probabilística en la aparición de especies en las muestras, de acuerdo a su frecuencia real, podría incrementar la similitud entre las muestras de una misma comunidad y aumentar las diferencias entre las comunidades xerófitas y la SBCs, generando con ello un modelo más apegado a la realidad. En este sentido, habría un serio cuestionamiento sobre si un modelo nulo debe incorporar la frecuencia de aparición de las especies, ya que se pueden generar tautologías. Esto es debido a que no existe un modelo nulo general de distribución de individuos en una comunidad, por lo que el uso de frecuencias o la incorporación de densidades poblacionales en un modelo de distribución de especies lo asemejaría más a un modelo predictivo que a uno estrictamente nulo.

5.7. El efecto del área en los EVX

Las curvas que relacionan el número de especies acumulado en función del área muestran que para ninguna comunidad se alcanzó una asíntota (Fig. 8). Para el MX el incremento de especies conforme el área ocurre de con una pendiente relativamente baja. En contraste, el incremento de especies en las comunidades arbóreas es considerable, lo cual es un indicador de una gran diversidad beta. La diversidad total para la SBCs es muy superior a la de cada muestra de manera individual, pero las muestras individuales de SBCs son relativamente altas en comparación con las otras comunidades de la región de Nizanda. Por ello y en términos relativos para la flora local, se puede concluir que tanto la diversidad alfa como la beta son grandes, lo cual se traduce en una gran diversidad gamma.

La relación especies área (Fig. 8) muestra que, al escoger de manera aleatoria la muestra inicial, la SBCr presenta una mayor variabilidad en el número de especies, y este patrón se sostiene a lo largo de la curva. Estos resultados refuerzan la idea de que estas comunidades son la más variables del sistema, lo cual no sólo es válido para los datos de composición sino también para los de estructura.

A lo largo del gradiente edáfico, la atribución de la disminución en la diversidad florística exclusivamente al aumento en el rigor ambiental puede enmascarar el efecto de la reducción del área. Debe recordarse que los afloramientos rocosos representan sólo una pequeña fracción del área que ocupa la SBCs. Este simple hecho pone a discusión la causalidad del estrés ambiental como determinante de la disminución de la diversidad. En sentido estricto, el estrés ambiental puede incidir directamente sobre los cambios de formas de crecimiento, de composición y de algunos valores estructurales, pero no necesariamente debe de provocar una disminución de la riqueza de especies hacia los hábitats menos favorables (Waide, 1999). Bajo esta lógica, la disminución del área podría también explicar la disminución en la riqueza de especies de las comunidades xerófilas.

Probablemente una mayor extensión de los afloramientos calcáreos en el área podría aumentar la mayor riqueza de las comunidades xerófilas. No obstante, este razonamiento sólo tiene sentido cuando cada comunidad posee un lote base propio, de modo que el sistema no involucre una disminución anidada de la riqueza de especies. El hecho de que las comunidades rocosas alberguen una flórmula que no representa un subconjunto aleatorio de la flora regional es un fenómeno que ha sido reconocido por algunos autores (Seine *et al.*, 2000). En los EVX de Nizanda cada comunidad tiene su lote base de especies; sin embargo, además del efecto del área existen otras variables que están involucradas en la generación de diversidad en el sistema de estudio. Por ejemplo, los MX presentan tanto la menor área como el menor número de especies, pero además presentan el mayor nivel de fragmentación, ya que incluso dentro de un mismo EVX, los MX pueden estar presentes de manera aislada, separados por una SBCr más continua. Por ello, es posible que el mayor aislamiento de los MX ofrece una explicación al hecho de que la distancia no haya aparecido como un factor causal importante en la diferenciación florística de esta comunidad.

En contraposición al efecto del área, la configuración en forma de archipiélago de los MX compensa en parte el tamaño reducido del área, ya que muchas de sus especies presentan patrones de distribución agregados y son poco frecuentes. Otro factor que permite amortizar el efecto del área es el incremento de la diversidad de los ambientes rocosos hacia mayores altitudes, particularmente en las laderas expuestas hacia norte. Este fenómeno es importante por que sugiere que una evapotranspiración disminuida por efecto de la altitud puede contrarrestar el efecto del estrés que imprime el suelo. El efecto neto parece ser un aumento en la diversidad florística, en particular de las plantas que dependen de la humedad atmosférica más que la del suelo. Estrictamente, bajo la óptica de la relación especies-área, el aumento en el número de especies conforme aumenta la altitud no podría justificarse, ni tampoco ayudaría a explicar porqué esas especies propias de mayores altitudes no colonizan las partes bajas.

Las especies de los afloramientos rocosos que se localizan por encima de los 350 m y que no se han observado en los sitios bajos pertenecen a varias familias, dentro de las que destacan: Araceae (*Anthurium cerrobaulence*, *Monstera* sp.), Asteraceae (*Sinclairia andrieuxii*), Bromeliaceae (*Catopsis morreniana*, *Tillandsia butzii*), Capparaceae (*Gynandropsis speciosa*), Euphorbiaceae (*Euphorbia pteroneura*), Orchidaceae (*Cattleya aurantiaca*, *Epidendrum ciliare*, *Lophiaris oerstedii*, *Maxillaria tenuifolia*, *Pleurothallis digitale*, *Prosthechea livida*), entre otras.

Las especies de los EVX aun cuando presentan características que les permiten enfrentar al estrés hídrico no deben clasificarse como plantas típicas del desierto. Esto es debido a que muchas de las especies de los EVX son más bien plantas que son tolerantes al estrés hídrico del sustrato, pero no a la falta de humedad ambiental, como lo son las plantas epífitas y litófitas de las familias Orchidaceae y Bromeliaceae. La presencia de plantas epífitas en los ambientes rocosos es una característica que ha llamado la atención de los estudiosos de los sistemas rocosos. Esto porque el ambiente epífito y el rocoso no son totalmente similares, y numerosas especies no pueden crecer indistintamente en ambos ambientes (Barthlott y Porembski, 2000b; Biedinger *et al.*, 2000).

Para el MX y la SBCr el tamaño reducido del área aparentemente no está asociado a un régimen de disturbio intenso. Esto se aprecia en que las plantas propias de estas comunidades pueden clasificarse como estrategias "S", es decir, tolerantes al estrés, mientras que las plantas "R" o ruderales no son conspicuas. Como se mencionó, la existencia de un borde más o menos definido y estable entre el MX y la SBCr podría amortiguar algunos de los factores de disturbio y de estrés ambiental propios del MX hacia el interior de la SBCs, como la disminución del daño mecánico del viento y la reducción del paso de la radiación solar al sotobosque. El borde entre estas comunidades está básicamente formado por *Comocladia engleriana* (Anacardiaceae), *Plumeria rubra* (Apocynaceae) y *Pseudosmodium multifolium* (Anacardiaceae).

Las grandes diferencias florísticas de las comunidades xerófilas (MX y SBCr) respecto a la SBCs son un fuerte indicador de que son comunidades que no provienen del mismo lote base de especies. La variación del lote base de especies entre comunidades de una misma área geográfica es un elemento enriquecedor de la diversidad beta, pero también repercute en que la diversidad gamma puede estar constituida de diversidades alfa de origen heterogéneo. Por lo tanto, la diversidad beta puede representar variación en las historias evolutivas de los conjuntos de especies involucradas. Hasta ahora, la diversidad beta no ha sido utilizada como una medida de un posible origen fitogeográfico distinto entre comunidades de una misma localidad, pero da elementos suficientes para generar hipótesis al respecto.

5.8. Importancia de los EVX en el mantenimiento y diversificación de la flora xerófila

De las 211 especies encontradas en el muestreo de los EVX, sólo 54 resultaron ser exclusivas de la vegetación xerófita. No obstante, es difícil discernir si este contingente de especies puede ser considerado como indicador de la existencia de una flora ancestral xerófita. Debido a la inexistencia de datos paleoclimáticos y paleobotánicos para la región de estudio, las conclusiones en ese sentido serán básicamente especulativas. Sin embargo, esto no implica que no se puedan construir hipótesis sobre el papel de los EVX en el mantenimiento y diversificación de la flora xerófila mexicana. Para sustentar lo anterior es necesario incorporar más información que la recabada por el muestreo realizado en este estudio.

Si la vegetación xerófila de Nizanda representa a comunidades relictuales ésta debería de cumplir con al menos tres requisitos. El primero es que las especies del lugar no sean de origen reciente. Una característica que puede indicar que las especies no se hayan formado recientemente en el sitio es que tengan una distribución compartida con otros lugares. Un segundo requisito es que los EVX contengan algunos endemismos, lo cual puede ser considerado como un indicador de ambientes que han mantenido su individualidad durante algún tiempo. En tercer lugar, sería necesario que los EVX presenten plantas que puedan ser consideradas como ancestrales, por ejemplo, que tengan características plesiomórficas.

La vegetación xerófita de Nizanda presenta numerosas especies de amplia distribución geográfica como *Comocladia engleriana* (Anacardiaceae), *Cyrtopodium paniculatum* (Orchidaceae), *Pseudobombax ellipticum* (Bombacaceae), *Pseudosmodium multifolium*

(Anacardiaceae). Sin embargo, existen además especies con distribución restringida; por ejemplo, las que se comparten con el Valle de Tehuacán, como *Echeveria acutifolia* (Crassulaceae) y *Jatropha oaxacana* (Euphorbiaceae). Otras especies se comparten con la vertiente atlántica, como *Beaucarnea recurvata* (Nolinaceae), *Encyclia parviflora* (Orchidaceae) y *Neobuxbaumia scoparia* (Cactaceae). Con la vertiente del Pacífico se comparte *Bursera excelsa* (Burseraceae) junto con otras que crecen en la SBCs.

Existen adicionalmente en la vegetación xerófita algunas especies endémicas, entre las que destacan *Agave nizandensis* (Agavaceae), *Barkeria whartonia* (Orchidaceae) y *Encyclia nizandensis* Pérez-García et Hágsater *sp. nov. ined.* (Orchidaceae). De éstas, sólo *E. nizandensis* parece ser de origen reciente, ya que es posible que tenga un origen híbrido, resultado de la cruce entre *E. parviflora* y *E. papillosa* Ag.-Olav. Pérez García *et al.* (2001), al discutir sobre el grado del endemismo encontrado en la región de Nizanda, concluyeron que este fenómeno debe ser revisado con más información. Hasta ahora los endemismos de Nizanda no han podido ser asociados con algún patrón biogeográfico claro.

La flora de la región de Nizanda es poco conocida, por lo cual sus especies, particularmente las endémicas, han sido excluidas de estudios filogenéticos (i.e. *Agave nizandensis* de las filogenias de Agavaceae). Por ello, sólo se puede recurrir a la interpretación de caracteres morfológicos para determinar si una especie es ancestral o derivada. Definir cuáles son dichos caracteres es quizá el punto más complejo y subjetivo para determinar si la vegetación xerófita de los EVX puede ser considerada como ancestral. Existen especies que pertenecen a grupos ancestrales dentro de sus familias, como *Pereskopsis* en la familia Cactaceae, aunque dentro de este género no es posible conocer si *P. kellermanii* es o no una especie ancestral. Por otro lado, *Agave nizandensis* presenta ciertas características que sugieren ser una especie ancestral para su género. Esto es muy relevante ya que el género *Agave* muestra una gran radiación en México.

El único representante de la familia Fouquieriaceae encontrado en la región de Nizanda corresponde a *Fouquieria formosa*, la cual crece en la vegetación xerófila de la región de estudio. Comparada con otras especies del género (i.e. *F. columnaris* (Kellogg) Kellogg ex Curan, *F. purpusii* Brandegees y *F. splendens* Englem.), *F. formosa* parece tener las características menos desarrolladas para enfrentar a los ambientes xéricos, lo cual puede interpretarse como un indicio de su carácter ancestral, lo cual es particularmente interesante para un género paleo-endémico (Rzedowski, 1962).

En un terreno cárstico muy similar al de Nizanda, en la región de Los Chimalapas a sólo unos cuantos kilómetros de distancia, se encuentra a *Phragmipedium xerophyticum* Soto Arenas, Salazar et Hágsater (Orchidaceae), especie que fue denominada en referencia a las condiciones de su hábitat (Soto *et al.*, 1990). Esta especie es un intermedio entre el género *Phragmipedium*, de distribución centro y sudamericana, y *Paphiopedillum*, el cual es un género del sureste asiático. Por ello, *P. xerophyticum* se ha considerado como una especie muy antigua y permitió el agrupamiento de ambos géneros en uno sólo (*Paphiopedillum*). Este hallazgo, junto con la existencia de especies endémicas en otros afloramientos calcáreos de la

región, como *Beaucarnea sanctomariana* L. Hernández en los Chimalapas (Hernández-Sandoval, 2001), y *Agave guiengola* Gentry en el cerro Guiengola (Torres- Colín, 1989), así como por la presencia de otras especies muy antiguas en la zona, como *Pereskia lychnidiflora*, permiten proponer la hipótesis de que al menos algunos elementos de la flora kárstica regional son bastante antiguos. Particularmente, la presencia de especies consideradas como paleoendémicas es un atributo que ha sido reportado para otras comunidades rocosas (Fleischmann *et al.*, 1996).

De acuerdo con los resultados obtenidos en este estudio, es claro que las comunidades xerófilas de Nizanda están conformadas por un conjunto de especies distintas de las de su entorno inmediato, y que dicho conjunto incluye especies endémicas y ancestrales. Esto tiene implicaciones interesantes, ya que se ha propuesto que parte de la colonización de los desiertos norteamericanos fue a través de la migración de elementos de sur a norte (González-Medrano, 1996). En ese sentido y de acuerdo con la identidad de los géneros y especies encontrados en Nizanda, podría sugerirse que esta vegetación xerófila constituye comunidades relictuales de esta migración ancestral (Pérez-García *et al.*, 2001), o al menos como un modelo de ambiente análogo a aquél bajo el cual pudieron haber evolucionado en climas menos adversos.

La idea de que conjuntos de especies pudieron sobrevivir en refugios relativamente pequeños ante cambios climáticos mayores (Eden, 1974; Meave, 1991, Meave y Kellman, 1994; Kellman *et al.*, 1994) es una mejor alternativa que la hipótesis de los grandes refugios pleistocénicos (Haffer, 1969, 1982), ya que esta última ha sido muy cuestionada (Amorin, 1989). Por ello, independientemente del reducido tamaño de los EVX, las características pancrónicas de los afloramientos calcáreos respecto a la estabilidad climática permiten considerarlos como relictos de vegetación xerófila en un ambiente climático más mesofítico. Particularmente, para las especies no freatofíticas, ya que los EVX parecen no contener plantas xerófitas de suelos más desarrollados o aluviales, como las de los géneros *Castela*, *Cercidium*, *Larrea* y *Prosopis*, algunos de los cuales presentan claramente distribuciones disjuntas entre el centro y norte de México con América del Sur (Rzedowski, 1970). Por ello, para estas plantas es muy probable que los EVX no hayan sido una alternativa en su ruta de migración hacia el norte, y que por el contrario, los géneros neotropicales xerófitos de los EVX se puedan compartir entre México, Centroamérica y América del Sur, como *Agave*, *Bursera*, *Hechtia*, *Mammillaria*, *Tillandsia* y *Yucca* (Rzedowski, 1970).

ESTA TESIS NO SALE
DE LA BIBLIOTECA

5.9. Conclusiones

La conformación de un sistema archipelágico de los EVX, pero con tres comunidades distintas en composición y estructura y en grados de aislamiento, confiere al sistema de estudio una particularidad ecológico-florística notable. Considerando los resultados obtenidos se puede concluir que las tres comunidades estudiadas son distintas entre sí. Esta conclusión se basa en que en términos estructurales los MX son claramente diferentes de las comunidades arbóreas, y en que de acuerdo con su riqueza de especies, los índices de diversidad y de dominancia para la cobertura, así para los análisis de clasificación, las comunidades xerófilas son distintas de la SBCs.

El sistema en conjunto presenta un elevado número de especies (211 en 2,700 m²), donde la diversidad es alta para la SBCs (159 especies en 900 m²), intermedia en la SBCr (107 especies en 900 m²) y baja para el MX (36 especies en 900 m²). Las medidas de diversidad beta muestran que a mayor número de especies el recambio florístico es mayor; sin embargo, la gran diversidad beta global no puede ser explicada por los índices de cada comunidad de manera individual. La coexistencia de tres comunidades diferentes, con conjuntos parcialmente independientes de especies, es el principal determinante de la gran diversidad beta encontrada en el sistema de estudio.

El gradiente ambiental proporciona el mayor recambio florístico del sistema, mientras que la distancia tiene un efecto menor pero variable entre comunidades, ya que la distancia tiene un mayor impacto en las comunidades arbóreas, particularmente en la SBCs, respecto al que tiene sobre el MX. Los matorrales xerófilos parecen desarrollarse en un ambiente muy restrictivo, por lo cual presentan un bajo número de especies y una diversidad beta baja.

El uso de modelos de distribución aleatoria para determinar si la vegetación xerofítica es un subconjunto de la especies de la SBCs resultó de gran utilidad. Los resultados de los modelos nunca igualaron al patrón encontrado en la naturaleza. No obstante, conforme se incrementaron las restricciones en los modelos, los datos aleatorios se acercaron más a los observados en la naturaleza.

De acuerdo con los modelos aleatorios, la selección del lote base de especies puede determinar si una comunidad se considera o no como producto del azar. Por ello, la adecuada selección de un lote base de una comunidad, que no excluya previos eventos selectivos y competitivos, o biogeográficos, es de suma importancia en la actual ecología de comunidades.

El número de especies involucrado en las unidades a comparar puede influir en los resultados que se obtengan en el modelaje de la comunidades. La gran abundancia de especies raras en los sistemas tropicales hace que las comunidades muy ricas puedan parecerse a las seleccionadas al azar. La ponderación de la frecuencia de las especies podría dar mejores resultados para modelar patrones de similitud florística, pero puede eliminar las características aleatorias de los modelos.

Las comunidades xerófilas de los EVX de Nizanda no son un subconjunto aleatorio de las especies de la SBCs. Esto se refleja en la presencia de más de 54 especies exclusivas de los

ambientes rocosos. Además, varias de estas plantas se caracterizan por sus particulares niveles de endemismo y por su posible carácter ancestral. El estudio detallado de los EVX como reservorios de especies xerófilas ante cambios climáticos considerables puede permitir generar nuevas hipótesis sobre el mantenimiento y diversificación de la flora xerófila mexicana.

A pesar de la complejidad de variables del sistema, como los distintos grados de fragmentación entre comunidades, la reducción diferencial del área que éstas ocupan, y de los efectos de disturbio o de exposición de las laderas en la composición de especies, los EVX resultaron ser un buen modelo para estudiar algunos de los determinantes más importantes de la biodiversidad local. Esto, sin duda, repercutirá positivamente en el entendimiento de la gran riqueza biológica de la región istmeña.

6. LITERATURA CITADA

- Acosta-Castellanos, S. 1992. *La Parte Alta de la Cuenca del Río Tehuantepec, Oaxaca: Flora, Comunidades y Relaciones Fitogeográficas*. Tesis de Maestría en Ciencias, Escuela Nacional de Ciencias Biológicas, Instituto Politécnico Nacional. México, D.F. 82 pp.
- Acosta-Castellanos, S. 1995. Introducción a la Fitogeografía de Oaxaca. En: M.A. Vásquez-Dávila (Edit.). *Sociedad y Naturaleza en Oaxaca. La tecnología Agrícola Tradicional*. Pp. 39-47. Instituto Indigenista Interamericano, CONACyT, e Instituto Tecnológico de Oaxaca. Oaxaca.
- Amorin, D.S. 1989. Refuge model simulations: Testing the theory. *Revista Bras. Ent.*, **35**:803-812
- Arita, H. 1997. The non-volant mammal fauna of Mexico: species richness in a megadiverse country. *Biodiversity and Conservation*, **6**:787-795.
- Arita, H. y P. Rodríguez. 2001. Ecología geográfica y la macroecología. En: Llorente-Bousquets, J. y Morrone J.J. (Eds.). *Introducción a la Biogeografía en Latinoamérica: Teorías, Conceptos, Métodos y Aplicaciones*. Pp. 63-80. Las Prensas de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México. México D.F.
- Arrhenius, O. 1921. Species and area. *Journal of Ecology*, **9**:95-99.
- Balvanera, P. 1999. *Diversidad Beta, Heterogeneidad Ambiental y Relaciones Espaciales en una Selva Baja Caducifolia*. Tesis de Doctorado (Ecología). UACPyP, Universidad Nacional Autónoma de México, México, D.F. 119 pp.
- Barreto, D. 2000. *Análisis Ecológico y Distribucional de los Anfibios y Reptiles de la Región de Nizanda, Istmo de Tehuantepec, Oaxaca*. Tesis de Licenciatura (Biología). Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México. México, D.F.
- Barthlott, W. y S. Porembski. 2000a. Why study inselbergs? En S. Porembski y W. Barthlott (Eds.). *Inselbergs*. Pp. 1-6. Ecological Studies, Vol. 146. Springer-Verlag Berlin Heidelberg.
- Barthlott, W. y S. Porembski. 2000b. Vascular plants on inselbergs: Systematic overview. En S. Porembski y W. Barthlott (Eds.). *Inselbergs*. Pp. 103-116. Ecological Studies, Vol. 146. Springer-Verlag Berlin Heidelberg.
- Biedinger, N., S. Porembski y W. Barthlott. 2000. Vascular plants on Inselbergs: Vegetative and reproductive strategies. En S. Porembski y W. Barthlott (Eds.). *Inselbergs*. Pp. 115-142. Ecological Studies, Vol. 146. Springer-Verlag Berlin Heidelberg.
- Bisby, F.A. 1995. Characterization of biodiversity. En: V.H. Heywood y R.T. Watson (Eds.). *Global Biodiversity Assessment*. Pp. 21-106. UNEP. Cambridge University Press. Cambridge.

- Bongers, F., J. Popma, J. Meave del Castillo y J. Carabias. 1988. Structure and floristic composition of the lowland rain forest of Los Tuxtlas, Mexico. *Vegetatio*, **74**:55-80.
- Bowman, D.M. 1996. Diversity patterns of woody species on a latitudinal transect from the monsoon tropics to desert in the Northern Territory, Australia. *Australian Journal of Botany*, **44**:571-580.
- Bravo, H. y T. MacDougall. 1958. Revisión del género *Neodawsonia*. *Anales del Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México*, **29**:73-87.
- Brown, J.H. 1995. *Macroecology*. The University of Chicago Press. Chicago, 269 pp.
- Brualdi R.A. y J.G. Sanderson. Nested species subsets, gaps, y discrepancy. *Oecologia*, **119**:256-264.
- Buckland, S.M., J.P. Grime, J.G. Hodgson y K. Thompson. 1997. A comparison of plant responses to the extreme drought of 1995 in northern England. *Journal of Ecology*, **85**: 875-882.
- Cabido, M., A. Acosta y S. Díaz. 1990. The vascular flora and vegetation of granitic outcrops in the upper Cordoba mountains, Argentina. *Phytocoenologia*, **19**:267-281.
- Campos-Villanueva, A., L. Cortés, P. Dávila, A. García, J. Reyes, G. Toriz, L. Torres y R. Torres. 1992. *Plantas y Flores de Oaxaca*. Cuaderno 18. Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México. México, D.F. 62 pp.
- Cano-Santana, Z. y J. Meave, 1996. Sucesión primaria en derrames volcánicos: el caso del Xitle. *Ciencias*, **41**:58-68.
- Casas-Andreu, G., F.R. Méndez-De la Cruz y J.L. Camarillo. 1996. Anfibios y Reptiles de Oaxaca. Lista, distribución y conservación. *Acta Zoológica Mexicana*, **69**:1-35.
- Cervantes, F.C. y L. Yépez-Mulia. 1995. Species richness of mammals from the vicinity of Salina Cruz, Coastal Oaxaca, Mexico. *Anales del Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México, Serie Zoológica*, **66**:113-122.
- Chazdon, R.L., R.K. Colwell y J.S. Denslow. 1999. Tropical Tree Richness and Resource-Based Niches. *Science* **285**:1459a.
www.sciencemag.org/cgi/content/full/285/5433/1459a
- Chelton, D.B., M.H. Freilich y S.K. Esbensen. Sin fecha. Satellite observations of the wind jets off Central America. Oregon State University.
(<http://www.oce.orst.edu/po/research/windjets/index.html>)
- Chiarucci, A. 1994. Successional pathway of Mediterranean ultramafic vegetation in central Italy. *Acta Botanica Crotatica*, **53**:93-94.
- Coleman, B.D. 1981. On random placement and species-area relations. *Mathematical Bioscience*, **54**:191-215.

- Colwell, R.K. 2001. EstimateS: Statistical Estimation of Species Richness and Shared Species from Samples (Software and Online User's Guide, actualizada el 7 marzo), Version 6.0b1 <http://viceroy.eeb.uconn.edu/estimates>
- Connor, E.F. y E.D. McCoy. 1979. The statistics and biology of the species-area relationship. *The American Naturalist*, **113**:791-833.
- Crowther, J. 1982. Ecological observations in a tropical karst terrain, West Malaysia. I. Variations in topography, soils and vegetation. *Journal of Biogeography*, **9**:65-78.
- Cutak, L. 1951. A new dwarf mexican *Agave*. *Cactus and Succulent Journal (US)*, **23**:143-145.
- Cutler, A. 1991. Nested faunas and extinction in fragmented habitats. *Conservation Biology*, **5**:496-505
- Danin, A. 1999. Sandstone outcrops: a major refugium of Mediterranean flora in the xeric part of Jordan. *Israel Journal of Plant Science*, **47**:179-187.
- Darwin, C. 1859. El Origen de las Especies. Tercera edición (1989). Editorial Porrúa. México D.F. 377 pp.
- DeVries, P.J., D. Murray y R. Lande. 1997. Species diversity in vertical, horizontal and temporal dimensions of a fruit-feeding butterfly community in an Ecuadorian rainforest. *Biological Journal of the Linnean Society*, **62**:343-364.
- Dorrstock, S., S. Porembski, y W. Barthlott. 1996. Ephemeral flush vegetation on inselbergs in the Ivory Coast. *Candollea*, **51**:407-419.
- Duellman, W.E. 1960. A distributional study of the amphibians of the Isthmus of Tehuantepec, Mexico. *University of Kansas Publications*, **13**:19-72.
- Dunphy, B.K., P.G. Murphy y A. Lugo. 2000. The tendency of trees to be multiple-stemmed in tropical and subtropical dry forests: Studies of Guanica Forests, Puerto Rico. *Tropical Ecology*, **41**:161-167.
- Durán, E, J. Meave, E.J. Lott y G. Segura. En preparación. Structure and diversity in a tropical deciduous forest landscape at Chamela, Mexico.
- Eden, M.J. 1974. Paleoclimatic influences and the development of savanna in southern Venezuela. *Journal of Biogeography*, **1**:95-109.
- Ehrendorfer, F. 1962. Cytotaxonomische Beiträge zur Genese der mitteleuropäischen Flora und Vegetation. *Ber. Deutsch. Botan. Ges.* **75**:137-152. Citado en: J. Mayor. Endemism: a botanical perspective. En: A. Myers y P.S. Giller. 1988. *Analytical Biogeography*. Chapman and Hall.
- Ezcurra, E., R.S. Felger, A.D. Russell y M. Equihua. 1998. Freshwater islands in a desert sand sea: the hydrology, flora, and phytogeography of the Gran Desierto oases of Northwestern Mexico. *Desert Plants*, **9**:35-44, 55-63

- Fleischmann, K., S. Porembski, N. Biedinger y W. Barthlott. 1996. Inselbergs in the sea: vegetation of granite outcrops on the islands of Mahe, Praslin and Silhouette (Seychelles). *Bulletin of the Geobotanical Institute*, **62**:61-74.
- Forman, R.T. 1995. Some general principles of landscape and regional ecology. *Landscape Ecology*, **10**:133-142.
- Galland, P. 1982. Etude de la vegetation des pelouses alpines au Parc National Suisse, Tesis, Universidad Neuchatel. Citado en: J. Mayor. Endemism: a botanical perspective. En: A. Myers y P.S. Giller. 1988. *Analytical Biogeography*. Chapman and Hall.
- García, E. 1988. *Modificaciones al Sistema de Clasificación Climática de Köppen*. 4ta edición. Editado por la autora. México D.F. 217 pp.
- García, E. 1989. *Apuntes de climatología*. 6ta edición. Editado por la autora. México D.F. 155 pp.
- García-Mendoza, A. y R. Torres-Colín. 1999. Estado actual del conocimiento sobre la flora de Oaxaca, México. En: M.A. Vásquez Dávila (Editor). *Sociedad y Naturaleza en Oaxaca 3*. Pp. 50-86. Instituto Tecnológico Agropecuario de Oaxaca. Oaxaca.
- Gaston, K.J. 2000. Global patterns in biodiversity. *Nature*, **405**:220-227.
- Gentry, A. 1995. Diversity and floristic composition of neotropical dry forests. En S.H. Bullock, H.A. Mooney y E. Medina (Eds.). *Seasonally Dry Tropical Forests*. Pp. 146-194. Cambridge University Press. Cambridge.
- Givnish, T.J. 1999. On the causes of gradients in tropical tree diversity. *Journal of Ecology*, **87**:193-210.
- Goldman, E.A. 1951. Biological Investigations in Mexico. *Smithsonian Misc. Col.*, **115**:1-476.
- González-Medrano, F. 1996. Algunos aspectos de la evolución de la vegetación de México. *Boletín de la Sociedad Botánica de México*, **58**:129-136.
- González-Medrano, F. y G. Hernández Mejía, 1998. Las dolinas de Tamaulipas. *Ciencias*, **50**:56-58
- González-Medrano, F. y F. Chiang. 1988. Diversidad florística y fitogeografía de las zonas áridas del centro y del sur de México. *Simposio sobre Diversidad Biológica de México*. Pp. 20-21. Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México. México, D.F.
- Gotelli, N.J. 1994. *A Primer of Ecology*. Sinauer Associates, Inc. Sunderland, 206 pp.
- Gotelli N.J. y R.K. Colwell. 2001. Quantifying biodiversity: procedures and pitfalls in the measurement and comparison of species richness. *Ecology Letters*, **4**:379-391.
- Gotelli, N.J. y G.R. Graves. 1996. *Null Models in Ecology*. Smithsonian Institution Press, Washington, DC.

- Gray, J.S. 2000. The measurement of marine species diversity, with an application to the benthic fauna of the Norwegian continental shelf. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, **250**:23-49.
- Groeger, A. y W. Barthlott. 1996. Biogeography and diversity of the inselberg (Laja) vegetation of southern Venezuela. *Biodiversity Letters*, **3**:165-179.
- Haffer, J. 1982. General aspects of the refuge theory. En G.T. Prance (Ed.). *Biological Diversification in the Tropics*. pp. 6-24. Columbia University Press. Nueva York.
- Halffter, G. y E. Ezcurra. 1992. ¿Qué es la biodiversidad? En: G. Halffter (Ed.). *La Diversidad Biológica de Iberoamérica. I*. Pp. 3-24. Instituto de Ecología A.C. Xalapa.
- Haila, Y. 1990. Toward an ecological definition of an island: a northwest European perspective. *Journal of biogeography*, **17**:561-568.
- Hallé, F., R.A. Oldeman y P.B. Tomlinson. 1978. *Tropical Trees and Forests. An Architectural Analysis*. Springer-Verlag, Berlin-Heidelberg-Nueva York. 441 pp.
- Heijnis C.E., A.T. Lombart, R.M. Cowling y P.G. Desmet. 1999. Picking up the pieces: a biosphere framework for a fragmented landscape: the coastal lowlands of the Western Cape, South Africa. *Biodiversity and Conservation*, **8**:471-496.
- Hernández Sandoval, L. 2001. *Beaucarnea sanctomariana* (Nolinaceae), a new micro-endemic species of ponytail palm from the Isthmus of Tehuantepec, Oaxaca, Mexico. *Novon* **11**:50-53
- Heywood, V.H. e I. Baste. 1995. Introduction. En: V.H. Heywood y R.T. Watson (Eds.). *Global Biodiversity Assessment*. Pp. 1-19. UNEP. Cambridge University Press. Cambridge.
- Hubbell, S.P. 1999. Tropical Tree Richness and Resource-Based Niches. *Science* **285**:1459a. www.sciencemag.org/cgi/content/full/285/5433/1459a
- Ibarra-Manríquez, G., J.L. Villaseñor y R. Durán. 1995. Riqueza de especies y endemismos del componente arbóreo de la Península de Yucatán, México. *Boletín de la Sociedad Botánica de México*. **57**:49-77.
- Ibisch, P.L., G. Rauer, D. Rudolph y W. Barthlott. 1995. Floristic, biogeographical aspects of Pre-Cambrian rock outcrops (inselbergs) in eastern Bolivia. *Flora (Jena)*, **190**:299-314.
- INEGI [Instituto Nacional de Estadística, Geografía e Informática]. 1981. *Juchitán E15-10 D15-1, Escala 1:250,000*. Carta topográfica. México, D.F.
- INEGI. 1988a. *Ciudad Ixtepec E15 C63, Escala 1:50,000*. Carta topográfica. México, D.F.
- INEGI. 1988b. *Santo Domingo E15 C64, Escala 1:50,000*. Carta topográfica. México, D.F.
- Jandel Corp. 1992. SigmaStat for Windows. Versión 1.0. San Rafael, California.
- Janzen, D.H. 1983. No park is an island: increase in interference from outside as park size decreases. *Oikos*, **41**:402-410.

- Jáuregui, E. 1984. El clima de Salina Cruz, Oax. En: *El Puerto Industrial de Salina Cruz, Oaxaca*. Seminario Franco-Mexicano, Julio, 1982. Instituto de Geografía Universidad Nacional Autónoma de México y Centro de Investigaciones y Documentación de América Latina (CREDAL/CNRS). México, D.F. 187 pp.
- Kappelle, M., P.A. Peer y R.A. De Vries. 1995. Changes in diversity along a successional gradient in a Costa Rican upper montane *Quercus* forest. *Biodiversity and Conservation*, 4:10-34.
- Kellman, M. 1984. Synergistic relationships between fire and low soil fertility in Neotropical savannas: a hypothesis. *Biotropica*, 16:158-160.
- Kellman, M., R. Tackaberry, N. Brokaw y J. Meave. 1994. Tropical gallery forests. *Research & Exploration*, 10:92-103.
- Kelly, B.J., J. Bastow Wilson y A.F. Mark. 1989. Causes of the species-area relation: a study of islands in lake Manapouri, New Zealand. *Journal of Ecology*, 77:1021-1028.
- Kent M. y P. Coker. 1992. *Vegetation Description and Analysis: A Practical Approach*. Belhaven Press. Londres. 363 pp.
- Kikkawa, J. 1997. Biogeographic Patterns of avian diversity in Australia. En: T. Abe, A.A. Levin, y M.H. Higashi (Eds.). *Biodiversity. An Ecological Perspective*. pp. 9-20. Springer-Verlag.
- Kitayama, K. 1996. Patterns of species diversity on an oceanic versus a continental island mountain. A hypothesis on species diversification. *Journal of Vegetation Science*, 7:879-888.
- Kobe, R.K. 1999. Tropical Tree Richness and Resource-Based Niches. *Science* 285:1459a. www.sciencemag.org/cgi/content/full/285/5433/1459a
- Kunin, W.E. 1997. Sample shape, spatial scale and species counts: implications for reserve desing. *Biological Conservation*, 82:369-377.
- Lazcano-Sahagún, C. 1984. Las formas kársticas del área de La Florida en la Sierra Gorda de Querétaro. Instituto de Geografía, Universidad Nacional Autónoma de México, México. *Serie Varia T.* 1(9). 123 pp.
- Lebrija-Trejos, E. 2001. *Análisis Estructural de la Vegetación Ribereña en la Región de Nizanda, Oaxaca, México*. Tesis de licenciatura (Biología), Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México, México, D.F. 133 pp.
- Lorence, D.H. y A. García-Mendoza, 1989. Oaxaca, Mexico. En: D.G. Campbell y H.D. Hammond (Eds.). *Floristic Inventory of Tropical Countries: The Status of Plant Systematics, Collections, and Vegetation, Plus Recommendations for the Future*. Pp. 253-269. New York Botanical Garden. Nueva York.

- Lott, E.J. y T.H. Atkinson. En prensa. Biodiversidad y Fitogeografía de Chamela-Cuitxmala, Jalisco. En: F.A. Nogra, J. Vega y M. Quesada (Eds.). *Historia Natural de Chamela*. Instituto de Biología. Universidad Nacional Autónoma de México, México, D.F.
- Lott, E.J., S.H. Bullock, y J.A. Solis Magallanes. 1987. Floristic diversity and structure of upland and arroyo forests of coastal Jalisco. *Biotropica*, **19**:228-235.
- MacArthur, R.H. y E.O. Wilson. 1967. *The Theory of Island Biogeography*. Princeton University Press, Princeton. 203 pp.
- MacArthur, R.H. 1972. *Geographical Ecology: Patterns in the Distribution of Species*. Princeton University Press, Princeton. 269 pp.
- Macedo, M. y G.T. Prance. 1978. Notes on the vegetation of Amazonia II. The dispersal of plants in Amazonian white sand campinas: the campina as functional islands. *Brittonia*, **30**:203-215.
- Magurran, A.E. 1988. *Ecological Diversity and Its Measurement*. Princeton University Press. Princeton. 179 pp.
- Matuda, E. 1959. Nuevas especies *Anthurium* de Oaxaca. *Boletín de la Sociedad Botánica de México*, **24**:35-38.
- Meave, J.A. 1991. *Maintenance of Tropical Rain Forest Plant Diversity in Riparian Forests of Tropical Savannas*. Tesis de Doctorado. York University. Toronto, 282 pp.
- Meave, J. y M. Kellman. 1994. Maintenance of rain forest plant diversity in tropical riparian forest fragments: implications for species conservation during Pleistocene drought. *Journal of Biogeography*, **21**:121-135.
- Meave, J. y E.A. Pérez-García. 2000. *Estudio de la diversidad florística de la región de Nizanda, Istmo de Tehuantepec, Oaxaca* (Proyecto L085). Informe final inédito presentado a la CONABIO. Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México. México, D.F.
- Mehta, J.P., S.C. Tiwari y B.S. Bhandari. 1997. Phytosociology of woody vegetation under different management regimes in Garhwal Himalaya. *Journal of Tropical Forest Science*, **10**:24-34.
- Meirelles, S.T., V.R. Pivello y C.A. Oly. 1999. The vegetation of granite rock outcrops in Rio de Janeiro, Brazil, and the need for its protection. *Environmental Conservation*, **26**:10-20.
- Miranda, F. y E. Hernández-X. 1963. Los tipos de vegetación en México y su clasificación. *Boletín de la Sociedad Botánica de México*, **28**: 29-179.
- Mooney H.A., S. Bullock y E. Medina. 1995. Introduction. En S.H. Bullock, H.A. Mooney y E. Medina. *Seasonally Dry Tropical Forests*. Pp. 1-8. Cambridge University Press. Cambridge.

- Mourelle, C. y E. Ezcurra. 1997. Differentiation diversity of Argentine cacti and its relationship to environmental factors. *Journal of Vegetation Science*, **8**:547-558.
- Mueller-Dombois, D. y H. Ellenberg. 1974. Aims and Methods of Vegetation Ecology. John Wiley & Sons. E.U.A. 547 pp.
- Murphy, P.G. y A.E. Lugo. 1986. Ecology of tropical dry forest. *Annual Review of Ecology and Systematics*, **17**:67-88.
- Ogden, J. 1997. Biogeography and forest biodiversity in New Zealand. *New Zealand Forestry*, **42**:8-14.
- Owens, M.K., R.B. Wallace y S.R. Archer. 1995. Landscape and microsite influences on shrub recruitment in a disturbed semi-arid *Quercus-Juniperus* woodland. *Oikos*, **74**:493-502.
- Palvetic, Z. y I. Trinajstić. 1997. Rocky plant vegetation of the ass. Campanulo-Centaureetum dalmaticae H-ic (1934) 1939 (Centaureo-Campanulion H-ic) (1934) on the Island of Cres (Croatia). *Periodicum-Biologorum*, **99**:441-443.
- Pérez-García, E.A. 1993. *Arquitectura Vegetal en Epidendrum L. (Orchidaceae)*. Tesis de Licenciatura (Biología). Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México. México, D.F. 83 pp.
- Pérez-García, E.A., C. Gallardo y J. Meave. 1998a. Floristic differentiation within and between xerophytic habitat islands in a seasonally dry forest region. Abstracts of the 1998 Annual Meeting of the Association for Tropical Biology and 49th Annual Meeting of the American Institute of Biological Sciences, Baltimore, Maryland, agosto 2-6, 1998.
- Pérez-García, E.A., J. Meave y C. Gallardo. 2001. Vegetación y flora de la región de Nizanda, Istmo de Tehuantepec, Oaxaca. *Acta Botanica Mexicana*, **56**:19-88.
- Porembski, S. 1996. Notes on the vegetation of Inselbergs of Malawi. *Flora (Jena)*, **191**:1-8.
- Porembski, S., W. Barthlott, S. Doerrstock y N. Biedinger. 1994. Vegetation of rock outcrops in Guinea: granite inselberg, sandstone table mountain and ferricretes - remarks on species number and endemism. *Flora (Jena)*, **189**:315-326.
- Porembski, S. y G. Brown. 1995. The vegetation of inselbergs in the Comoe National Park (Ivory Coast). *Candollea*, **50**:351-365.
- Porembski, S., G. Brown y W. Barthlott. 1995. An inverted latitudinal gradient of plant diversity in shallow depression on Ivorian inselbergs. *Vegetatio*, **117**:151-163.
- Porembski, S., E. Fischer y N. Biedinger. 1997a. Vegetation of inselbergs, quartzitic outcrops and ferricretes in Rwanda and eastern Zaire (Kivu). *Bulletin du Jardin Botanique National de Belgique*, **66**:81-99.
- Porembski, S., G. Martinelli, R. Ohlemueller y W. Barthlott. 1998. Diversity and ecology of saxicolous vegetation mats on inselbergs in the Brazilian Atlantic rainforest. *Diversity and Distributions*, **4**:107-119.

- Porembski, S., R. Seine y W. Barthlott. 1997b. Inselberg vegetation and the biodiversity of granite outcrops. *Journal of the Royal Society of Western Australia*, **52**:503-522.
- Porembski, S., J. Szarzynski, J.P. Mund y W. Barthlott. 1996. Biodiversity and vegetation of small-sized inselbergs in a West African rain forest (Taï, Ivory Coast). *Journal of Biogeography*, **23**:47-55.
- Primack, R.B. 1993. *Essentials of Conservation Biology*. Sinauer Associates, Inc. Sunderland. 564 pp.
- Qian, H., K. Klinka y G.J. Kayahara. 1998. Longitudinal patterns of plant diversity in the North American boreal forest. *Plant Ecology*, **138**:161-178.
- Quinn, J.F. y S.P. Harrison. 1988. Effects of habitat fragmentation and isolation on species richness: evidence from biogeographic patterns. *Oecologia*, **75**:132-140.
- Radis, R. 1997-98. Plants of rocky places. *New Jersey Audubon*, **23**:21-23.
- Rau-Jamie, R., C. Zuleta, A. Gantz, F. Saiz, A. Cortés, L. Yates, A. Spotorno y E. Couve. 1998. Biodiversity of arthropods and terrestrial vertebrates of the Chile's Norte Grande. *Revista Chilena de Historia Natural*, **71**:527-554.
- Ribeiro, T.K. y G. Fernandes. 2000. Patterns of abundance of a narrow endemic species in a tropical and infertile montane habitat. *Plant Ecology*, **147**:205-217.
- Ricklefs R.E. y D. Schluter. 1993. Species diversity: regional and historical influences. En: R.E. Ricklefs y D. Schluter (Eds.). *Species Diversity in Ecological Communities. Historical and Geographical Perspectives*. Pp. 350-363. The University of Chicago Press. Chicago.
- Rodrigo-Álvarez, L. 1994. *Geografía General del Estado de Oaxaca*. Carteles Editores. Oaxaca. 456 pp.
- Rosenzweig, M.L. 1997. *Species diversity in space and time*. Cambridge University Press. Cambridge. 436 pp.
- Rzedowski, J. 1954. Vegetación del Pedregal de San Ángel (Distrito Federal, México). *Anales de la Escuela Nacional de Ciencias Biológicas*, **8**:59-129.
- Rzedowski, J. 1962. Contribuciones a la fitogeografía florística e histórica de México I. Algunas Consideraciones acerca del elemento endémico en la flora mexicana. *Boletín de la Sociedad Botánica de México*, **27**:52-65.
- Rzedowski, J. 1970. Geographical relationships of the flora of Mexican dry regions. En: *Vegetation and Vegetational History of Northern Latin America*. Pp. 61-72. Elsevier Scientific Company. Amsterdam.
- Rzedowski, J. 1978. *Vegetación de México*. Editorial Limusa. México, D.F. 432 pp.
- Rzedowski, J. 1991. Diversidad y orígenes de la flora fanerogámica de México. *Acta Botánica Mexicana*, **14**:3-21.

- Rzedowski, J. y R. Palacios-Chávez. 1977. El bosque de *Engelhardtia (Oreommunea) mexicana* en la región de la Chinantla (Oaxaca, México). Una reliquia del Cenozoico. *Boletín de la Sociedad Botánica de México*, 36:93-127.
- Sarukhán, J., J. Soberón y J. Larson-Guerra. 1996. Biological conservation in a high beta-diversity country. En: F. di Castri y T. Younés (Eds.). *Biodiversity, Science and Development: Towards a New Partnership*. Pp. 246-262. CAB International.
- Seine, S., S. Porembski y U. Becker. 2000. Phytogeography. En S. Porembski y W. Barthlott (Eds.). *Inselbergs*. Pp. 435-449. Ecological Studies, Vol. 146. Springer-Verlag Berlin Heidelberg.
- Siebe, C., R. Jahn y K. Stahr. 1996. *Manual para la Descripción y Evaluación Ecológica de Suelos en el Campo*. Sociedad Mexicana de la Ciencia del Suelo, A.C. Pub. Esp. 4. México, D.F. 57 pp.
- Silva M.F.F., R.S. Secco y M.G.A. Lobo. 1996. Ecological aspects of the tropical scrub vegetation on rocky outcrops of the Serra dos Carajas, state of Para, Brazil. *Acta Amazonica*, 26:17-44.
- Simberloff, D. y B. Levin. 1985. Predictable sequences of species loss with decreasing island area-land birds in two archipelagoes. *New Zeland Journal of Ecology*, 8:1-20.
- Smit, C.M., G.J. Bredenkamp, N. van Rooyen, A.E. van Wyk y J.M. Combrinck. 1997. Vegetation of the Witbank Nature Reserve and its importance of threatened Rocky Highveld Grassland. *Koedoe*, 40:85-104
- Soto-Arenas, M.A. 1993. *Barkeria melanocaulon* y *Barkeria whartoniana*. *Orquidea (Méx.)*, 13:233-244.
- Soto, M.A., G.A. Salazar y E. Hágsater. 1990. *Phragmipedium xerophyticum*, una nueva especie del sureste de México. *Orquidea (Méx.)*, 12:1-10.
- Southwood, T.R.E. 1978. *Ecological Methods, With Particular Reference to the Study of Insect Populations*. Chapman & Hall, Londres. 524 pp.
- SPP [Secretaría de Programación y Presupuesto]. 1981. *Atlas Nacional del Medio Físico*. México, D.F. 223 pp.
- SPP. 1984a. *Carta de Efectos Climáticos Regionales Mayo-Octubre. Juchitán E15-10 D15-1, Escala 1:250,000*. México, D.F.
- SPP. 1984b. *Carta de Efectos Climáticos Regionales Noviembre-Abril. Juchitán E15-10 D15-1, escala 1:250,000*. México, D.F.
- StatSoft, Inc. 1995. STATISTICA for Windows. Tulsa.
- Steyermark, J.A. 1986. Especiation and endemins in the flora of the Venezuelan tepuis. En: F. Vuilleumier y M. Monasterio (Eds.). Pp. 317-344. *High Altitude Tropical Biogeography*. Oxford University Press, Oxford.

- Colwell, R.K. 2001. EstimateS, Version 6.0b1. Programa de cómputo. University of Connecticut. <http://viceroy.eeb.uconn.edu/estimates>
- Szarzynski, 2000. Xeric islands: environmental conditions on inselbergs. En S. Porembski y W. Barthlott (Eds.). *Inselbergs*. Pp. 37-48. Ecological Studies, Vol. 146. Springer-Verlag Berlin Heidelberg.
- Tansley, A.G. 1935. The use and abuse of vegetational concepts and terms. *Ecology*, **16**:284-307.
- Torres-Colín, L.M. 1989. *Estudio Florístico y Descripción de la Vegetación del Cerro Guiengola, en el Istmo de Tehuantepec, Oaxaca*. Tesis de Licenciatura (Biología). Escuela Nacional de Estudios Profesionales Iztacala, Universidad Nacional Autónoma de México. Iztacala. 81 p.
- Torres-Colín, R., L. Torres-Colín, P. Dávila-Aranda y J.L. Villaseñor-Ríos 1997. *Listados Florísticos de México XVI. Flora del Distrito de Tehuantepec, Oaxaca*. Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México. México, D.F. 68 pp.
- Turner, M.G. 1989. Landscape ecology: The effect of pattern on process. *Annual Review of Ecology and Systematics*, **20**:171-197.
- Valle-Doménech, J.A. 2000. *Análisis Estructural de Una Hectárea de Selva Alta Perennifolia en el Monumento Natural Yaxchilán (Chiapas) México*. Tesis de Licenciatura (Biología). Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México. México D.F. 99 pp.
- Watson, D.M. y T. Peterson. 1999. Determinants of diversity in a naturally fragmented landscape: humid montane forest avifaunas of Mesoamerica. *Ecography*, **22**:582-589.
- Williams, C.B. 1943. Area and number of species. *Nature*, **152**:264-267.
- Wilson, M.V. y A. Shmida. 1984. Measuring beta diversity with presence-absence data. *Journal of Ecology*, **72**:1055-1064.
- Whittaker, R.H. 1960. Vegetation of the Siskiyou Mountains, Oregon and California. *Ecological Monographs*, **30**:279-338.
- Whittaker, R.H. 1972. Evolution and measurement of species diversity. *Taxon*, **21**:213-251.
- Wright D.H. y B.D. Patterson. A comparative analysis of nested subset patterns of species composition. *Oecologia*, **113**:1-20.
- Wright D.H. y J.H. Reeves. 1992. On the meaning and measurement of nestedness of species assemblages. *Oecologia*, **92**:416-428.
- Wright D.H. y B.D. Patterson. 1998. A comparative analysis of nested subset patterns of species composition. *Oecologia*, **113**:1-20
- Yodzis, P. 1993. Environment and trophodiversity. En: R.E. Ricklefs y D. Schluter (Eds.). *Species Diversity in Ecological Communities. Historical and Geographical Perspectives*. Pp. 26-38. The University of Chicago Press. Chicago.

- Zar, J.H. 1999. *Biostatistical Analysis*. Fourth Edition. Prentice Hall. Upper Saddle River, New Jersey. 663 pp.
- Zhang, W. 1998. Changes in species diversity and canopy cover in steppe vegetation in Inner Mongolia under protection from grazing. *Biodiversity and Conservation*, 7:1365-1381.

APÉNDICE I

Listado de las especies y morfoespecies encontradas en 27 cuadros de 10 × 10 m de los enclaves de vegetación xerofítica de Nizanda, municipio de Asunción Ixtaltepec, Oaxaca.

MAGNOLIOPSIDA

ACANTHACEAE

Carlowrightia arizonica A. Gray
Elytraria imbricata Pers.
Holographis leticiiana T. F. Daniel
Jacobinia Sp 1
Ruellia inundata Kunth
Siphonoglossa sessilis (Jacq.) D. Gibson
 Acanthaceae Sp 3
 Acanthaceae Sp 5
 Acanthaceae Sp 6

AMARANTHACEAE

Lagrezia monosperma (Rose) Standl.
Iresine aff. *interrupta* Benth

ANACARDIACEAE

Comocladia engleriana Loes.
Pseudosmodingium multifolium Rose
Spondias Sp 1
Spondias Sp 2

ANNONACEAE

Annona scumosa L.
 Annonaceae Sp 2

APOCYNACEAE

Plumeria rubra L. f. *acutifolia* (Poir.)
 Woodson
Stemmadenia obovata (Hook. et Arn.) K.
 Schum.
Thevetia plumeriifolia Benth.
 Apocynaceae Sp 1
 Apocynaceae Sp 2

ASTERACEAE

Koanophyllon solidaginoides (Kunth) R. M.
 King et H. Rob.

Montanoa tomentosa Cerv. subsp.
microcephala (Sch. Bip.) V.A. Funk
Porophyllum punctatum (Mill.) S.F. Blake
Roldana eriophylla (Greenm.) H. Rob et
 Brettell
 Asteraceae Sp 2
 Asteraceae Sp 3

BIGNONIACEAE

Arrabidaea floribunda (Kunth) Loes.
Tabebuia impetiginosa (Mart ex DC.) Standl.
 Bignoniaceae Sp 1
 Bignoniaceae Sp 2
 Bignoniaceae Sp 4

BOMBACACEAE

Ceiba parviflora Rose
Ceiba grandiflora Bartlett
Pseudobombax ellipticum (Kunth) Dugand

BORAGINACEAE

Bourreria purpusii Brandege
Cordia dentata Poir.
Cordia inermis (Mill.) I.M. Johnst.
 Boraginaceae Sp 1

BURSERACEAE

Bursera aff. *cinerea* Engl.
Bursera excelsa (Kunth) Engler
Bursera schlechtendalii Engl.
Bursera simaruba (L.) Sarg.
Bursera Sp 5

CACTACEAE

Acanthocereus horridus Britton et Rose
Cephalocereus nizandensis (Bravo et
 MacDoug.) Buxb.
Mammillaria albilanata Backeb.

Mammillaria voburnensis Scheer var.
collinsii (Britton et Rose) Repp.
Neobuxbaumia scoparia (Poselg.) Backeb.
Nopalea karwinskiana (Slam-Dyck) K.
 Schum.
Opuntia puberula Pfeiff.
Pachycereus pecten-aboriginum (Engelm.)
 Britton et Rose
Pereskopsis kellermani Rose
Pilosocereus collinsii (Britton et Rose) Byles
 et Rowley
Selenicereus coniflorus (Weing.) Britton et
 Rose
Selenicereus testudo (Karwinski) Buxb.

CAPPARACEAE

Capparis incana Kunth
Capparis indica (L.) Druce
Capparis verrucosa Jacq.
Capparis aff. *lundellii*
Forchhammeria pallida Liebm.
Morisonia americana L.

CARICACEAE

Jacaratia mexicana A.DC.

CELASTRACEAE

Celastraceae Sp 1

COMBRETACEAE

Bucida macrostachya Standl.

CRASSULACEAE

Echeveria acutifolia Lindl.

EBENACEAE

Diospyros salicifolia Humb. et Bonpl. ex
 Willd.

ERYTHROXYLACEAE

Erythroxylum havanense Jacq.

EUPHORBIACEAE

Acalypha diversifolia Jacq.
Acalypha Sp 1
Acalypha Sp 4

Acalypha Sp 6

Cnidoscolus aconitifolius (Mill.) I.M. Johnst.

Cnidoscolus megacanthus Breckon

Croton fragilis Kunth

Croton yucatanensis Lundell

Croton niveus Jacq.

Croton Sp 3

Hippomane mancinella L.

Jatropha alamanii Müll. Arg.

Jatropha oaxacana J. Jiménez-Ram. et R.
 Torres

Manihot Sp 1

Pedilanthus tithymaloides (L.) Poit. subsp.
tithymaloides

Euphorbiaceae Sp 1

Euphorbiaceae Sp 2

Euphorbiaceae Sp 3

FLACOURTIACEAE

Casearia nitida (L.) Jacq.

Casearia tremula (Griseb.) Griseb. ex C.
 Wright

HERNANDIACEAE

Gyrocarpus mocinnoi Espejo

JULIANACEAE

Amphipterygium adstringens (Schltdl.)
 Standl.

LEGUMINOSAE

Acacia picachensis Brandegees

Aeschynomene compacta Rose

Apoplanesia paniculata C. Presl

Caesalpinia platyloba S. Watson

Coursetia caribaea (Jacq.) Lavin

Coursetia Sp 1

Erythrina lanata Rose

Havardia campylacantha (L. Rico et M.
 Sousa) Barneby et J.W.Grimes

Lonchocarpus emarginatus Pittier

Lonchocarpus Sp 2

Lysiloma microphyllum Benth

Mimosa goldmanii B.L. Rob.

Myropermum frutescens Jacq.

Pterocarpus rohrii Vahl.

Senna atomaria (L.) Irwin et Barneby
Senna Sp 1

Zapoteca formosa (Kunth) H. M. Hern.

Leguminosae Sp 5

Leguminosae Sp 6

Leguminosae Sp 7

Leguminosae Sp 9

Leguminosae Sp 14

Leguminosae Sp 17

Leguminosae Sp 20

MALPIGHIACEAE

Bunchosia canescens DC.

Hiraea reclinata Jacq.

Malpighia emarginata Sessé et Moc. ex DC.

Mascagnia dipholiphylla (Small) Bullock

Malpighiaceae Sp 4

MALVACEAE

Hibiscus kochii Fryxell

Malvaceae Sp 1

Malvaceae Sp 3

MORACEAE

Ficus ovalis (Liebm.) Miq.

Ficus pertusa L. f.

Ficus petiolaris Kunth

MYRTACEAE

Eugenia aff. *salamensis* Donn. Sm.

NYCTAGINACEAE

Grajalesia fasciculata (Standl.) Miranda

Nyctaginaceae Sp 1

Nyctaginaceae Sp 2

OLACACEAE

Shoepfia mexicana A. DC.

Shoepfia Sp 2

PHYTOLACCACEAE

Phytolaccaceae Sp 1

POLYGONACEAE

Coccoloba liebmanii Lindau

Ruprechtia Sp 1

PORTULACACEAE

Portulacaceae Sp 1

RHAMNACEAE

Colubrina elliptica (Sw.) Brizicky et W.L.

Stern

Krugiodendron ferreum (Vahl) Urb.

RUBIACEAE

Calycophyllum candidissimum (Vahl) DC.

Randia thurberi S. Wats.

Randia Sp 2

Randia Sp 3

Rubiaceae Sp 1

Rubiaceae Sp 3

Rubiaceae Sp 4

Rubiaceae Sp 5

Rubiaceae Sp 6

RUTACEAE

Esenbeckia collina Brandege

Pilocarpus racemosus Vahl var. *racemosus*

Rutaceae Sp 2

Rutaceae Sp 3

SAPINDACEAE

Sapindaceae Sp 1

Sapindaceae Sp 2

Sapindaceae Sp 3

Sapindaceae Sp 4

Sapindaceae Sp 5

SAPOTACEAE

Sapotaceae Sp 1

Sapotaceae Sp 2

SIMAROUBACEAE

Recchia connaroides (Loes. et Soler) Standl.

SOLANACEAE

Capsicum annuum L. var. *glabriusculum*
(Dunal) Heiser et Pickersgill

Physallis arborescens L.

Solandra nizandensis Matuda

Solanum americanum Mill.

Solanum glaucescens Zucc.

STERCULIACEAE

Ayenia glabra S. Watson

Sterculiaceae Sp 1

THEOPHRASTACEAE

Jacquinia macrocarpa Cav.

TILIACEAE

Heliocarpus pallidus Rose

URTICACEAE

Urticaceae Sp 1

VITACEAE

Cissus Sp 1

Vitaceae Sp 2

ZYGOPHYLLACEAE

Guaiacum coulteri A.Gray

DESCONOCIDAS

Desconocida Sp 2

Desconocida Sp 9

Desconocida Sp 11

Desconocida Sp 12

Desconocida Sp 13

Desconocida Sp 14

Desconocida Sp 17

Desconocida Sp 19

Desconocida Sp 20

Desconocida Sp 22

Desconocida Sp 24

Desconocida Sp 25

Desconocida Sp 26

Desconocida Sp 27

Desconocida Sp 28

Desconocida Sp 29

Desconocida Sp 30

Desconocida Sp 31

Desconocida Sp 32

Desconocida Sp 33

LILIOPSIDA

AGAVACEAE

Agave angustifolia Haw.

Agave ghiesbreghtii Lem. ex Jacobi

Agave nizandensis Cutak

ANTHERICACEAE

Echeandia breedlovei Cruden

ARACEAE

Anthurium nizandense Matuda

BROMELIACEAE

Bromelia palmeri Mez

Hechtia caudata L.B. Sm. + *H. rosea* E.

Morren ex Baker

Tillandsia caput-medusae E. Morren

Tillandsia concolor L.B. Sm.

Tillandsia drepanoclada Baker

Tillandsia setacea Sw.

COMMELINACEAE

Commelina rufipes Seub. var *glabrata* (D.R. Hunt) Faden et D.R. Hunt

Tradescantia andrieuxii C.B. Clarke

MARANTHACEAE

Maranta arundinacea L.

NOLINACEAE

Beaucarnea recurvata Lem.

ORCHIDACEAE

Cyrtopodium paniculatum (Ruiz et Pavon) Garay.

Encyclia nizandensis Pérez García et

Hágsater + *E. parviflora* Regel

Mesadenus lucayanus (Britton) Schltr.

POACEAE

Lasiacis grisebachii (Nash) A. Hitchc. var. *grisebachii*

VEGETACIÓN Y FLORA DE LA REGIÓN DE NIZANDA, ISTMO DE TEHUANTEPEC,
OAXACA, MÉXICO

Eduardo A. Pérez-García,
Jorge Meave
y
Claudia Gallardo

Laboratorio de Ecología, Departamento de Ecología y Recursos Naturales, Facultad de
Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México, México D.F., 04510, México.
correo electrónico: eapg@hp.fciencias.unam.mx

RESUMEN

En la región de Nizanda, área botánicamente poco conocida del Istmo de Tehuantepec, Distrito de Juchitán (Oaxaca), se realizó una caracterización general de las principales comunidades vegetales y se elaboró un inventario de la flora basado en colectas originales. La heterogeneidad del paisaje determina la existencia de siete tipos de vegetación: bosque de galería, matorral espinoso, matorral xerófilo, sabana, selva baja caducifolia, selva mediana (con dos variantes, subcaducifolia y subperennifolia), y vegetación acuática y subacuática. La lista florística incluye 746 especies, 458 géneros y 119 familias de plantas vasculares. La información de las 1,435 colectas realizadas fue incorporada a una base de datos relacional, lo cual permitió especificar la distribución de las especies en los tipos de vegetación. Se discuten de manera general los patrones de la vegetación, sus posibles causas y la importancia de la flora de Nizanda a nivel regional.

Palabras clave: Comunidades vegetales, flora, Nizanda, Oaxaca, México.

ABSTRACT

In the Nizanda region, a botanically little known area located in the Isthmus of Tehuantepec, Juchitan District, Oaxaca (southern Mexico), the main plant communities were characterized, and a floristic inventory was prepared on the basis of our own collected material. Landscape heterogeneity in Nizanda determines the existence of seven vegetation types: gallery forest, thorn scrub, xeric scrub, savanna, dry tropical forest, semievergreen and semideciduous tropical forest, and aquatic and subaquatic vegetation. The floristic list includes a total of 746 species of vascular plants, distributed in 458 genera and 119 families. The 1,435 collection records were fed into a relational database, which allowed us to determine for each species the vegetation types where it was found. General vegetation patterns are discussed, together with their possible causes, as well as the relevance of the flora of Nizanda at the regional level.

Key words: Vegetation, Plant communities, flora, Nizanda, Oaxaca, Mexico.

INTRODUCCIÓN

Diversas características hacen del Istmo de Tehuantepec una de las áreas más interesantes de México desde el punto de vista biológico. Su condición de istmo le confiere el doble papel de puente entre las vertientes atlántica y pacífica de México, situación sólo compartida en el resto de Mesoamérica con la Depresión de Nicaragua y el istmo panameño, y de barrera biogeográfica para las biotas montañas, incapaces de atravesar las tierras bajas (Wendt, 1998; Peterson *et al.*, 1999). Asimismo, su ubicación geográfica es privilegiada por estar situada prácticamente en la zona de contacto de los reinos biogeográficos Neotropical y Neártico. Además, el Istmo también posee un alto nivel de endemismo (Lorence y García-Mendoza, 1989). A pesar de que estos factores han promovido una gran diversidad biológica en la comarca istmeña, es notable la escasez de esfuerzos sistemáticos para conocerla.

La paradoja que representa la alta diversidad y el desconocimiento biológico del Istmo de Tehuantepec es particularmente cierta en el caso de la flora, a pesar de las numerosas visitas de naturalistas y botánicos a la región en los últimos tres siglos. Entre los pioneros destacan M. Mociño en el siglo XVIII y G. Andrieux en el XIX (Torres *et al.*, 1997). En la primera mitad del siglo XX, T. MacDougall realizó importantes colectas en la década de 1930, y más tarde Williams (1939) publicó "*Árboles y arbustos del Istmo de Tehuantepec*", primera obra que trata de la flora de esta región. Posteriormente, en su inventario biológico nacional, Goldman (1951) citó colectas de las cercanías de Nizanda, localidad donde se centró el presente estudio, y Duellman (1960) describió la vegetación de las crestas centrales del Istmo de Tehuantepec, elevaciones que definen el parteaguas continental y marcan la transición de la región húmeda del Golfo de México hacia la subhúmeda del Pacífico.

Más recientemente se han publicado descripciones de floras locales en la región del Istmo de Tehuantepec. Zizumbo y Colunga (1980) elaboraron una lista florística de la zona huave de San Mateo del Mar, y Torres-Colín (1989) publicó el listado de plantas del cerro Guiengola. El listado florístico más completo que existe para la región istmeña es el de Torres-Colín *et al.* (1997) del Distrito de Tehuantepec, el cual incluye 1,720 especies recolectadas en doce tipos de vegetación. Sin embargo, estos esfuerzos por incrementar el conocimiento botánico de la región han sido insuficientes, lo cual se refleja en la existencia de grandes porciones del Istmo que permanecen inexploradas y en el estado taxonómico incierto de muchas especies que allí habitan.

Una de las áreas menos estudiadas de la vertiente pacífica del Istmo, pero posiblemente una de las más interesantes, es la conocida como el "Paso de Chivela", localizada justo en los límites de las regiones centrales y la Planicie Costera de Tehuantepec. En ella es notoria la transición entre el clima cálido húmedo del Golfo de México al tropical estacional característico de la vertiente mexicana del Pacífico. La región de Nizanda, ubicada en dicha porción del Istmo, alberga muchas plantas que han sido utilizadas para la tipificación y denominación de varias especies y subespecies; entre ellas se pueden citar a *Agave nizandensis* (Cutak, 1951), *Anthurium nizandense* (Matuda, 1959), *Barkeria whartonia* (Soto-Arenas, 1993) y *Cephalocereus nizandensis* (Bravo y MacDougall, 1958).

La carencia de información botánica referente a la región de Nizanda, y los indicios de que en ella habita un conjunto de plantas interesantes, motivaron a la realización del presente estudio, cuyos objetivos fueron: (1) caracterizar de manera general las principales comunidades vegetales de la región de Nizanda, y (2) realizar un inventario de la flora de esta zona, basado en colectas originales. En la lista florística que resultó de este estudio se hace un desglose de los diferentes tipos de vegetación donde fueron recolectadas las especies, con el fin de ubicarlas espacialmente en el complejo mosaico de comunidades bióticas presentes en la región.

DESCRIPCIÓN DEL ÁREA DE ESTUDIO

Localización

El estudio se llevó a cabo en la región centrada en una población cuyo nombre oficial es Mena, pero que es mejor conocida como Nizanda por sus pobladores. Nizanda se localiza a orillas del ferrocarril transístmico, a 13.5 km al norte de Ciudad Ixtepec (16°39' N, 95°00' W). Aunque el poblado pertenece al municipio de Asunción Ixtaltepec, una parte de la región de estudio está ubicada en el municipio de Ciudad Ixtepec, ambos pertenecientes al Distrito de Juchitán, Oaxaca.

La región de Nizanda cubre aproximadamente 85 km² y se define de manera arbitraria como la porción del Istmo de Tehuantepec limitada al sur por la Planicie Costera de Tehuantepec; al norte por las planicies de Chivela, ubicadas al norte del parteaguas continental; al oeste por las laderas orientales del Cerro Naranjo; y al este por el tramo Chivela - La Ventosa de la carretera federal No. 185 (Fig. 1).

Geología y edafología

En la región dominan rocas del Mesozoico, particularmente complejos metamórficos (esquistos) y rocas calizas del Cretácico Inferior (Anónimo, 1981a). Los suelos predominantes en la región istmeña son Litosoles, aunque en extensiones menores se presentan también Feozems háplicos y Regosoles éutricos, ambos de textura media. Hacia el sur de Nizanda, en la Planicie Costera de Tehuantepec y en el valle del Río Verde, el suelo prevaleciente es Cambisol éutrico y, en menor proporción, Cambisol crómico de textura media (Anónimo, 1981a).

En las cimas de las lomas de esquistos los suelos son someros y poseen muchas gravas superficiales, pero hacia el piedemonte están más desarrollados. En las planicies aluviales los suelos son más profundos (> 1 m) y arenosos, aunque en ocasiones presentan texturas más finas. Sobre las laderas de los cerros calizos el gradiente edáfico es más acentuado, ya que abarca desde suelos con profundidades > 50 cm, de colores rojizos en sus horizontes

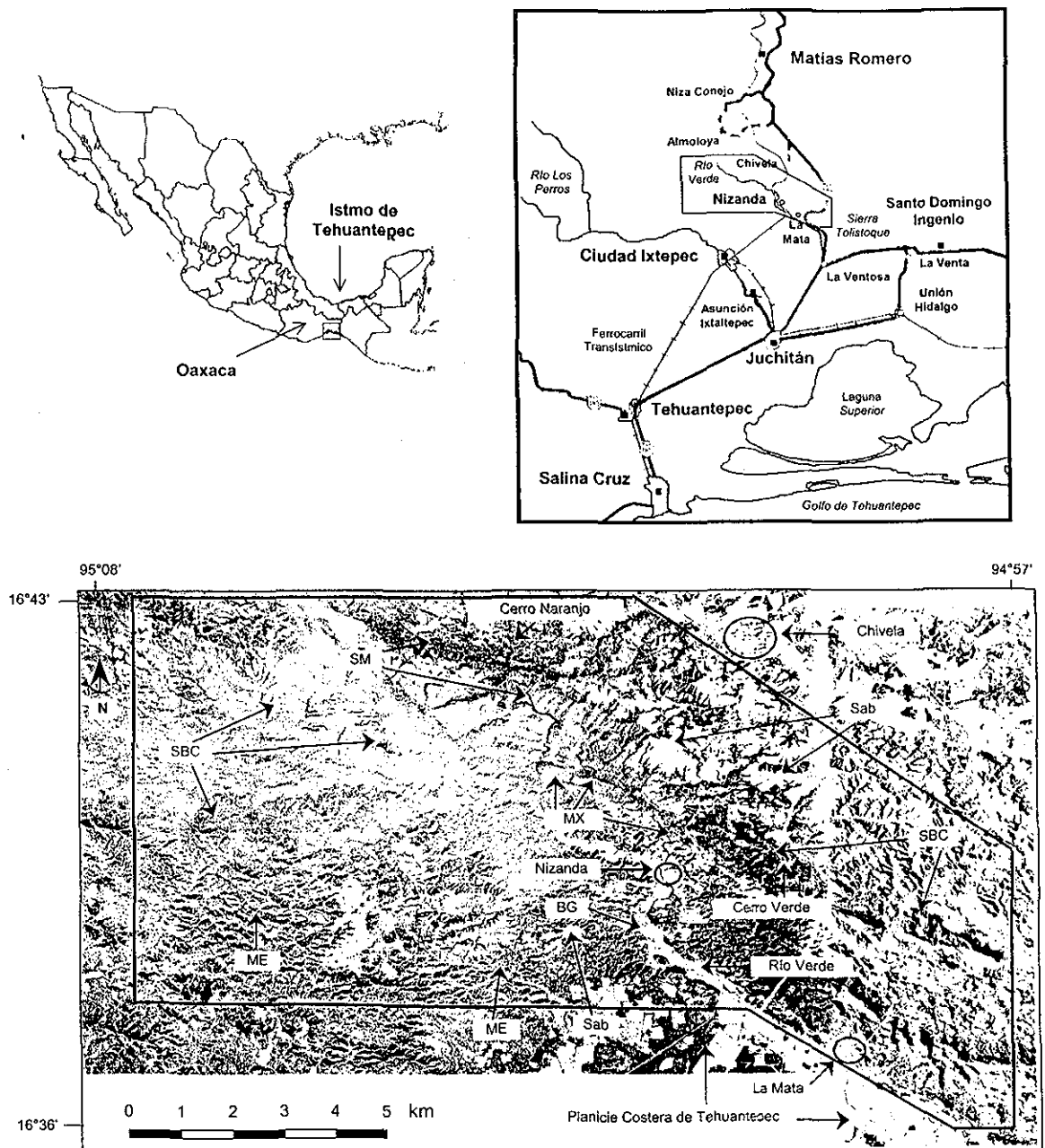


Fig. 1. (Parte superior). Localización geográfica de Nizanda en Oaxaca y de la porción sur del Istmo de Tehuantepec. (Parte inferior). Fotocomposición aérea de la región de Nizanda basada en fotografías escala 1:75,000 (INEGI marzo de 1991). Se muestran los límites de la región estudiada y algunos sitios selectos donde se presentan los tipos de vegetación descritos en el texto que son distinguibles a esta escala: BG = bosque de galería; ME = matorral espinoso; MX = matorral xerófilo; Sab = sabana; SBC = selva baja caducifolia; SM = selva mediana.

inferiores, con una estructura marcada y una notoria acumulación de arcillas en el piedemonte, hasta una somera acumulación de materia orgánica entre las grietas de la roca expuesta en las cimas.

Relieve

Alrededor de Nizanda confluyen varios sistemas montañosos y esta situación dificulta definir con exactitud el origen de los cerros que conforman este intrincado nudo de sierras. En términos generales se puede decir que la región está bordeada al oeste y suroeste por la Sierra Madre del Sur (Sierra de Miahuatlán), al noroeste por la Sierra Norte de Oaxaca (Sierra Mixe), al este por la Sierra Tolistoque, y al sur por los terrenos llanos de la Planicie Costera del Golfo de Tehuantepec.

La geomorfología dominante consiste en lomeríos de baja altitud (cerca de 250 m s.n.m.), con laderas medianamente pronunciadas, moldeadas principalmente por erosión hídrica. Este paisaje está interrumpido de manera abrupta por la presencia de cerros muy escarpados formados por afloramientos de roca caliza; el Cerro Verde, que es el más alto de ellos, alcanza una elevación aproximada de 500 m. Las laderas de los cerros kársticos son muy inclinadas, y en muchas porciones existen escarpes casi verticales. La altitud de la zona varía desde poco menos de 100 m s.n.m. en el cauce bajo del Río Verde, a más de 700 m s.n.m. en la cima del Cerro Naranjo (Anónimo 1981b, 1988a, b).

Clima

Aunque en Nizanda no existe una estación meteorológica, la información proveniente de estaciones aledañas (Cuadro 1) permite deducir una temperatura promedio para Nizanda de alrededor de 25°C y una precipitación promedio anual de aproximadamente 1,000 mm. Las lluvias caen con una marcada estacionalidad, distinguiéndose una época seca entre noviembre a abril, y una lluviosa de mayo a octubre (Anónimo, 1984a, b). Es probable que el clima de Nizanda sea similar al registrado en Ciudad Ixtepec ($Aw_0(w)igw$), es decir, cálido subhúmedo con lluvias en verano (García, 1988).

A pesar de su situación cerca de la trayectoria normal de los ciclones tropicales del Pacífico nororiental, la incidencia de estos fenómenos en la región es poco frecuente (Jáuregui, 1984). Por el contrario, la aceleración de los vientos alisios provenientes del Golfo de México al encontrar éstos en el Istmo de Tehuantepec el único paso interoceánico de baja altitud en nuestro país (Chelton *et al.*, sin fecha), hace que la región reciba casi continuamente el impacto de vientos de gran velocidad, los cuales son particularmente fuertes entre septiembre y mayo (Rodrigo Álvarez, 1994).

Cuadro 1. Ubicación de estaciones meteorológicas e información climática más relevante de éstas a lo largo del Istmo de Tehuantepec (García, 1988). Las estaciones están ordenadas en sentido norte - sur. Los valores para Nizanda, marcados con un asterisco, son estimaciones y la fórmula climática para esta localidad es la más probable.

Estación	Altitud (m s.n.m.)	Localización		Precipitación anual (mm)	Temperatura media anual (°C)	Fórmula climática
		Lat. N	Long. O			
Coatzacoalcos	14	18° 09'	94° 25'	2780.1	25.4	Am(i')gw''
Acayucan	88	17° 57'	95° 55'	1771.6	25.5	Aw ₂ (i')gw''
Sarabia	80	17° 05'	95° 03'	2384.2	25.1	Am(e)g
Matías Romero	201	16° 53'	95° 03'	1432.6	24.7	Aw ₂ (w)igw''
Chivela	180	16° 43'	95° 00'	1194.2	24.8	Aw ₁ (w)(i')gw''
Nizanda	90-120	16° 39'	95° 00'	1000-1100*	25.0*	Aw ₀ (w)igw''
Cd. Ixtepec	50 [†]	16° 34'	95° 06'	880.5	27.5	Aw ₀ (w)igw''
Juchitán	46	16° 26'	95° 02'	928.7	27.3	Aw ₀ (w)igw''
Tehuantepec	55	16° 19'	95° 13'	874.9	28.2	Aw ₀ (w)igw''
Salina Cruz	6	16° 11'	95° 11'	1058.4	27.4	Aw ₀ (w)igw''

[†] En la obra de García (1988) se cita una altitud de 1,200 m s.n.m. para esta localidad, pero ese dato es erróneo.

Hidrología

En Nizanda convergen tres corrientes de agua menores: proveniente del norte corre el arroyo Agua Tibia, llamado así por estar alimentado permanentemente por un manantial termal; desde el este fluye el arroyo Verde (también conocido como Mazahua); y por el oeste se incorpora el arroyo Chilona. Estos dos últimos son corrientes estacionales. De su unión se forma el Río Verde, el cual fluye hacia la Planicie Costera del Golfo de Tehuantepec. Nizanda significa en zapoteco "agua que nace caliente". Este vocablo hace alusión a sus afloramientos de agua hipogea termal, los cuales permiten el establecimiento de comunidades vegetales con requerimientos hídricos más elevados.

MÉTODO

El trabajo se sustenta en las colectas realizadas en la zona, efectuadas entre diciembre de 1995 y septiembre de 2000. Éstas no incluyeron a las plantas cultivadas ni a las de ornato que se encuentran en los poblados y sus inmediaciones, sino que se centraron en las silvestres.

El primer juego de los ejemplares está depositado en el Herbario Nacional (MEXU) de la Universidad Nacional Autónoma de México. Duplicados de estos especímenes están depositados en los herbarios OAX y FCME. Los registros de las colectas se capturaron en el modelo "Biótica" para una base de datos relacional, desarrollado por la Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad (versión para ACCESS 97); la cual puede

consultarse a través de la Dirección de Servicios Externos de dicha institución (www.conabio.gob.mx). Este procedimiento permitió elaborar la lista florística y definir la distribución de las especies por tipo de vegetación. En la determinación de ejemplares participaron numerosos especialistas, cuyos nombres se mencionan en los Agradecimientos.

Los tipos de vegetación de Nizanda fueron diferenciados con base en atributos fisonómicos y fenológicos. La nomenclatura utilizada combina criterios de las clasificaciones de Miranda y Hernández-X. (1963) y de Rzedowski (1978), pero incorpora algunas consideraciones personales (Pérez-García et al., 1998b), las cuales se indican en la sección de resultados. La mayoría de los tipos de vegetación corresponden al sistema de Miranda y Hernández-X., particularmente por el uso del término selva. De Rzedowski (1978) se utilizan las categorías matorral xerófilo y bosque de galería, aunque el uso de este último término se restringió a la vegetación arbórea ribereña poco diversa. La elección de las especies que acompañan las descripciones de las comunidades vegetales se basó en observaciones de campo y en resultados de los muestreos de vegetación realizados en la zona.

El reconocimiento de las familias de Pteridophyta se basó en Moran y Riba (1995); para las de Magnoliopsida se utilizó el sistema propuesto por Cronquist (1981), mientras que para las Liliopsida se siguió el de Dahlgren *et al.* (1985). El listado tiene el siguiente orden por secciones: 1) Pteridophyta, 2) Cycadophyta, 3) Magnoliopsida y 4) Liliopsida. En cada sección, las familias y las especies se ordenaron alfabéticamente. Los autores de los taxa se abrevian de acuerdo con Brummitt y Powell (1992). La nomenclatura usada por Torres-Colín et al. (1997) sirvió como base para el tratamiento de los géneros y las especies, pero en general se respetaron las determinaciones de los especialistas. De igual manera, ese trabajo se utilizó como una primera evaluación del conocimiento de la flora regional (ya que no existe algo similar para el Distrito de Juchitán) y por ello, en la lista que aparece en el Apéndice I, se indican con un asterisco las especies que no fueron incluidas en dicha obra. Esto no significa necesariamente que éstas califiquen como nuevos registros para la región; más bien, se deben interpretar como una medida de la complementaridad florística entre áreas geográficas adyacentes.

RESULTADOS

Flora

La lista de especies incluye un total de 746 especies que representan a 458 géneros pertenecientes a 119 familias (Apéndice I). La base de datos contiene 1,435 registros, correspondientes a igual número de colectas que sustentan esta información. Estos datos, junto con los ejemplares recolectados que no han sido determinados y las morfoespecies distinguidas a partir de individuos estériles que se han encontrado en los muestreos de vegetación, permiten calcular de manera conservadora que el número total de especies presentes en la región debe oscilar entre 850 y 900.

Casi un 39% (287) de las especies de la lista aquí presentada no estaban previamente registradas en el trabajo de Torres-Colín *et al.* (1997). Si bien es necesario tomar esta cifra con reserva, en virtud de las posibles discordancias en las determinaciones, es indudable que se trata de una cifra importante, considerando el reducido tamaño del área trabajada y su cercanía al Distrito de Tehuantepec.

Las familias más ricas en especies de la flora de Nizanda son Fabaceae (57 especies), Poaceae (52), Asteraceae (44), Mimosaceae (33), Euphorbiaceae (39), Orchidaceae (24), Caesalpiniaceae (23), Convolvulaceae (21), Rubiaceae (19), Bignoniaceae y Cactaceae (18 cada una). La mayoría de estas familias son las que presentan la mayor riqueza genérica: Asteraceae (36 géneros), Fabaceae (29), Poaceae (20), Orchidaceae (19), Cactaceae (16), Mimosaceae (14), Bignoniaceae y Rubiaceae (13 cada una), y Euphorbiaceae y Malpighiaceae (11 cada una). Las tres familias que conforman el grupo de las leguminosas abarcan en conjunto 113 especies y 51 géneros.

Entre los géneros que destacan por su riqueza específica están: *Ipomoea* (12), *Mimosa* (9), *Acacia*, *Croton*, *Cyperus* y *Tillandsia* (8 cada uno), *Dioscorea* y *Euphorbia* (7 cada uno), *Chamaecrista*, *Cordia*, *Ficus* y *Senna* (6 cada uno). El cociente especies/géneros tuvo sus valores más bajos en las familias Cactaceae (1.13), Rhamnaceae y Verbenaceae (1.20), Apocynaceae y Asteraceae (1.22), Orchidaceae (1.26), Acanthaceae (1.29), Bignoniaceae (1.38), Rutaceae (1.40) y Malpighiaceae (1.45). En contraste, los valores más altos para este cociente correspondieron a familias con pocas especies y un solo género: Dioscoreaceae (7.0) y Burseraceae, Passifloraceae y Polygalaceae (5.0 cada una). Las Caesalpiniaceae representan una excepción notable dentro de este último conjunto, pues a pesar de tener numerosas especies, a ellas corresponde el quinto valor más alto del cociente especies/género (2.88).

Tipos de vegetación

En la región de Nizanda se reconocieron los siguientes tipos de vegetación: bosque de galería, matorral espinoso, matorral xerófilo, sabana, selva baja caducifolia, selva mediana subcaducifolia y subperennifolia, y vegetación acuática y subacuática. Además, una proporción todavía relativamente pequeña de la superficie corresponde a vegetación secundaria y sistemas agropecuarios. Sólo la selva baja caducifolia (SBC) y las sabanas forman grandes manchones; los tipos de vegetación restantes están restringidos a condiciones microambientales particulares y ocupan extensiones menores.

La variación espacial tanto de la composición florística como de la estructura de la vegetación puede ser abrupta (por ejemplo, las transiciones entre la SBC y la sabana, y entre la SBC y el matorral xerófilo) o gradual (como entre la SBC y los diversos tipos de selvas medianas, o como entre la SBC y el matorral espinoso). Estas diferencias obedecen a las diversas maneras en que cambian en el espacio las características litológicas, fisiográficas, edáficas o incluso los regímenes de disturbio (Fig. 2). En las siguientes secciones se describen de manera general los tipos de vegetación y se ofrecen más detalles sobre la relación entre la vegetación y la heterogeneidad ambiental.

a) Selva baja caducifolia

Además de ser el tipo de vegetación predominante en la región, posiblemente también sea el más heterogéneo, pues presenta notables variaciones fisonómicas y de composición entre los sitios donde se desarrolla. En general, el dosel de la selva baja caducifolia (SBC) se ubica a una altura de alrededor de 7 m, aunque se encuentran algunos árboles emergentes de hasta 15 m, principalmente del género *Bursera*. La cobertura supera 350% y en el dosel no hay estratos bien definidos. En esta comunidad son muy comunes las plantas trepadoras, principalmente herbáceas y leñosas delgadas. La diversidad es alta y en general no se reconoce una dominancia clara por parte de alguna especie; de hecho, muchas de ellas pueden ser catalogadas como raras.

La variación más notable de la SBC está claramente asociada con el tipo de material parental sobre el que se desarrolla. Cuando crece sobre esquistos, la SBC está fuertemente dominada por diversas especies de Fabaceae (e.g. *Lonchocarpus emarginatus* y *Myrospermum frutescens*) y Mimosaceae (e.g. *Acacia picachensis* y *Havardia campylacantha*), aunque también son frecuentes especies de otras familias como *Coccoloba liebmanni* (Polygonaceae), *Gyrocarpus mocinnoi* (Hernandiaceae), *Pachycereus pecten-aboriginum* (Cactaceae) y *Tabebuia impetiginosa* (Bignoniaceae), entre otras.

En el sotobosque destacan por su abundancia las Cactaceae *Mammillaria voburnensis* var. *collinsii*, *Opuntia puberula* y *Pilosocereus collinsii*, las Fabaceae *Aeschynomene purpusii* y *Dalea carthagenensis*, así como *Haplophyton cimidum* (Apocynaceae) y *Jacquinia macrocarpa* (Theophrastaceae). En este ambiente las epífitas son en general escasas, pero *Clowesia dodsoniana* (Orchidaceae) y *Tillandsia concolor* (Bromeliaceae) llegan a tener una presencia notable. Las trepadoras herbáceas de las familias Asclepiadaceae, Convolvulaceae y Dioscoreaceae son muy frecuentes, y junto con algunas trepadoras leñosas de las familias Bignoniaceae, Malpighiaceae y Sapindaceae confieren a la vegetación una fisonomía intrincada. *Agave angustifolia* (Agavaceae) es una suculenta muy conspicua en esta comunidad.

Cuando la SBC hace contacto con la sabana, en ocasiones la primera penetra hacia la última a lo largo de cañadas donde se conservan niveles más altos de humedad; en estos sitios destaca *Poeppigia procera* (Caesalpiniaceae) por su colorido cuando florece, aunque también son frecuentes *Godmania aesculifolia* (Bignoniaceae), *Luehea candida* (Tiliaceae) y *Swietenia humilis* (Meliaceae).

La SBC que se desarrolla sobre roca caliza expuesta (SBCr) es particularmente interesante por su composición florística (Pérez-García et al., 1998a). Esta comunidad incluye especies arbóreas rupícolas como *Ficus pertusa*, *F. petiolaris*, y *F. ovalis* (Moraceae) y arborescentes como *Beaucarnea* sp. nov. (Nolinaceae), así como especies capaces de crecer en suelos rocosos poco desarrollados, tales como *Bursera excelsa* (Burseraceae), *Jacaratia mexicana* (Caricaceae), *Plumeria rubra* (Apocynaceae), *Pseudobombax ellipticum* (Bombacaceae), *Recchia connaroides* (Simaroubaceae) y *Guaiacum coulteri* (Zygophyllaceae). Entre las especies características de esta comunidad se encuentran *Agave nizandensis* (Agavaceae), *Anthurium nizandense*, *A. cerrobaulense* (Araceae), *Cyrtopodium paniculatum*, *Mesadenus lucayanus* (Orchidaceae), *Pereskiaopsis kellermannii* (Cactaceae) y la trepadora *Matelea cyclophylla* (Asclepiadaceae). En los sitios escarpados,

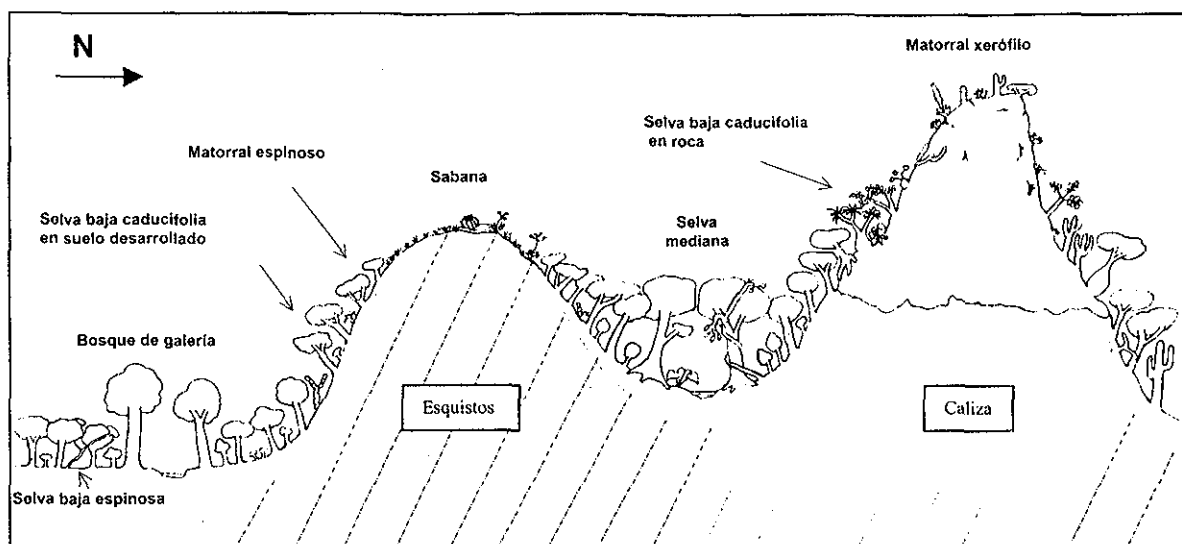


Fig. 2 Diagrama de la vegetación de la región de Nizanda.

donde es frecuente *Comocladia engleriana*, las epífitas son muy abundantes, en particular *Tillandsia caput-medusae*, *T. concolor* y *T. schiedeana* (Bromeliaceae), y *Barkeria whartonia*, *Cohniella cebolleta*, *Encyclia nizandensis*, *E. parviflora* y *Myrmecophila* aff. *tibicinis* (Orchidaceae). En algunas porciones de esta comunidad existen manchones boscosos prácticamente monoespecíficos de *Neobuxbaumia scoparia* (Cactaceae) que, si bien no son muy extensos, suelen ser muy densos.

b) Matorral espinoso

El matorral espinoso (ME) tiene una fisonomía semejante a la de la SBC sobre esquistos (Pennington y Sarukhán, 1998). La distinción entre ambas comunidades se basó en que el ME presenta un dosel más bajo (< 4 m), en el que predominan tanto plantas ramificadas desde la base como las que presentan espinas laterales, principalmente de la familia Mimosaceae. El ME se desarrolla sobre esquistos y por lo general tiene una posición transicional entre las SBC y las sabanas.

En el conjunto de elementos arbóreos característicos del ME están: *Acacia cochliacantha* (Mimosaceae), *Amphipterygium adstringens* (Julianiaceae), *Bursera excelsa* (Burseraceae), *Castela retusa* (Simaroubaceae), *Gliricidia sepium* (Fabaceae), *Hintonia latiflora* (Rubiaceae), *Mimosa goldmanii* (Mimosaceae), *Pseudosmodingium multifolium* (Anacardiaceae) y *Sideroxylon celastrinum* (Sapotaceae). Dentro de los arbustos más frecuentes están *Cordia oaxacana* (Boraginaceae) y *Lippia nutans* (Verbenaceae); entre las enredaderas, destaca la urticante *Tragia mexicana* (Euphorbiaceae).

En las laderas orientadas hacia el norte, las plantas del ME retienen las hojas por más tiempo, fenómeno que es indicativo de un carácter más mesofítico. Esto se refleja también en la composición, ya que las especies espinosas son menos abundantes. En estos ambientes son comunes *Croton niveus* (Euphorbiaceae), *Mimosa antioquiensis*, *M. mellii* (Mimosaceae) y algunas Asteraceae arbustivas decumbentes como *Perymenium* aff. *grande*. Estas diferencias sugieren que además del matorral xerófilo, en la región existen otros dos tipos distintos de matorrales, los espinosos y los subinermes; esta posibilidad tendrá que ser examinada en futuros estudios.

c) Matorral xerófilo

En los escarpes y pedregales de los cerros kársticos se presentan manchones aislados de vegetación xerofítica. En la clasificación de Miranda y Hernández-X. (1963), éstos podrían ser catalogados como matorrales crasi-rosulifolios espinosos, o como cardonales, debido a la abundante presencia de crasicaules afilos. De acuerdo con Rzedowski (1978), ambas categorías corresponden al matorral xerófilo; por esta razón, y considerando que no existen otros matorrales xerofíticos en la región, se decidió utilizar este término.

Los matorrales xerófilos (MX) están constituidos fundamentalmente por un estrato bajo (< 1 m) dominado por plantas rosetófilas, entre las que destacan la Agavaceae *Agave ghiesbreghtii* y Bromeliaceae espinosas como *Hechtia caudata* y *H. rosea*, o inermes, como *Tillandsia setacea*. Junto a ellas crecen plantas perennes, ejemplificadas por *Cnidoscolus aconitifolius* (Euphorbiaceae), *Echeveria acutifolia* (Crassulaceae), *Encyclia nizandensis*, *E. hanburii* (Orchidaceae), *Milla oaxacana* (Alliaceae), *Pilea microphylla* (Urticaceae), *Tillandsia concolor* y *T. macdougallii* (Bromeliaceae), *Zephyranthes nelsonii* (Amaryllidaceae), así como las cactáceas, tanto globosas (*Mammillaria voburnensis* var. *collinsii* y *M. albilanata*), como cilíndricas rastreras (*Selenicereus coniflorus*). La mayoría de estas especies están casi restringidas a este tipo de vegetación, ya que sólo se comparten con la SBCr.

El estrato arbóreo y el arbustivo son discontinuos, muy bajos, y se distinguen por la presencia de *Comocladia engleriana* (Anacardiaceae), *Ficus ovalis* (Moraceae) y *Pseudosmodingium multifolium* (Anacardiaceae), aunque también son características *Bursera schlechtendalii* (Burseraceae) y otras tres especies exclusivas de esta comunidad: *Cephalocereus nizandensis* (Cactaceae), *Jatropha oaxacana* (Euphorbiaceae) y *Pittocaulon velatum* var. *tzimolensis* (Asteraceae). En los límites del MX con la SBC son abundantes *Philodendron warszewiczii* (Araceae), *Plumeria rubra* (Apocynaceae) y *Solandra nizandensis* (Solanaceae).

Las comunidades de MX de Nizanda forman conjuntos muy vistosos, notablemente diferentes de los otros tipos de vegetación presentes, que han llamado la atención de los botánicos que han visitado la zona, quienes incluso los han reconocido como verdaderos jardines naturales de roca. En la descripción de *Agave nizandensis* (Agavaceae), Ladislaus Cutak (1951: 143) reseña que, al conducirlo al lugar, Thomas MacDougall le indicó que en estos sitios: "you will find one of the greatest concentrations of desert plants in this region", y

que esto le haría "*forget all the inconveniences we have experienced so far and revel in a plantsman's paradise*". Los afloramientos rocosos de caliza de características similares son frecuentes en otras porciones del Istmo de Tehuantepec y en ellos también se han encontrado especies endémicas, por ejemplo, *Agave guiengola* en el cerro Guiengola (Torres-Colín, 1989) y *Phragmipedium xerophyticum* en la región de los Chimalapas (Soto et al., 1990).

d) Sabana

La sabana se distribuye en cimas y pendientes de los lomeríos de esquistos, sobre todo en la parte norte de la zona de estudio, en áreas con suelo muy poco desarrollado y posiblemente oligotrófico. El papel del factor edáfico parece estar modificado o incluso intensificado por la ocurrencia ocasional de fuegos periódicos que pueden ser naturales o antropogénicos. La presencia de sabana en la región ha sido citada por varios autores desde la primera mitad del siglo XX (Williams, 1939; Goldman, 1951; Duellman, 1960). Además, fotografías aéreas de la región tomadas en 1961 y 1991 demuestran que en este periodo de 30 años los límites de éstas se mantuvieron invariables y nuestras observaciones de campo indican lo mismo. Estas evidencias, junto con las claras limitaciones edáficas, la presencia de numerosas especies típicas de este tipo de vegetación, así como la información proporcionada por los pobladores de la región, apoyan fuertemente la idea de que la sabana es un tipo de vegetación natural en Nizanda. No obstante, en la actualidad existe una tendencia creciente a utilizar algunas porciones de las sabanas para actividades ganaderas, y esto indudablemente está teniendo repercusiones en las características de este tipo de vegetación.

La sabana está dominada por hierbas amacolladas de las familias Poaceae (26 especies), entre las que destacan las pertenecientes a los géneros *Andropogon*, *Aristida*, *Bouteloua*, *Cenchrus*, *Digitaria*, *Hackelochloa*, *Heteropogon*, *Hyparrhenia*, *Panicum*, *Paspalum*, *Schizachyrium*, *Thrasya*, *Trachypogon* y *Urochloa*, y Cyperaceae (11 especies), representadas por los géneros *Abildgaardia*, *Bulbostylis*, *Cyperus* y *Rhynchospora*. Además, son muy comunes las Asteraceae (15 especies) y las Fabaceae (25 especies).

Entre las especies características de este tipo de vegetación, que no se encuentran en los otros, se tiene a: *Alophia drummondii* (Iridaceae), *Bletia purpurea* (Orchidaceae), *Byrsonima crassifolia* (Malpighiaceae), *Calea urticifolia* (Asteraceae), *Calliandra juzepczukii* (Mimosaceae), *Chamaecrista diphylla*, *C. flexuosa*, *C. serpens* (Caesalpinaceae), *Curculigo scorzonifolia* (Hypoxidaceae), *Eriosema crinitum* (Fabaceae), *Krameria revoluta* (Krameriaceae), *Manfreda pubescens* (Agavaceae), *Melocactus ruestii* (Cactaceae), *Pectis saturejoides* (Asteraceae), *Tephrosia nitens*, *Zornia megistocarpa*, *Z. reticulata* (Fabaceae), *Psidium guineense*, *P. hypoglaucum* y *P. salutare* (Myrtaceae).

e) Selva mediana

Este tipo de vegetación se desarrolla en sitios donde la humedad edáfica tiende a ser mayor, por lo cual está básicamente representado por comunidades ribereñas. La fenología foliar de la selva mediana (SM) está fuertemente ligada a la heterogeneidad de la humedad del suelo, lo que permite hacer una distinción entre selvas medianas subperennifolias y subcaducifolias.

La SM subperennifolia se distribuye en las orillas de los arroyos con caudales permanentes. Las especies más comunes de este tipo de vegetación son: *Annona squamosa* (Annonaceae), *Andira inermis* (Fabaceae), *Augusta rivalis* (Rubiaceae), *Croton niveus* (Euphorbiaceae), *Cynometra oxacana* (Caesalpiniaceae), *Enterolobium cyclocarpum* (Mimosaceae), *Ficus insipida* (Moraceae), *Hemiangium excelsum* (Hippocrateaceae), *Hiraea reclinata* (Malpighiaceae), *Inga vera* (Mimosaceae), *Malmea depressa* (Annonaceae), *Rondeletia leucophylla* (Rubiaceae) y *Tabebuia pentaphylla* (Bignoniaceae). En el sotobosque es muy común *Piper* sp. (Piperaceae) y por el tamaño de las hojas destacan los individuos de *Xanthosoma robustum* (Araceae).

A orillas de los ríos estacionales la vegetación es análoga a una SM subcaducifolia. Entre las especies comunes en estos sitios destacan *Calycophyllum candidissimum* (Rubiaceae), *Coccoloba barbadensis* (Polygonaceae), *Guazuma ulmifolia* (Sterculiaceae), *Licania arborea* (Chrysobalanaceae), *Morisonia americana* (Capparaceae) y otras especies típicas de la SBC.

En las cañadas húmedas y en las partes altas del Cerro Naranjo, por encima de los 500 m s.n.m, se presenta la SM subcaducifolia. Este tipo de vegetación es sin duda el menos explorado. En esta comunidad se presentan algunos elementos típicos de selvas más húmedas como *Chamaedorea graminifolia* (Arecaceae), *Cecropia peltata* (Cecropiaceae), *Enterolobium cyclocarpum* (Mimosaceae), *Brosimum alicastrum* (Moraceae), *Piper auritum* (Piperaceae), *Rheedia edulis* (Clusiaceae), *Triphora gentianoides* y *T. aff. trianthophora* (Orchidaceae). En el cauce rocoso de los arroyos son frecuentes los helechos *Adiantum princeps*, *A. tetraphyllum*, *Pityrogramma calomelanos* (Pteridaceae) y *Tectaria heracleifolia* (Tectariaceae). Cabe mencionar que este tipo de vegetación, junto con las SBC que lo rodean, es el que presenta el mejor estado de conservación en la región. Reflejo de ello es la presencia de fauna que ya ha desaparecido de muchas otras partes de las regiones tropicales del país, entre la que destacan el mono araña (*Ateles geoffroyi* subsp. *vellerosus*), siendo éste en la actualidad su registro más septentrional en la vertiente del Pacífico.

f) Bosque de galería

En la planicie de inundación del Río Verde, donde el caudal superficial se infiltra hasta desaparecer por completo, existía un bosque de galería dominado por *Astianthus viminalis* (Bignoniaceae). Desafortunadamente, esta comunidad ha desaparecido casi por completo debido a las actividades agrícolas, por lo que sólo permanecen algunos fragmentos aislados a lo largo del cauce del río. Esta situación dificulta estimar la extensión original de esta comunidad y reconstruir con exactitud su composición florística, aunque todavía conviven con dicha especie

dominante otras entre las que destacan *Thouinidium decandrum* (Sapindaceae), *Lantana hirta* y *Vitex mollis* (Verbenaceae). Los fragmentos remanentes de este tipo de vegetación permiten suponer que se trataba de una comunidad continua pero estrecha, restringida al borde del río y cuyo dosel más o menos abierto alcanzaba una altura de 15 m.

Los pobladores locales mencionan también la existencia pasada de un matorral ribereño de *Baccharis salicifolia* (Asteraceae). En el presente, esta comunidad se encuentra reducida a unos cuantos individuos en la desembocadura del arroyo Mazahua. Por otro lado, cerca del poblado La Mata se localiza un bosque de galería de *Parkinsonia aculeata* (Caesalpiniaceae); los sitios donde ésta se encuentra sufren un disturbio constante por pastoreo y por ello es probable que se trate de una comunidad secundaria.

g) Vegetación acuática y subacuática

La vegetación acuática y subacuática se restringe a cuerpos permanentes y semipermanentes de agua. En este caso, más que un tipo de vegetación, se incluye aquí al conjunto de plantas que comparten afinidad por el agua. Aunque se excluyó de esta categoría a la selva mediana ribereña, en realidad en ocasiones es difícil separar con precisión ambas comunidades. Ejemplo de ello lo constituye un pequeño humedal dominado por el helecho *Acrostichum danaeifolium* (Pteridaceae), el cual está rodeado por árboles propios de selva mediana. Quizá la vegetación acuática más característica sea la que se localiza en sitios desprovistos de vegetación arbórea, como la comunidad de *Ceratopteris thalictroides* (Pteridaceae), planta sumergida que se establece en el fondo de los arroyos y cuyas frondas reproductivas son emergentes. También asociadas a sitios de inundación están *Fimbristylis spadicea* (Cyperaceae), *Samolus ebracteatus* (Primulaceae) y *Typha domingensis* (Typhaceae), aunque es probable que su presencia tenga un origen secundario.

h) Vegetación secundaria

La vegetación de sitios perturbados por las actividades humanas y los estadios sucesionales subsecuentes fueron agrupadas bajo el rubro de vegetación secundaria. A pesar de ser un conjunto heterogéneo, en general en ella dominan plantas arvenses, particularmente de las familias Asteraceae, Malvaceae y Poaceae. En el caso de esta última, es notable que los pastos introducidos sean más frecuentes en la vegetación secundaria, mientras que los nativos estén prácticamente ausentes, situación inversa a lo que ocurre en las sabanas. Los sitios sucesionales avanzados están frecuentemente dominados por Mimosaceae espinosas, especialmente de los géneros *Mimosa* y *Acacia*.

La composición y la dinámica de estas comunidades secundarias son prácticamente desconocidas, a pesar de que su presencia en la región aumenta conforme avanza la degradación de los ecosistemas nativos. Por ello, su estudio, sobre todo con fines de restauración, se hace cada vez más necesario.

DISCUSIÓN

Las plantas recolectadas durante cinco años en la región de Nizanda permiten apreciar su gran riqueza florística y hacen evidente el papel de la heterogeneidad ambiental y vegetacional en el mantenimiento de un contingente tan numeroso de especies. Sin considerar a las especies que no han podido ser determinadas, el listado aquí elaborado representa un incremento aproximado de 17% sobre el número de especies registradas en el trabajo de Torres-Colín et al. (1997); esta cifra corrobora la contribución de Nizanda a la conformación de la flora regional del Istmo de Tehuantepec.

La prospección florística ha permitido registrar nuevos taxa para la región. Adiciones notables a la flora istmeña son la familia Buxaceae (con *Buxus bartletti*), cuya presencia no era probable en la región por tratarse de un grupo típico de ambientes más húmedos (R. Torres-Colín, com. pers.), *Phaseolus oligospermus* (Fabaceae), especie previamente conocida desde Chiapas hasta Costa Rica (A. Delgado, com. pers.), y *Aristolochia anguicida*, cuya distribución conocida se restringía a Centro y Sudamérica, por lo que representa un nuevo registro para el país (B. González, com. pers.). Además, algunos ejemplares recolectados parecen representar nuevas especies para la ciencia.

A pesar de la gran heterogeneidad vegetacional de Nizanda, llama la atención que la selva baja caducifolia espinosa no sea conspicua en la región de estudio, ya que Rzedowski (1978) y Pennington y Sarukhán (1998) la citan como la vegetación predominante en la región istmeña. La presencia de individuos dispersos de *Pereskia lychnidiflora* (Cactaceae) sugiere que hubo comunidades de este tipo en las partes bajas de la cuenca del Río Verde, donde la vegetación original ha sido reemplazada casi completamente por campos agrícolas. Por esta razón la selva baja caducifolia espinosa fue excluida en este trabajo, a pesar de que todavía persisten extensiones considerables de ella en la Planicie Costera del Istmo.

La heterogeneidad de la cubierta vegetal de Nizanda es un factor clave en la determinación de la riqueza de su flora. Los resultados de este estudio no permiten resolver las numerosas incógnitas acerca de las causas de los patrones vegetacionales observados, pero sí formular algunas hipótesis. Por ejemplo, el predominio de las Poaceae y Cyperaceae en las sabanas podría estar relacionado con la resistencia de muchas especies de estos grupos al fuego y a las limitaciones hídricas y nutricionales, factores que parecen operar fuertemente en las cimas de los lomeríos de esquistos. De manera análoga, la abundancia de plantas clonales en el matorral xerófilo podría indicar que existen limitaciones para el establecimiento a partir de semillas, y la presencia de plantas crasas perennifolias podría estar correlacionada con una baja fertilidad y con la ausencia de fuegos recurrentes en este tipo de vegetación.

Las plantas epífitas muestran patrones que se ajustan a predicciones teóricas, como el incremento de su abundancia y diversidad hacia elevaciones mayores (Benzing, 1990), en particular en el Cerro Verde (± 500 m s.n.m.) y otros cerros kársticos, sobre todo en sus laderas orientadas al norte. Sin embargo, estas plantas también presentan patrones que carecen de una explicación aparente. Por ejemplo, los sitios con mayor diversidad de epífitas son los escarpes calizos, incluyendo a los matorrales xerófilos y a la SBCr. Este fenómeno puede estar relacionado de forma compleja con factores tan variados como la incidencia del viento, el

balance de radiación, el tipo de sustrato y la abundancia de árboles hospederos, entre los que *Comocladia engleriana* (Anacardiaceae) juega un papel importante.

Las Cactaceae constituyen otro grupo de plantas con patrones complejos de distribución en Nizanda. Sólo unas cuantas especies de esta familia están ampliamente distribuidas en la región, como es el caso de *Nopalea karwinskiana*, *Pachycereus pecten-aboriginum* y *Pilosocereus collinsii*. Sin embargo, es más común que las especies muestren preferencias por algún ambiente particular. Por ejemplo, tanto en la SBCr como en el MX de los cerros kársticos, donde los cactus son muy abundantes, se reconocieron muchas especies exclusivas de esos ambientes: *Cephalocereus nizandensis*, *Mammillaria albilanata*, *Neobuxbaumia scoparia*, *Pereskopsis kellermannii* y *Selenicereus coniflorus*. Otras cactáceas que están completamente ausentes de la vegetación de terrenos kársticos también se restringen a ambientes específicos. Tal es el caso de *Melocactus ruestii*, típicamente presente en las sabanas, y de *Pereskia lychnidiflora*, que como se mencionó, sus pocos individuos se restringen a lo que parecen ser remanentes de selva baja caducifolia espinosa.

Una peculiaridad notable de la flora de Nizanda es la presencia de elementos propios de ambientes más frescos, por ejemplo *Cattleya aurantiaca* (Orchidaceae), *Echeveria acutifolia* (Crassulaceae), *Encyclia hanburii* (Orchidaceae), *Jatropha oxacana* (Euphorbiaceae) y *Tillandsia setacea* (Bromeliaceae). Aunque esta situación puede representar una respuesta actual al efecto refrescante del viento, su explicación también podría tener un componente histórico.

Un aspecto de la flora de Nizanda que plantea muchas interrogantes es el relativo a sus nexos fitogeográficos. La presencia de especies indicativas de relaciones con la porción centro-occidental de México (Valle de Tehuacán-Cuicatlán, Cuenca del Río Balsas y la vertiente del Pacífico), con el Golfo de México, con el sureste del país, y con América Central, hacen que este asunto amerite a futuro un análisis cuidadoso, y aquí sólo se ofrece una interpretación preliminar.

Rzedowski (1978) ubicó al Istmo de Tehuantepec dentro de la Provincia Florística de la Costa del Pacífico, en la Región Caribeña. A una escala más pequeña, García-Mendoza y Torres-Colín (1999) consideran que la vertiente pacífica del Istmo de Tehuantepec forma una región propia y distinta del resto de la Planicie Costera del Pacífico. De acuerdo a esta consideración, se esperaría que Nizanda presentara una mayor afinidad fitogeográfica con las otras regiones istmeñas, y que existieran relaciones subsecuentemente decrecientes con la región Costera de Oaxaca (García-Mendoza y Torres-Colín, 1999), y con lo que Lott y Atkinson (en prensa) definen como la región Centro del Pacífico Mexicano. De acuerdo con la concepción de estos últimos autores, Nizanda pertenecería a un conjunto de entidades fitogeográficas anidadas en orden ascendente que conforman una gran región biogeográfica a lo largo de las costas mexicanas del Océano Pacífico, caracterizada por una gran diversidad florística y un alto nivel de endemismo (Gentry, 1995). No obstante, esta conceptualización biogeográfica no es congruente con la presencia en Nizanda de varias especies propias de la vertiente atlántica, como *Acacia pringlei* (Mimosaceae), *Chamaecrista diphylla* (Caesalpiniaceae), *Euphorbia pteroneura* (Euphorbiaceae), *Neobuxbaumia scoparia* (Cactaceae) y *Pleurothallis digitale* (Orchidaceae).

La presencia de plantas xerófilas en la vegetación de los sitios kársticos de Nizanda (SBCr y MX), particularmente de *Echeveria acutifolia* (Crassulaceae), *Fouquieria formosa* (Fouquieriaceae) y *Jatropha oxacana* (Euphorbiaceae), parece estar relacionada con la existencia hipotética en el pasado de una gran zona semiárida que habría incluido a la cuenca del Balsas y el Valle de Tehuacán-Cuicatlán (González-Medrano y Chiang, 1988), y que probablemente estuvo conectada con la región de Nizanda a través de la cuenca del Río Tehuantepec (Acosta-Castellanos, 1992). Si bien en principio se podría suponer que la ruta de colonización de estas especies fue desde el centro hacia el sur del país, González-Medrano (1996) sugirió que grupos de plantas crasas y rosetófilas de origen neotropical que toleran la aridez y que habitan en paisajes kársticos, como *Agave*, *Echeveria*, *Hechtia* y *Yucca* (todas ellas presentes en el karst de Nizanda), podrían haber colonizado el Desierto Chihuahuense. Esta hipótesis es congruente con la existencia de plantas muy antiguas en ambientes kársticos en el Istmo, por ejemplo *Phragmipedium xerophyticum* (Soto et al., 1990) y sustenta el planteamiento alternativo de que en los terrenos kársticos del Istmo de Tehuantepec permanecen comunidades relictuales como un vestigio del tránsito de la vegetación xerófila en sentido sur a norte.

El Istmo de Tehuantepec ha sido señalado como una región con un alto nivel de endemismo (Lorence y García-Mendoza, 1989). La evaluación del endemismo de una región donde convergen plantas con distintos orígenes biogeográficos requiere de inventarios de diversas áreas y mapas de distribución detallados de las especies. La escasez de este tipo de información dificulta estimar la magnitud de la fracción endémica de la flora de Nizanda. A pesar de ello, hay claros indicios de que el grado de endemismo de estas plantas es muy variable: *Barkeria whartonia* (Orchidaceae) se puede considerar como una planta microendémica, *Agave nizandensis* (Agavaceae) solamente crece en los cerros calizos de la vertiente pacífica del Istmo, y *Pleurothallis digitale* (Orchidaceae) también presenta una distribución restringida pero centrada en la vertiente del Golfo de México. Asimismo, *Zornia megistocarpa* (Fabaceae) sólo se conocía de la localidad tipo en Salina Cruz, mientras que las áreas de distribución de *Lonchocarpus torresorum* y *L. emarginatus* (Fabaceae) están limitadas a las tierras bajas del Istmo de Tehuantepec y la porción alledaña de la costa del Pacífico. Un detalle adicional interesante respecto a las especies endémicas en Nizanda es que éstas se distribuyen diferencialmente entre los varios tipos de vegetación. Por ejemplo, en las comunidades ribereñas prácticamente no hay taxa endémicos, mientras que en la vegetación xerofítica sobre los cerros de caliza (SBCr y MX) este componente es muy conspicuo.

La vegetación de Nizanda manifiesta el papel que ha jugado simultáneamente el Istmo de Tehuantepec a través de la historia de la flora mexicana como punto de contacto y como barrera entre biotas distintas, cuya convivencia enriquece la diversidad de linajes evolutivos presentes en la región. Esto se refleja en la existencia en Nizanda de 119 familias de plantas vasculares registradas hasta ahora. Esta cifra debe compararse con cautela debido a la heterogeneidad en el tratamiento de las familias en los distintos trabajos y porque las áreas estudiadas son de diferente tamaño; sin embargo, es indudable que la riqueza de familias en Nizanda es una de las más altas en relación con otras áreas tropicales estacionales en México. Por ejemplo, en el Cañón del Zopilote se registraron 79 familias (Gual, 1995); en la Laguna de

Mitla, 99 (Lozada, 1994); 103 en la Depresión Central de Chiapas (Reyes-García y Sousa, 1997); 107 en la Estación de Biología Chamela (Lott, 1985); y 124 para toda la región de la Bahía de Chamela (Lott, 1993).

La cubierta vegetal de Nizanda está conformada por un complejo mosaico de diferentes comunidades, asociadas a diferentes condiciones ambientales y de disturbio. La realización de análisis cuantitativos más formales de estas relaciones requiere que los esfuerzos de colecta logren un mejor balance entre los diferentes tipos de vegetación; en este sentido, este estudio puede servir de base para futuras investigaciones que permitan comprender mejor la gran riqueza y complejidad de la flora de la región istmeña.

AGRADECIMIENTOS

Como en todo trabajo de prospección florística en regiones de gran diversidad, la colaboración de los especialistas es fundamental. En este sentido, agradecemos muy sinceramente a las siguientes personas: Gloria Andrade (Mimosaceae), Daniel F. Austin (Convolvulaceae), Ma. Goreti Campos (Boraginaceae), Antonio Carrillo (Poaceae), Javier Castrejón (Cucurbitaceae), Fernando Chiang (Rutaceae), Alfonso Delgado (Fabaceae), Nelly Diego (Cyperaceae y Apocynaceae), Adolfo Espejo (Commelinaceae), Gabriel Flores (Caesalpiniaceae), Rosa Ma. Fonseca (Anacardiaceae, Hippocrateaceae y Salicaceae), Susana Gama (*Stylosanthes*), Abisai García (Liliopsida), Ma. Teresa Germán (Meliaceae), Rosa E. González (Acanthaceae), Rosaura Grether (Mimosaceae), Guillermo Ibarra (Moraceae), Jaime Jiménez (Euphorbiaceae), Rolando Jiménez (Orchidaceae), Rafael Lira (Cucurbitaceae), Lilián López (Crassulaceae), Liliana I. López (varias), Francisco Lorea (Lauraceae), Antonio Lot (Lemnaceae), Lucio Lozada (Asclepiadaceae y otras), Martha Martínez (Euphorbiaceae), Esteban Martínez (Bignoniaceae), Isidro Méndez (Scrophulariaceae), Michael Nee (Solanaceae), Rodolfo Noriega (Rubiaceae), Helga Ochoterena (Rubiaceae), Darisol Pacheco (Poaceae), Hermilo Quero (Arecaceae), Ivón M. Ramírez (Bromeliaceae), Francisco Ramos (Buxaceae), Clara Ramos (Asteraceae), Antonio Reyes (Nyctaginaceae), Jerónimo Reyes (Cactaceae), Jon Ricketson (Myrsinaceae), Lourdes Rico (Mimosaceae), Gerardo Salazar (Orchidaceae), Ivonne Sánchez (Amaranthaceae), Jorge Sánchez (Poaceae), Miguel A. Soto (Orchidaceae), Mario Sousa (leguminosas), Oswaldo Téllez (Dioscoreaceae y leguminosas), Rafael Torres (leguminosas), Leticia Torres (*Macropodium*), Ernesto Velázquez (Pteridophyta), José Luis Villaseñor (Asteraceae) y Tom Wendt (Polygalaceae).

Mario Sousa y el personal del Herbario Nacional (MEXU) otorgaron numerosas facilidades para el desarrollo del trabajo. Fernando Chiang, Emily Lott, Armando Luis, Mario Sousa, Rafael Torres, José Luis Villaseñor y dos revisores anónimos hicieron valiosas observaciones a versiones preliminares de este manuscrito. Oswaldo Nuñez, Edwin Lebrija, Liliana López, Adriana Osnaya y Balam Pérez participaron en el trabajo de campo. La colaboración de Marco Antonio Romero fue fundamental para el manejo de la base de datos. Los habitantes de Nizanda brindaron en todo momento su apoyo para la realización del trabajo de campo; un agradecimiento muy especial merece la familia Reyes Manuel. Este estudio fue

posible gracias al apoyo financiero otorgado por la CONABIO (proyectos G018 y L085). El primer autor agradece al Fondo Mexicano para la Conservación de la Naturaleza por la beca otorgada.

LITERATURA CITADA

- Anónimo. 1981a. Atlas nacional del medio físico. Secretaría de Programación y Presupuesto. México, D.F. 223 pp.
- Anónimo. 1984a. Carta de efectos climáticos regionales mayo-octubre. Juchitán E15-10 D15-1, escala 1:250,000. Secretaría de Programación y Presupuesto, México, D.F.
- Anónimo. 1984b. Carta de efectos climáticos regionales noviembre-abril. Juchitán E15-10. D15-1, escala 1:250,000. Secretaría de Programación y Presupuesto, México, D.F.
- Anónimo. 1988a. Ciudad Ixtepec E15C63, escala 1:50,000. Carta topográfica. Instituto Nacional de Estadística, Geografía e Informática.
- Anónimo. 1988b. Santo Domingo E15C64, escala 1:50,000. Carta topográfica. Instituto Nacional de Estadística, Geografía e Informática.
- Anónimo. sin fecha. Juchitán E15-10, D15-1, escala 1:250,000. Carta topográfica. Instituto Nacional de Estadística, Geografía e Informática.
- Acosta-Castellanos, S. 1992. La parte alta de la cuenca del Río Tehuantepec, Oaxaca: flora, comunidades y relaciones fitogeográficas. Tesis (Maestría en Ciencias), Escuela Nacional de Ciencias Biológicas, Instituto Politécnico Nacional. México, D.F. 82 pp.
- Benzing, D.H. 1990. Vascular epiphytes. General biology and related biota. Cambridge University Press. Nueva York. 354 pp.
- Bravo, H. y T. MacDougall. 1958. Revisión del género *Neodawsonia*. Anales Inst. Biol. Univ. Nac. Autón. México, Ser. Bot. 29: 73-87.
- Brummitt, R.K. y C.E. Powell (eds.). 1992. Authors of plant names. The Royal Botanic Gardens. Kew. 732 pp.
- Chelton, D.B., M.H. Freilich y S.K. Esbensen. Sin fecha. Satellite observations of the wind jets off Central America. Oregon State University.
(www.oce.orst.edu/po/research/windjets/index.html)
- Cronquist, A. 1981. An integrated system of classification of flowering plants. Columbia University Press. Nueva York. 1262 pp.
- Cutak, L. 1951. A new dwarf Mexican *Agave*. Cact. Succ. J. (US) 23: 143-145.
- Dahlgren, R.M.T., H.T. Clifford y P.F. Yeo. 1985. The families of the Monocotyledons. Structure, evolution, and taxonomy. Springer-Verlag. Berlín. 520 pp.
- Duellman, W.E. 1960. A distributional study of the amphibians of the Isthmus of Tehuantepec, Mexico. Univ. Kansas Pub. 13: 19-72.
- García, E. 1988. Modificaciones al sistema de clasificación climática de Köppen. 4a edición. Edición de la autora. México, D.F. 219 pp.

- García-Mendoza, A. y R. Torres-Colín. 1999. Estado actual del conocimiento sobre la flora de Oaxaca, México. In: Vásquez Dávila, M. A. (ed.). Sociedad y naturaleza en Oaxaca 3. Instituto Tecnológico Agropecuario de Oaxaca. Oaxaca. pp. 50-86.
- Gentry, A.H. 1995. Diversity and floristic composition of neotropical dry forests. In: Bullock, S.H., H.A. Mooney y E. Medina (eds.). Seasonally dry tropical forests. Cambridge University Press, Cambridge. pp.146-194.
- Goldman, E.A. 1951. Biological investigations in Mexico. Smithsonian Misc. Col. 115: 1-476.
- González-Medrano, F. 1996. Algunos aspectos de la evolución de la vegetación de México. Bol. Soc. Bot. México 58: 129-136.
- González-Medrano, F. y F. Chiang. 1988. Diversidad florística y fitogeografía de las zonas áridas del centro y del sur de México. Simposio sobre diversidad biológica de México. Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México. México, D.F. pp. 20-21.
- Gual, M. 1995. Estudios florísticos de Guerrero No. 6. Cañón del Zopilote (Área Ventana Vieja). In: Diego-Pérez, N. y R. Fonseca (eds.). Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México. México, D.F. 39 pp.
- Jáuregui, E. 1984. El clima de Salina Cruz, Oax. En: El puerto industrial de Salina Cruz, Oaxaca. Seminario Franco-Mexicano, julio 1982. Instituto de Geografía, UNAM y Centro de Investigaciones y Documentación de América Latina (CREDAL/CNRS). México, D.F. 187 pp.
- Lorence, D.H. y A. García-Mendoza, 1989. Oaxaca, Mexico. In: Campbell, D.G. y H.D. Hammond (eds.). Floristic inventory of tropical countries: the status of plant systematics, collections, and vegetation, plus recommendations for the future. New York Botanical Garden. Nueva York. pp. 253-269.
- Lott, E.J. 1985. Listados florísticos de México III. La Estación de Biología de Chamela Jalisco. Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México. México, D.F. 47 pp.
- Lott, E.J. 1993. Annotated checklist of the vascular flora of the Chamela Bay region, Jalisco, Mexico. Occas. Pap. Calif. Acad. Sci. 148: 1-60.
- Lott, E.J. y T.H. Atkinson. En prensa. Biodiversidad y fitogeografía de Chamela-Cuixmala, Jalisco. En: F.A. Noguera; J. Vega y M. Quesada. (eds.). Historia natural de Chamela. Instituto de Biología. Universidad Nacional Autónoma de México, México, D.F.
- Lozada, L. 1994. Estudios florísticos de Guerrero No. 2. Laguna de Mitla. In: Diego-Pérez, N. y R. Fonseca (eds.). Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México. México, D. F. 44 pp.
- Matuda, E. 1959. Nuevas especies *Anthurium* de Oaxaca. Bol. Soc. Bot. México 24: 35-38.
- Miranda, F. y E. Hernández-X. 1963. Los tipos de vegetación en México y su clasificación. Bol. Soc. Bot. México 28: 29-179.
- Moran, R.C. y R. Riba (eds.). 1995. Volumen I. Psilotaceae a Salviniaceae. In: Davidse, G., M. Sousa y S. Knapp (eds.). Flora Mesoamericana. Universidad Nacional Autónoma de México, Missouri Botanical Garden y The Natural History Museum (London). México, D.F. 470 pp.
- Pennington, T.D. y J. Sarukhán. 1998. Manual para la identificación de los principales árboles tropicales de México. Universidad Nacional Autónoma de México y Fondo de Cultura Económica, México, D.F. 517 pp.

- Pérez-García, E.A., C. Gallardo y J. Meave. 1998a. Floristic differentiation within and between xerophytic habitat islands in a seasonally dry forest region. Abstracts of the 1998 Annual Meeting of the Association for Tropical Biology and 49th Annual Meeting of the American Institute of Biological Sciences, Baltimore, Maryland, agosto 2-6, 1998.
- Pérez-García, E.A., C. Gallardo y J. Meave. 1998b. Heterogeneidad vegetacional en un paisaje complejo del trópico estacionalmente seco en el Istmo de Tehuantepec, Oaxaca. Libro de Resúmenes, VII Congreso Latinoamericano de Botánica y XIV Congreso Mexicano de Botánica, 18 al 24 de octubre de 1998. Sociedad Botánica de México. México, D.F. pp. 235.
- Peterson, A.T., J. Soberón y V. Sánchez-Cordero. 1999. Conservatism of ecological niches in evolutionary time. *Science* 285: 1265-1267.
- Reyes-García, A. y M. Sousa. 1997. Listados florísticos de México XVII. Depresión Central de Chiapas. La selva baja caducifolia. Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México. México, D.F. 41 pp.
- Rodrigo Álvarez, L. 1994. Geografía general del estado de Oaxaca. Carteles Editores. Oaxaca. 456 pp.
- Rzedowski, J. 1978. Vegetación de México. Editorial Limusa. México, D.F. 432 pp.
- Soto, M.A., G. Salazar y E. Hágsater. 1990. *Phragmipedium xerophyticum*, una nueva especie del sureste de México. *Orquídea (Méx.)* 12: 1-10
- Soto-Arenas, M.A. 1993. *Barkeria melanocaulon* y *Barkeria whartoni*. *Orquídea (Méx.)* 13: 233-244.
- Torres-Colín, L. M. 1989. Estudio florístico y descripción de la vegetación del cerro Guiengola, en el Istmo de Tehuantepec, Oaxaca. Tesis de licenciatura, Escuela Nacional de Estudios Profesionales Iztacala, Universidad Nacional Autónoma de México. Iztacala. 81 pp.
- Torres-Colín, R., L. Torres-Colín, P. Dávila-Aranda y J.L. Villaseñor-Ríos. 1997. Listados florísticos de México XVI. Flora del Distrito de Tehuantepec, Oaxaca. Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México. México, D.F. 68 pp.
- Wendt, T. 1998. Composición, afinidades florísticas y orígenes de la flora arbórea del dosel de los bosques tropicales húmedos de la vertiente mexicana del Atlántico. In: Ramamoorthy, T.P., R. Bye, A. Lot y J. Fa (comps.). *Diversidad biológica de México. Orígenes y distribución*. Universidad Nacional Autónoma de México. México, D.F. pp. 581-664.
- Williams, L. 1939. Árboles y arbustos del Istmo de Tehuantepec, México. *Lilloa* 4: 137-171.
- Zizumbo, D. y P. Colunga. 1980. La utilización de los recursos naturales entre los huaves de San Mateo del Mar, Oaxaca. Tesis de Licenciatura, Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México. México, D.F. 375 pp.

APÉNDICE Vegetación y Flora de Nizanda, Oaxaca México, *Acta Botanica Mexicana* 56:19-88

Lista florística de la región de Nizanda, Oaxaca. Se indica el tipo de vegetación donde se recolectaron los ejemplares. SAB = sabana, SBC = selva baja caducifolia, ME = matorral espinoso, MX = matorral xerófilo, SM = selva mediana, BG = bosque de galería, VA = vegetación acuática, VS = vegetación secundaria, * = no registrado en Torres-Colín *et al.* (1997), (*) = ausente en dicha obra pero encontrado recientemente en el Distrito de Tehuantepec (R. Torres-Colín, com. pers.), CGH = Claudia Gallardo Hernández, ELT = Edwin Lebrija Trejos, LLO = Liliana López Olmedo, JM = Jorge Meave, AOP = Adriana Osnaya Palomares, EAPG = Eduardo A. Pérez-García.

FAMILIAS, ESPECIES Y COLECTAS		TIPO DE VEGETACIÓN							
		SAB	SBC	ME	MX	SM	BG	VA	VS
PTERIDOPHYTA									
ASPLENIACEAE									
*	<i>Asplenium hoffmannii</i> Hieron. CGH 1915, EAPG 2010					X			
LOMARIOPSIDACEAE									
*	<i>Bolbitis portoricensis</i> (Spreng.) Hennisman EAPG 2008					X			
POLYPODIACEAE									
*	<i>Microgramma nitida</i> (J. Sm.) A. R. Sm. EAPG 1262				X				
	<i>Niphidium crassifolium</i> (L.) Lellinger EAPG 2009					X			
PTERIDACEAE									
*	<i>Acrostichum danaeifolium</i> Langsd. et Fisch. EAPG 1089							X	
*	<i>Adiantum deflectens</i> Mart. CGH 1900		X						
*	<i>Adiantum lunulatum</i> Burm. f. ELT 38, JM 2312		X			X			
	<i>Adiantum princeps</i> T.Moore CGH 1923, JM 2107, EAPG 1492		X			X			
*	<i>Adiantum tetraphyllum</i> Humb. et Bonpl. ex Willd. CGH 1916					X			
*	<i>Adiantum villosum</i> L. EAPG 1493					X			
*	<i>Ceratopteris thalictroides</i> (L.) Brongn. CGH 1965, EAPG 1033							X	
*	<i>Cheilanthes alabamensis</i> (Buckley) Kunze CGH 1834, EAPG 1147				X				
*	<i>Cheilanthes lozanii</i> (Maxon) R. M. Tryon et A. F. Tryon ELT 33, EAPG 1788		X			X			
*	<i>Cheiloplecton rigidum</i> (Sw.) Fée var. <i>rigidum</i> LLO 64, JM 2347	X							
*	<i>Hemionitis pinnatifida</i> Baker ELT 31					X			

FAMILIAS, ESPECIES Y COLECTAS			TIPO DE VEGETACIÓN							
			SAB	SBC	ME	MX	SM	BG	VA	VS
*	<i>Megalastrum pulverulentum</i> (Poir.) A. R. Smith et R. C. Moran EAPG 1417			X						
	<i>Pityrogramma calomelanos</i> (L.) Link EAPG 1416			X						
*	<i>Pityrogramma dealbata</i> (C.Presl) R. M. Tryon EAPG 2000						X			
	<i>Tectaria heracleifolia</i> (Willd.) Underw. EAPG 1471, 2014						X			
THELYPTERIDACEAE										
*	<i>Macrothelypteris torresiana</i> (Gaudich.) Ching EAPG 1215, 2001						X			
*	<i>Thelypteris hispidula</i> (Decne) C.F.Reed EAPG 1487, 2012						X			
SCHIZAEACEAE										
*	<i>Anemia</i> aff. <i>familiaris</i> Mickel EAPG 1956		X							
*	<i>Anemia hirsuta</i> (L.) Sw. EAPG 2043		X							
*	<i>Lygodium venustum</i> Sw. EAPG 1552, 1736		X							
CYCADOPHYTA										
ZAMIACEAE										
*	<i>Zamia loddigesii</i> Miq. var. <i>spartea</i> (A.DC.) Schuster JMC 2388		X				X			
MAGNOLIOPHYTA										
MAGNOLIOPSIDA										
ACANTHACEAE										
	<i>Aphelandra scabra</i> (Vahl) Sm. CGH 2329, JM 1869			X						
*	<i>Aphelandra schiedeana</i> Schltdl. et Cham. EAPG 1428			X						
	<i>Barleria oenotheroides</i> Dum.Cours. EAPG 1049, 1413			X						
	<i>Bravaisia integerrima</i> (Spreng.) Standl. JM 1938, EAPG 1099			X			X			
	<i>Holographis leticiana</i> T.F.Daniel EAPG 1440			X						
	<i>Justicia caudata</i> A.Gray CGH 2285, 2335		X	X						
	<i>Ruellia inundata</i> Kunth CGH 2324			X						
	<i>Ruellia pringlei</i> Fernald EAPG 1139, 1352			X			X			
	<i>Tetramerium obovatum</i> T.F.Daniel EAPG 1461			X						

FAMILIAS, ESPECIES Y COLECTAS

TIPO DE VEGETACIÓN

	SAB	SBC	ME	MX	SM	BG	VA	VS
ACHATOCARPACEAE								
<i>Achatocarpus nigricans</i> Triana JM 1806					X			
AIZOACEAE								
* <i>Trianthema portulacastrum</i> L. JM 2337								X
AMARANTHACEAE								
<i>Alternanthera mexicana</i> Moq. CGH 1649					X			
<i>Alternanthera pycnantha</i> (Benth.) Standl. CGH 1698, EAPG 922, 1363		X			X			
<i>Alternanthera</i> aff. <i>pycnantha</i> (Benth.) Standl. CGH 1631					X			
* <i>Amaranthus scariosus</i> Benth. CGH 1971		X						
* <i>Chamissoa acuminata</i> Mart. var. <i>swansonii</i> Sohmer EAPG 735, 902		X			X			
* <i>Gomphrena globosa</i> L. EAPG 1534, 1535								X
<i>Iresine calea</i> (Ibáñez) Standl. EAPG 1074		X						
* <i>Iresine</i> aff. <i>diffusa</i> Humb. et Bonpl. ex Willd. CGH 1685		X						
* <i>Iresine</i> aff. <i>interrupta</i> Benth. EAPG 995								X
* <i>Iresine</i> sp. EAPG 900, 934		X						
<i>Lagrezia monosperma</i> (Rose) Standl. CGH 1637, 1651, 1700, 1689, EAPG 746, 820, 890,		X		X	X			
ANACARDIACEAE								
<i>Comocladia engleriana</i> Loes. EAPG 951, 1028, 1056		X		X				
<i>Pseudosmodingium multifolium</i> Rose EAPG 719, 953				X				
* <i>Spondias purpurea</i> L. CGH 1601, 1985, EAPG 1054, 1678		X						X
* <i>Spondias radlkoferi</i> Donn.Sm. CGH 1607, EAPG 1098, 1496					X			
ANNONACEAE								
* <i>Annona reticulata</i> L. CGH 1626					X			
<i>Annona squamosa</i> L. CGH 1452, 1498, JM 1817, 1877, EAPG 1156		X			X			
(*) <i>Malmea depressa</i> (Baill.) R.E.Fr. CGH 1450, 1625, JM 1812, 2283, EAPG 732, 867, 942, 1157, 1476, 1702		X			X			
<i>Sapranthus microcarpus</i> (Donn.Sm.) R.E.Fr. CGH 1669, JM 1820, EAPG 862, 905, 1150		X			X			

FAMILIAS, ESPECIES Y COLECTAS		TIPO DE VEGETACIÓN							
		SAB	SBC	ME	MX	SM	BG	VA	VS
APOCYNACEAE									
	<i>Aspidosperma megalocarpon</i> Müll.Arg. CGH 1558					X			
	<i>Haplophyton cimicidum</i> A.DC. CGH 1678, 1847, 2262, 2323, JM 1783, 2292, EAPG 1236		X			X			
*	<i>Mesechites trifida</i> (Jacq.) Muell.Arg. EAPG 2035					X			
	<i>Plumeria rubra</i> L. f. <i>acutifolia</i> (Poir.) Woodson CGH 1527, 1565, JM 1793, 2150	X	X	X					
	<i>Prestonia mexicana</i> A DC. EAPG 1901		X						
	<i>Rauvolfia tetraphylla</i> L. JM 1927, EAPG 930, 1096, 1741		X			X			
*	<i>Stemmadenia eubracteata</i> Woodson CGH 1912, EAPG 1482					X			
	<i>Stemmadenia obovata</i> (Hook. et. Arn.) K.Schum. CGH 1461, 1568, 1922, EAPG 739, 1134, 1177, 1475		X			X			
*	<i>Tabernaemontana alba</i> Mill. EAPG 1734					X			
*	<i>Tabernaemontana chrysocarpa</i> S.F.Blake EAPG 1244					X			
	<i>Thevetia plumeriifolia</i> Benth. CGH 1557, EAPG 856		X			X			
ARISTOLOCHIACEAE									
*	<i>Arsitolochia anguicida</i> Jacq. EAPG 2082		X						
ASCLEPIADACEAE									
	<i>Asclepias oenotheroides</i> Cham. et Schltld. CGH 1468, 2290, EAPG 1543	X	X						
*	<i>Cynanchum racemosum</i> (Jacq.) Jacq. var. <i>unifarium</i> (Scheele) Sundell EAPG 1214, 1831		X						
	<i>Gonolobus barbatus</i> Kunth CGH 1695, 2317, EAPG 973, 1010, 1228					X	X		X
*	<i>Macroscepis diademata</i> (Ker Gawl.) W.D.Stevens CGH 1608, 1926, 2289, EAPG 1009		X			X	X		X
	<i>Marsdenia coulteri</i> Hemsl. CGH 1596, JM 1914, EAPG 829, 853, 970, 1107, 1137, 1724		X			X			
	<i>Marsdenia mexicana</i> Decne. EAPG 1804		X						
*	<i>Marsdenia gallardoae</i> Lozada-Pérez EAPG 1504, 1625		X	X					
*	<i>Marsdenia zimapanica</i> Hemsl. EAPG 1114, 1229					X			
*	<i>Matelea crenata</i> (Vail) Woodson CGH 1696					X			
	<i>Matelea cyclophylla</i> (Standl.) Woodson CGH 1430, JM 1768, EAPG 877		X						

FAMILIAS, ESPECIES Y COLECTAS

TIPO DE VEGETACIÓN

	SAB	SBC	ME	MX	SM	BG	VA	VS
<i>Matelea rupestris</i> (Brandegge) Woodson JM 2323, EAPG 1503		X						
* <i>Metastelma lanceolatum</i> Schltr. LLO 52, EAPG 1770	X							
* <i>Metastelma macropoda</i> Greenm. CGH 2276	X							
* <i>Metastelma multiflorum</i> S.Watson CGH 1936, 1975, 2292, 2302, JM 2127	X							
* <i>Sarcostemma bilobum</i> Hook et Arn. EAPG 2013, 2038, JM 2413						X		
<i>Sarcostemma clausum</i> (Jacq.) Schult. EAPG 1755								X
ASTERACEAE								
* <i>Acourtia</i> sp. nov. ined. EAPG 1438		X						
<i>Adenophyllum aurantium</i> (L.) Strother EAPG 1418, 1420, 1728		X						X
* <i>Ageratina crassiramea</i> (B.L.Rob.) R.M. King et H.Rob. EAPG 1079		X						
* <i>Ageratum microcephalum</i> Hemsl. CGH 2308	X							
* <i>Baccharis salicifolia</i> (Ruiz et Pav.) Pers. EAPG 1638						X		
<i>Bidens squarrosa</i> Kunth EAPG 1364, 1570, 1667	X	X	X					
<i>Brickellia diffusa</i> (Vahl) A.Gray EAPG 880, 1682		X						
<i>Calea urticifolia</i> (Mill.) DC. var. <i>urticifolia</i> EAPG 1582, 1669	X		X					
* <i>Chromolaena breedlovei</i> R.M.King et H.Rob. EAPG 1694		X						
<i>Chromolaena collina</i> (DC.) R.M. King et H. Rob. JM 2379, EAPG 1356						X		
<i>Chromolaena odorata</i> (L.) R.M.King et H.Rob. EAPG 921						X		
* <i>Eclipta prostrata</i> (L.) L. EAPG 1756								X
* <i>Espejoa mexicana</i> DC. EAPG 1833		X						
<i>Fleischmannia pycnocephala</i> (Less.) R.M.King et H.Rob. EAPG 1415		X						
<i>Koanophyllum solidaginoides</i> (Kunth) R.M.King et H.Rob. JM 1804, EAPG 737		X				X		
<i>Lasianthaea fruticosa</i> (L.) K.M.Becker var. <i>fruticosa</i> JM 1824, 1868		X						
* <i>Melampodium sericeum</i> Lag. CGH 2286, LLO 60, JM 2344,	X							
<i>Milleria quinqueflora</i> L. ELT 63						X		

FAMILIAS, ESPECIES Y COLECTAS		TIPO DE VEGETACIÓN							
		SAB	SBC	ME	MX	SM	BG	VA	VS
	<i>Montanoa tomentosa</i> Cerv. subsp. <i>microcephala</i> (Sch.Bip.) V.A.Funk EAPG 789, 857, 1350		X			X			
	<i>Parthenium hysterophorus</i> L. EAPG 1556		X						
*	<i>Pectis linearis</i> La Llave LLO 63	X							
	<i>Pectis saturejoides</i> (Mill.) Sch.Bip. CGH 1974, 2275, JM 2124, EAPG 1328, 1397, 1409	X							
	<i>Perymenium grande</i> Hemsl. var. <i>nelsonii</i> (B.L.Rob. et Greenm.) J.J.Fay CGH 2257, EAPG 1662		X	X					
*	<i>Perymenium</i> aff. <i>grande</i> Hemsl. JM 2364			X					
*	<i>Pittocaulon velatum</i> (Greenm.) H.Rob. et Brettell var. <i>tzimolensis</i> (T.M. Barkley) B.L.Clark CGH 1477, EAPG 1385				X				
*	<i>Porophyllum macrocephalum</i> DC. EAPG 1620				X				
	<i>Porophyllum punctatum</i> (Mill.) S.F.Blake CGH 2280, JM 1787, EAPG 1608, 1685	X	X	X					
	<i>Roldana eriophylla</i> (Greenm.) H.Rob. et Brettell CGH 1487, EAPG 959		X						
	<i>Simsia villasenorii</i> D.M. Spooner LLO 59, JM 2271	X							
	<i>Sinclairia andrieuxii</i> (DC.) H.Rob. et Brettell CGH 1598		X						
*	<i>Stenocephalum jucundum</i> (Gleason) H.Rob. EAPG 1564	X							
*	<i>Stevia connata</i> Lag. EAPG 1843	X							
	<i>Tithonia tubiformis</i> (Jacq.) Cass. EAPG 745								X
	<i>Tridax procumbens</i> L. JM 1861, EAPG 1425, 1545		X						X
	<i>Trixis inula</i> Crantz EAPG 1422		X						
	<i>Verbesina abscondita</i> Klatt EAPG 799		X						
	<i>Verbesina oaxacana</i> DC. CGH 2261		X						
*	<i>Verbesina persicifolia</i> DC. EAPG 1837		X						
	<i>Vernonanthura oaxacana</i> (Sch.Bip. ex Klatt) H.Rob. EAPG 912					X			
*	<i>Viguiera tenuis</i> A. Gray EAPG 1636	X							
*	<i>Wamalchitamia strigosa</i> (DC.) Strother ELT 37	X							
	<i>Wedelia acapulcensis</i> Kunth var. <i>tehuantepecana</i> (B.L.Turner) Strother CGH 2274, EAPG 714, 1524, 1566	X		X		X			

FAMILIAS, ESPECIES Y COLECTAS

TIPO DE VEGETACIÓN

	SAB	SBC	ME	MX	SM	BG	VA	VS
<i>Zinnia flavicoma</i> (DC.) Olorode et A.M.Torres JM 2349	X							
<i>Zinnia cf. peruviana</i> (L.) L. LLO 98	X							
BASELLACEAE								
<i>Anredera vesicaria</i> (Lam.) C.F.Gaertn. EAPG 1650						X		
BIGNONIACEAE								
<i>Adenocalymma inundatum</i> C.Mart. ex DC. CGH 1647, JM 1760, 2327, EAPG 1103		X			X			X
<i>Amphilophium paniculatum</i> (L.) Kunth CGH 1495, 1550		X						
* <i>Anemopaegma chrysanthum</i> Dugand CGH 1909					X			
* <i>Arrabidaea costaricensis</i> (Kränzl.) A.H. Gentry CGH 1599, 1614, 2352, EAPG 761, 812, 1175, 2107		X			X			
<i>Arrabidaea floribunda</i> (Kunth) Loes. CGH 1555, 1618, 2341, 2351, JM 1832		X			X			
<i>Arrabidaea patellifera</i> (Schltdl.) Sandw. CGH 2362, JM 1794, EAPG 1342, 1599	X	X						X
<i>Astianthus viminalis</i> (Kunth) Baill. ELT 55, JM 2132, EAPG 1007						X		
<i>Crescentia alata</i> Kunth CGH 2313		X						
<i>Cydista potosina</i> (K.Schum. et Loes.) Loes. EAPG 1341		X						
* <i>Godmania aesculifolia</i> (Kunth) Standl. EAPG 1693		X						
<i>Mansoa hymenaea</i> (DC.) A.H. Gentry EAPG 939					X			
* <i>Mansoa verrucifera</i> (Schltdl.) A.H. Gentry EAPG 1558					X			
* <i>Melloa quadrivalvis</i> (Jacq.) A.H. Gentry EAPG 1498					X			
<i>Pithecoctenium crucigerum</i> (L.) A.H.Gentry JM 1859, EAPG 927		X			X			
<i>Tabebuia chrysantha</i> (Jacq.) G.Nicholson EAPG 1053		X						
<i>Tabebuia impetiginosa</i> (Mart. ex DC.) Standl. CGH 2356, EAPG 734		X						
* <i>Tabebuia pentaphylla</i> (L.) Hemsl. EAPG 1444					X			
<i>Tecoma stans</i> (L.) Kunth JM 1891				X				
BIXACEAE								
<i>Cochlospermum vitifolium</i> (Willd.) Spreng. CGH 1650		X						

FAMILIAS, ESPECIES Y COLECTAS		TIPO DE VEGETACIÓN							
		SAB	SBC	ME	MX	SM	BG	VA	VS
BOMBACACEAE									
	<i>Ceiba parvifolia</i> Rose		X						
	EAPG 944, 1088								
*	<i>Ceiba grandiflora</i> Bartlett		X						
	CGH 1885								
	<i>Pseudobombax ellipticum</i> (Kunth) Dugand		X						
	CGH 1980, EAPG 1029								
BORAGINACEAE									
	<i>Bouyeria</i> aff. <i>andrieuxii</i> (DC.) Hemsl.		X						
	EAPG 1314								
(*)	<i>Bouyeria purpusii</i> Brandege		X						
	CGH 1552, 1856, 1867, EAPG 1118, 1203								
	<i>Cordia curassavica</i> (Jacq.) Roem. et Schult.	X	X			X			
	JM 1792, 1854, 2314, EAPG 715								
	<i>Cordia dentata</i> Poir		X			X			
	CGH 1694, JM 1771, 1902								
	<i>Cordia gerascanthus</i> L.		X						
	EAPG 964								
	<i>Cordia inermis</i> (Mill.) I.M. Johnst.		X			X			
	CGH 1584, EAPG 1480								
	<i>Cordia oaxacana</i> DC.		X	X					
	CGH 1609, EAPG 897, 1144, 1606								
	<i>Cordia truncatifolia</i> Bartlett	X	X			X			
	JM 2146, 2281, EAPG 1052, 1302, 1304								
	<i>Heliotropium macrostachyum</i> (DC.) Hemsl.		X			X			
	CGH 2320, JM 1840, 2351								
	<i>Heliotropium procumbens</i> Mill.					X			
	EAPG 1299								
	<i>Heliotropium ternatum</i> Vahl	X		X					X
	CGH 1934, JM 1797, 2111, 2153, AOP 220,								
	EAPG 1506, 1591								
	<i>Tournefortia volubilis</i> L.		X						
	EAPG 961								
BURSERACEAE									
*	<i>Bursera arborea</i> (Rose) L. Riley		X			X			
	JM 1865, EAPG 868								
	<i>Bursera bicolor</i> (Willd. ex Schltdl.) Engl.				X				
	EAPG 1192								
	<i>Bursera excelsa</i> (Kunth) Engl.		X						
	JM 1764, 1765, 1878, EAPG 1163, 1368								
	<i>Bursera grandifolia</i> (Schltdl.) Engl.		X						
	CGH 1677, JM 1863								
	<i>Bursera schlechtendalii</i> Engl.		X		X				
	CGH 1520, 1528, 1564, JM 1763, 1880, 2155,								
	EAPG 1046, 1083								
BUXACEAE									
*	<i>Buxus bartlettii</i> Standl.		X						
	JM 2375								

FAMILIAS, ESPECIES Y COLECTAS

TIPO DE VEGETACIÓN

	SAB	SBC	ME	MX	SM	BG	VA	VS
CACTACEAE								
* <i>Acanthocereus horridus</i> Britton et Rose JM 1876		X						
* <i>Cephalocereus nizandensis</i> (Bravo et T.MacDoug.) Buxb. CGH 1531				X				
<i>Epiphyllum phyllanthus</i> (L.) Haw. var. <i>hookeri</i> (Haw.) Kimmach EAPG 1335		X						
<i>Hylocereus undatus</i> (Haw.) Britton et Rose EAPG 1132		X						
* <i>Mammillaria albilanata</i> Backeb. EAPG 878				X				
* <i>Mammillaria voburnensis</i> Scheer var. <i>collinsii</i> (Britton et Rose) Repp. JM 1874, EAPG 798		X		X				
<i>Melocactus ruestii</i> K.Schum. EAPG 1502	X							
* <i>Neobuxbaumia scoparia</i> (Poselg.) Backeb. CGH 1591		X						
<i>Nopalea karwinskiana</i> (Salm-Dyck) K.Schum. CGH 1570				X				
<i>Nyctocereus oaxacensis</i> Britton et Rose JM 2106, EAPG 1232		X						
<i>Opuntia puberula</i> Pfeiff. EAPG 2042		X						
<i>Pachycereus pecten-aboriginum</i> (A.Berger) Britton et Rose EAPG 1441		X						
* <i>Peniocereus fosterianus</i> Cutak var. <i>nizandensis</i> Sánchez-Mej. CGH 1839, EAPG 1171, 1217, 1810		X						
<i>Pereskia lychnidiflora</i> DC. JM 2157			X					
<i>Pereskopsis kellermannii</i> Rose EAPG 957		X						
<i>Pilosocereus collinsii</i> (Britton et Rose) Byles et G.D.Rowley CGH 1590, EAPG 1319			X	X				
<i>Selenicereus coniflorus</i> (Weing.) Britton et Rose EAPG 1218				X				
* <i>Selenicereus testudo</i> (Karw. ex Zucc.) Buxb. CGH 1897		X						
CAESALPINIACEAE								
<i>Bauhinia divaricata</i> L. CGH 1628		X						
<i>Bauhinia seleriana</i> Harms CGH 1534, 1616, 1881, JM 1941		X						
<i>Caesalpinia coriaria</i> (Jacq.) Willd. EAPG 1230, 1330		X						
<i>Caesalpinia eriostachys</i> Benth. EAPG 1003		X						

FAMILIAS, ESPECIES Y COLECTAS		TIPO DE VEGETACIÓN							
		SAB	SBC	ME	MX	SM	BG	VA	VS
	<i>Caesalpinia exostemma</i> DC. EAPG 936, 960		X						X
	<i>Caesalpinia platyloba</i> S. Watson CGH 1502, 1545, EAPG 1775, 1886		X						X
	<i>Caesalpinia pulcherrima</i> (L.) Sw. LLO 92								X
	<i>Caesalpinia sclerocarpa</i> Standl. CGH 1905, JM 2322, EAPG 1547		X			X			
*	<i>Chamaecrista diphylla</i> (L.) Greene LLO 84, EAPG 1583, 1690	X							
	<i>Chamaecrista flexuosa</i> (L.) Greene EAPG 1394, 1510	X							
	<i>Chamaecrista hispidula</i> (Vahl) H.S.Irwin et Barneby AOP 213, EAPG 1061, 1688	X							
	<i>Chamaecrista nictitans</i> (L.) Moench var. <i>jaliscensis</i> (Greenm.) H.S.Irwin et Barneby LLO 77	X							
	<i>Chamaecrista serpens</i> (L.) Greene JM 2142, EAPG 1515	X							
*	<i>Cynometra oaxacana</i> Brandegees JM 1893, 2303, EAPG 790, 863					X			
*	<i>Hymenaea courbaril</i> L. JM 2309		X						
	<i>Parkinsonia aculeata</i> L. EAPG 1311						X		
	<i>Poeppigia procera</i> C.Presl CGH 2358, EAPG 1786		X						
	<i>Senna alata</i> (L.) Roxb. CGH 1997					X			
	<i>Senna atomaria</i> (L.) H.S.Irwin et Barneby CGH 1424, JM 1781, 2280, EAPG 758, 801, 989		X			X			
	<i>Senna fruticosa</i> (Mill.) H.S.Irwin et Barneby CGH 1503, 1882, EAPG 807		X						
	<i>Senna holwayana</i> (Rose) H.S.Irwin et Barneby EAPG 899, 1657		X				X		
	<i>Senna pallida</i> (Vahl) H.S.Irwin et Barneby EAPG 1842		X						
	<i>Senna uniflora</i> (Mill.) H.S.Irwin et Barneby EAPG 1557		X						
CAPPARACEAE									
*	<i>Capparis baducca</i> L. JM 2108, EAPG 1069		X						
	<i>Capparis incana</i> Kunth CGH 1466, 1686, EAPG 1090, 1104, 1120		X			X			
	<i>Capparis indica</i> (L.) Druce CGH 1540, JM 2294, EAPG 1067		X			X			
*	<i>Capparis verrucosa</i> Jacq. EAPG 1042, 1072, 1465		X			X			
	<i>Crateva tapia</i> L. CGH 1456, EAPG 1100, 1473					X	X		
	<i>Forchhammeria pallida</i> Liebm. EAPG 874, 875, 888, 1379, 1472		X			X			

FAMILIAS, ESPECIES Y COLECTAS

		TIPO DE VEGETACIÓN							
		SAB	SBC	ME	MX	SM	BG	VA	VS
	<i>Gynandropsis speciosa</i> (Raf.) DC. JM 1899, EAPG 766		X						
	<i>Morisonia americana</i> L. JM 1754, EAPG 1358		X			X			
	<i>Polanisia viscosa</i> (L.) DC. CGH 1658, JM 1842, 1926		X		X				
CARICACEAE									
	<i>Jacaratia mexicana</i> A.DC. EAPG 819, 845, 969, 971		X						
CECROPIACEAE									
*	<i>Cecropia peltata</i> L. JM 2300, EAPG 1637					X			
CELASTRACEAE									
	<i>Crossopetalum uragoga</i> (Jacq.) Kuntze EAPG 772, 994		X						
*	<i>Rhacoma oxyphylla</i> (S.F.Blake) Standl. CGH 2328		X						
*	<i>Rhacoma scoparia</i> Standl. EAPG 1093					X			
*	<i>Schaefferia frutescens</i> Jacq. CGH 1546		X						
*	<i>Wimmeria confusa</i> Hemsl. EAPG 1675			X					
CHRYSOBALANACEAE									
	<i>Licania arborea</i> Seem. EAPG 1617, 1656					X			
CLUSIACEAE									
	<i>Calophyllum brasiliense</i> Cambess. EAPG 1499					X			
	<i>Rheedia edulis</i> (Seem.) Planch. et Triana JM 1816, EAPG 1430, 1437					X			
COMBRETACEAE									
	<i>Bucida macrostachya</i> Standl. CGH 1434, 1499		X						
*	<i>Combretum decandrum</i> Jacq. EAPG 988					X			
	<i>Combretum farinosum</i> Kunth CGH 1501, CGH 1576		X						
CONNARACEAE									
*	<i>Rourea glabra</i> Kunth EAPG 861					X			
CONVOLVULACEAE									
*	<i>Convolvulus nodiflorus</i> Desr. EAPG sn		X	X					
	<i>Evolvulus alsinoides</i> (L.) L. LLO 97, EAPG 1509	X							

FAMILIAS, ESPECIES Y COLECTAS		TIPO DE VEGETACIÓN							
		SAB	SBC	ME	MX	SM	BG	VA	VS
*	<i>Evolvulus cardiophyllus</i> Schltdl. EAPG 1839		X						
*	<i>Evolvulus sericeus</i> Sw. EAPG 1780	X							
	<i>Ipomoea bracteata</i> Cav. ELT 1, EAPG 825, 854, 873		X			X			
*	<i>Ipomoea capillacea</i> (Kunth) G.Don CGH 2304, EAPG 1848	X							
	<i>Ipomoea hederifolia</i> L. EAPG F56		X	X					
*	<i>Ipomoea lutea</i> Hemsl. JM 1918		X						
	<i>Ipomoea minutiflora</i> (M.Martens et Galeotti) House EAPG 1827		X						
	<i>Ipomoea nil</i> (L.) Roth JM 1852, 1919, EAPG 1374		X			X			
	<i>Ipomoea populina</i> House EAPG 842				X				
*	<i>Ipomoea robinsonii</i> House JM 1850				X				
*	<i>Ipomoea setosa</i> Ker Gawl. CGH 2355, EAPG 774, 792		X			X			
*	<i>Ipomoea suaveolens</i> (M. Martens et Galeotti) Hemsl. CGH 1476, 1515		X						
(*)	<i>Ipomoea trifida</i> (Kunth) G.Don ELT 75						X		
*	<i>Ipomoea variabilis</i> (Schltdl. et Cham.) Choisy EAPG 986					X			
*	<i>Jacquemontia mexicana</i> (Loes.) Standl. et Steyerl. CGH 1646, 2327, EAPG 716		X			X			
	<i>Merremia platyphylla</i> (Fernald) O'Donnell CGH 1644, 2346, EAPG 833		X						
*	<i>Merremia quinquefolia</i> (L.) Hallier f. EAPG 907					X			
(*)	<i>Merremia umbellata</i> (L.) Hallier CGH 1622, 1639, 1657, EAPG 926					X			
*	<i>Turbina corymbosa</i> (L.) Raf. EAPG 937, 993, 1737					X			X
CRASSULACEAE									
	<i>Echeveria acutifolia</i> Lindl. CGH 1676, EAPG 872				X				
CUCURBITACEAE									
	<i>Cayaponia attenuata</i> (Hook. et Arn.) Cogn. EAPG 1057								X
(*)	<i>Cayaponia racemosa</i> (Mill.) Cogn. JM 2385		X						
	<i>Doyerea emetocathartica</i> Grosourdy EAPG 1080		X						
	<i>Ibervillea</i> aff. <i>hypoleuca</i> (Standl.) C.Jeffrey CGH 1437, 1465, 1491, 1506, 1603, 1874, JM 2329, EAPG 1167		X						

FAMILIAS, ESPECIES Y COLECTAS		TIPO DE VEGETACIÓN						
		SAB	SBC	ME	MX	SM	BG	VA VS
*	<i>Ibervillea millspaughii</i> (Cogn.) C. Jeffrey EAPG 802		X					
*	<i>Polyclathra albiflora</i> (Cogn.) C. Jeffrey EAPG 1587							X
	<i>Polyclathra cucumerina</i> Bertol. CGH 1673		X					
*	<i>Rytidostylis gracilis</i> Hook. et Arn. CGH 2338		X					
*	<i>Schizocarpum palmeri</i> Cogn. et Rose JM 1928, EAPG 1222		X					X
	<i>Schizocarpum reflexum</i> Rose EAPG 1532							X
	<i>Sechiopsis distincta</i> Kearns EAPG 2025					X		
EBENACEAE								
*	<i>Diospyros digyna</i> Jacq. CGH 1906					X		
*	<i>Diospyros salicifolia</i> Humb. et Bonpl. ex Willd. EAPG 1226		X					
ERYTHROXYLACEAE								
	<i>Erythroxylum havanense</i> Jacq. EAPG 1109, EAPG 1466					X		
EUPHORBIACEAE								
	<i>Cnidoscolus aconitifolius</i> (Mill.) I.M. Johnst. JM 1758, 1887				X			
	<i>Cnidoscolus megacanthus</i> Breckon CGH 1521		X					
	<i>Cnidoscolus urens</i> (L.) Arthur ELT 57, EAPG 1649							X
	<i>Croton ciliatoglanduliferus</i> Ortega CGH 1510, JM 1833, EAPG 898		X			X		
	<i>Croton fragilis</i> Kunth CGH 1890		X					
	<i>Croton francoanus</i> Müll. Arg. CGH 1548		X					
*	<i>Croton lobatus</i> L. EAPG 1655						X	
	<i>Croton niveus</i> Jacq. CGH 1544, JM 1785, 1836, EAPG 728, 731, 1159		X	X		X		
	<i>Croton ovalifolius</i> Vahl JM 2325		X					
	<i>Croton pseudoniveus</i> Lundell CGH 1872		X					
*	<i>Croton yucatanensis</i> Lundell EAPG 1867, 2121, 2123							X
	<i>Dalechampia scandens</i> L. EAPG 749, 965		X					
*	<i>Ditaxis manzanilloana</i> (Rose) Pax et K. Hoffm. CGH 2343		X					

FAMILIAS, ESPECIES Y COLECTAS		TIPO DE VEGETACIÓN						
		SAB	SBC	ME	MX	SM	BG	VA VS
*	<i>Euphorbia blodgettii</i> Engelm. ex Hitch. LLO 99	X						
*	<i>Euphorbia densiflora</i> (Klotzsch et Garcke) Klotzsch EAPG 1962	X						
	<i>Euphorbia heterophylla</i> L. EAPG 1863							X
*	<i>Euphorbia hirta</i> L. EAPG 1957							X
*	<i>Euphorbia pteroneura</i> Berger EAPG 1431, 1746		X					
	<i>Euphorbia schlechtendalii</i> Boiss. EAPG 1411					X		
	<i>Euphorbia segoviensis</i> (Klotzsch et Garcke) Boiss. EAPG 1959		X					
*	<i>Hippomane mancinella</i> L. CGH 1532, 1640, JM 1940, EAPG 722		X					
	<i>Jatropha alamanii</i> Müll.Arg. CGH 1542		X					
	<i>Jatropha gossypifolia</i> L. CGH 1454					X		
*	<i>Jatropha oaxacana</i> J.Jiménez-Ram. et R.Torres CGH 1517, EAPG 1307, 1308				X			
*	<i>Pedilanthus calcaratus</i> Schlcht. EAPG 1380		X					
	<i>Pedilanthus tithymaloides</i> (L.) Poit. subsp. <i>tithymaloides</i> CGH 1509, 1597		X					
*	<i>Ricinus communis</i> L. ELT 56						X	
*	<i>Sapium glandulosum</i> (L.) Morong JM 1894					X		
*	<i>Sapium pedicellatum</i> Huber CGH 1500, 1559					X		
*	<i>Tragia mexicana</i> Müll.Arg. CGH 1940, 2259, EAPG 717		X	X				
FABACEAE								
	<i>Aeschynomene compacta</i> Rose CGH 1551, EAPG 756, 800		X					
	<i>Aeschynomene paniculata</i> Willd. ex Vogel EAPG 1584	X						
	<i>Aeschynomene pinetorum</i> Brandegee LLO 27	X						
	<i>Aeschynomene purpusii</i> Brandegee EAPG 1037, 1117		X					
	<i>Andira inermis</i> (W.Wright) Kunth ex DC. EAPG 1014, 1017					X		
	<i>Apoplanesia paniculata</i> C.Presl CGH 1536, EAPG 1359		X					
	<i>Canavalia brasiliensis</i> Mart. ex Benth. CGH 1692					X		
	<i>Canavalia villosa</i> Benth. EAPG 788		X					

FAMILIAS, ESPECIES Y COLECTAS		TIPO DE VEGETACIÓN							
		SAB	SBC	ME	MX	SM	BG	VA	VS
	<i>Chaetocalyx scandens</i> (L.) Urb. EAPG 803, 1679, 1829		X						X
	<i>Coursetia caribaea</i> (Jacq.) Lavin EAPG 740, 1683		X						
	<i>Coursetia glandulosa</i> A.Gray EAPG 962		X						
*	<i>Coursetia oaxacensis</i> M.Sousa et Rudd CGH 1478		X						
	<i>Coursetia polyphylla</i> Brandege EAPG 1128		X						
	<i>Crotalaria cajanifolia</i> Kunth ELT 6, EAPG 1681, 1857					X			X
	<i>Crotalaria pumila</i> Ortega LLO 61, EAPG 1575, 1853	X							
	<i>Crotalaria sagittalis</i> L. EAPG 1576	X							
	<i>Dalea carthagenensis</i> (Jacq.) J.F.Macbr. CGH 2321, EAPG 882		X						
	<i>Dalea zimapanica</i> Schauer JM 2396	X							
*	<i>Desmodium barbatum</i> (L.) Benth. LLO 83	X							
	<i>Diphysa americana</i> (Mill.) M.Sousa EAPG 805		X						
	<i>Diphysa humilis</i> Oerst. ex Benth et Oerst. LLO 31	X							
	<i>Diphysa puberulenta</i> Rydb. EAPG 1445	X							
	<i>Eriosema crinitum</i> (Kunth) G.Don AOP 209, EAPG 1578	X							
*	<i>Eriosema diffusum</i> (Kunth) G.Don EAPG 1970	X							
	<i>Erythrina lanata</i> Rose CGH 1572, 1706, JM 1770, EAPG 846		X						
	<i>Galactia argentea</i> Brandege EAPG 1525, 1782	X							
	<i>Galactia striata</i> (Jacq.) Urb. JM 2369	X							
	<i>Gliricidia sepium</i> (Jacq.) Steud. EAPG 940, 1001, 1403, 1660	X	X			X			
*	<i>Indigofera lancifolia</i> Rydb.. CGH 1588, JM 1924, EAPG 743		X						
*	<i>Indigofera lespedezioides</i> Kunth CGH 2297, LLO 26	X							
	<i>Lonchocarpus emarginatus</i> Pittier CGH 1529, 1638, JM 1888, 1896, EAPG 811, 1369		X			X			
	<i>Lonchocarpus lanceolatus</i> Benth. EAPG 834, 835, 1721, ELT 40		X			X			
*	<i>Lonchocarpus longipedicellatus</i> Pittier EAPG 1809		X						
*	<i>Lonchocarpus</i> sp. nov. ined. EAPG 1022					X			

FAMILIAS, ESPECIES Y COLECTAS		TIPO DE VEGETACIÓN							
		SAB	SBC	ME	MX	SM	BG	VA	VS
	<i>Lonchocarpus torresorum</i> M.Sousa (sp. nov. ined.)		X						
	EAPG 1600								
*	<i>Machaerium pittieri</i> Macbr.		X						
	EAPG 1815								
	<i>Macroptilium atropurpureum</i> (Moc. et Sessé ex DC.)	X							
	Urb.								
	AOP 214, EAPG 1855								
	<i>Macroptilium gracile</i> (Poepp. ex Benth.) Urb.	X							
	AOP 210, EAPG 1062, 1692								
	<i>Macroptilium longipedunculatum</i> (C.Mart. ex Benth.)								X
	Urb.								
	EAPG 1354								
	<i>Myrospermum frutescens</i> Jacq.		X						
	CGH 1684, 1726								
	<i>Nissolia fruticosa</i> Jacq.		X						
	CGH 2345, 2349								
*	<i>Nissolia microptera</i> Poir.		X						
	EAPG 751, 966								
	<i>Phaseolus microcarpus</i> Mart.		X						X
	EAPG 781, 1865								
*	<i>Phaseolus oligospermus</i> Piper					X			
	EAPG 2002								
	<i>Poiretia punctata</i> (Willd.) Desv.	X							
	JM 2407								
	<i>Pterocarpus rohrii</i> Vahl		X			X			
	CGH 1987, 1889, LLO 36, EAPG 976, 1038, 1075								
	<i>Rhynchosia minima</i> (L.) DC.		X						X
	EAPG 768, 1866								
*	<i>Sesbania emerus</i> (Aubl.) Urb.						X		
	ELT 73								
*	<i>Stylosanthes guianensis</i> (Aubl.) Sw.	X							
	CGH 2273								
*	<i>Stylosanthes humilis</i> Kunth	X							
	EAPG 1321								
	<i>Stylosanthes viscosa</i> (L.) Sw.	X							
	JM 2402								
	<i>Tephrosia cinerea</i> (L.) Pers.	X							
	AOP 218, EAPG 1507								
	<i>Tephrosia nicaraguensis</i> Oerst.	X							
	AOP 212, EAPG 1783								
	<i>Tephrosia nitens</i> Benth.	X							
	JM 1796, EAPG 1060								
	<i>Vigna speciosa</i> (Kunth) Verdc.		X						
	JM 1870								
*	<i>Zornia megistocarpa</i> Mohlenbr.	X							
	AOP 204, EAPG 1530								
*	<i>Zornia reticulata</i> Sm.	X							
	EAPG 1586								
FLACOURTIACEAE									
	<i>Casearia nitida</i> (L.) Jacq.					X			
	JM 1803, 1841, EAPG 1474								
	<i>Casearia tremula</i> (Griseb.) Griseb. ex C.Wright		X						
	CGH 1538, 1575, 1846								

FAMILIAS, ESPECIES Y COLECTAS		TIPO DE VEGETACIÓN							
		SAB	SBC	ME	MX	SM	BG	VA	VS
	<i>Muntingia calabura</i> L.					X			
	EAPG 1018								
*	<i>Xylosma intermedia</i> (Seem.) Triana et Planch.					X			
	CGH 1667								
FOUQUIERIACEAE									
	<i>Fouquieria formosa</i> Kunth				X				
	JM 1883, 1884								
GENTIANACEAE									
	<i>Eustoma exaltatum</i> (L.) Salisb.					X	X		
	EAPG 1300, 1375								
GESNERIACEAE									
	<i>Achimenes grandiflora</i> (Schiede) DC.		X			X			
	CGH 1908, ELT 35								
HERNANDIACEAE									
	<i>Gyrocarpus mocinoi</i> Espejo		X						
	CGH 1643, EAPG 967								
HIPPOCRATEACEAE									
	<i>Hemiangium excelsum</i> (Kunth) A.C.Sm.		X		X	X			
	CGH 1995, JM 1873, 1808, 1909								
	<i>Pristimera celastroides</i> (Kunth) A.C.Sm.		X						
	EAPG 1389, 1902								
HYDROPHYLLACEAE									
*	<i>Wigandia urens</i> (Ruiz et Pav.) Kunth var. <i>caracasana</i>						X		
	(Kunth) D.N.Gibson								
	EAPG 1006								
JULIANIACEAE									
	<i>Amphipterygium adstringens</i> (Schltdl.) Standl.		X						
	CGH 1482, 1516, JM 1774, EAPG 1313								
KRAMERIACEAE									
	<i>Krameria revoluta</i> O.Berg	X							
	EAPG 1320, 1400								
LAMIACEAE									
	<i>Asterohyptis stellulata</i> (Benth.) Epling					X			
	EAPG 1048								
*	<i>Hyptis tomentosa</i> Poit.	X		X					
	LLO 39, EAPG 1771								
*	<i>Ocimum micranthum</i> Willd.		X						
	JM 2332								
LAURACEAE									
	<i>Nectandra salicifolia</i> (Kunth) Nees					X			
	CGH 1670, JM 1810, 1811								

FAMILIAS, ESPECIES Y COLECTAS		TIPO DE VEGETACIÓN							
		SAB	SBC	ME	MX	SM	BG	VA	VS
LOASACEAE									
*	<i>Gronovia scandens</i> L. EAPG 1189 <i>Mentzelia aspera</i> L. JM 1879				X				X
LOGANIACEAE									
*	<i>Spigelia anthelmia</i> L. LLO 51	X							
LORANTHACEAE									
*	<i>Cladocolea oligantha</i> (Standl. et Steyermark) Kuijt CGH 1604		X						
*	<i>Psittacanthus schiedeana</i> (Schltdl. et Cham.) Blume JM 1907		X						
*	<i>Struthanthus cassythoides</i> Millsp. ex Standl. CGH 1493		X						
MALPIGHIACEAE									
*	<i>Banisteriopsis acapulcensis</i> (Rose) Small CGH 1675, 2360		X			X			
	<i>Bunchosia canescens</i> DC. JM 1834, 1929		X			X			
*	<i>Bunchosia lindeniana</i> A.Juss. EAPG 764		X						
	<i>Byrsonima crassifolia</i> (L.) Kunth CGH 1973, JM 1791, 2147	X							
	<i>Gaudichaudia albida</i> Schltdl. et Cham. CGH 2258, EAPG 1630		X						
	<i>Heteropterys cotinifolia</i> A.Juss. CGH 1567, JM 1908, 1911		X						
*	<i>Heteropterys laurifolia</i> (L.) A.Juss. EAPG 1076, 1110					X			
*	<i>Hiraea reclinata</i> Jacq. CGH 1996, JM 2129, EAPG 1479					X			
	<i>Lasiocarpus salicifolius</i> Liebm. EAPG 1032		X						
	<i>Malpighia emarginata</i> Sessé et Moc. ex DC. JM 2136		X						
	<i>Malpighia glabra</i> L. CGH 1664, EAPG 793					X			
	<i>Malpighia ovata</i> Rose CGH 1600, JM 1825, EAPG 1758		X						
	<i>Mascagnia diphlophylla</i> (Small) Bullock CGH 1984, EAPG 1055, 1082, 1391		X						
*	<i>Stigmaphyllon lindenianum</i> A.Juss. CGH 1962, EAPG 987, 1757		X			X			
	<i>Tetrapteryx heterophylla</i> (Griseb.) W.R.Anderson EAPG 977					X			
*	<i>Tetrapteryx seleriana</i> Nied. JM 1786, EAPG 1073, 1670		X	X					

FAMILIAS, ESPECIES Y COLECTAS		TIPO DE VEGETACIÓN						
		SAB	SBC	ME	MX	SM	BG	VA VS
MALVACEAE								
	<i>Abutilon barrancae</i> M.E.Jones		X					
	EAPG 755							
*	<i>Abutilon haenkeanum</i> C.Presl		X					
	EAPG 1766							
	<i>Herissantia crispa</i> (L.) Brizicky	X						
	CGH 2348, EAPG 1634							
	<i>Hibiscus kochii</i> Fryxell		X					
	EAPG 762, 771, 827, 879, 1174							
	<i>Hibiscus phoeniceus</i> Jacq.		X			X		
	CGH 1663, EAPG 919, 1122							
	<i>Pavonia macdougallii</i> Fryxell		X					
	CGH 2318, EAPG 754							
*	<i>Pavonia paniculata</i> Cav.					X		
	EAPG 925							
MELIACEAE								
*	<i>Cedrela salvadorensis</i> Standl.		X					
	CGH 1907, JM 1822, EAPG 1294							
	<i>Swietenia humilis</i> Zucc.	X				X		
	EAPG 1231, 1635							
	<i>Trichilia havanensis</i> Jacq.					X		
	EAPG 1197							
MENISPERMACEAE								
	<i>Cocculus diversifolius</i> DC.						X	
	EAPG 1008							
	<i>Hyperbaena mexicana</i> Miers					X		
	CGH 1990, 1991, JM 2282, EAPG 1023, 1094, 1485							
MIMOSACEAE								
	<i>Acacia cochliacantha</i> Humb. et Bonpl. ex Willd.		X		X			
	EAPG 752, 885, 1143							
	<i>Acacia coulteri</i> Benth.		X					
	CGH 1880, EAPG 1135							
	<i>Acacia farnesiana</i> (L.) Willd.		X					
	EAPG 886							
	<i>Acacia</i> aff. <i>hindsii</i> Benth.					X		
	EAPG 1739							
	<i>Acacia picachensis</i> Brandegee		X			X		
	CGH 1512, EAPG 725, 884, 1151, 1204							
	<i>Acacia pringlei</i> Rose		X					
	EAPG 997							
	<i>Acacia tenuifolia</i> (L.) Willd.		X					
	JM 1828							
	<i>Acacia villosa</i> (Sw.) Willd.	X						
	AOP 203, CGH 2295, LLO 38,							
	<i>Albizia guachapele</i> (Kunth) Dugand					X		
	EAPG 1035							
	<i>Calliandra bijuga</i> Rose		X					
	EAPG 1950							
	<i>Calliandra juzepczukii</i> Standl.	X						
	EAPG 1527							

FAMILIAS, ESPECIES Y COLECTAS		TIPO DE VEGETACIÓN							
		SAB	SBC	ME	MX	SM	BG	VA	VS
	<i>Calliandra tergemina</i> (L.) Benth. var. <i>emarginata</i> (Humb. et Bonpl. ex Willd.) Barneby CGH 1436, EAPG 1773	X	X						
	<i>Chloroleucon mangense</i> (Jacq.) Britton et Rose CGH 1993, EAPG 1301		X			X			
	<i>Desmanthus virgatus</i> (L.) Willd. EAPG 1536								X
	<i>Enterolobium cyclocarpum</i> (Jacq.) Griseb. EAPG 946, 1178					X			
	<i>Havardia campylacantha</i> (L.Rico et M.Sousa) Barneby et J.W.Grimes CGH 1868, EAPG 1155		X			X			
	<i>Inga vera</i> Willd. EAPG 938, 1011, 1015, 1154, 1198					X			
	<i>Leucaena lanceolata</i> S.Watson CGH 1629, 1710, EAPG 742, 1569, 1619		X	X					
*	<i>Lysiloma divaricatum</i> (Jacq.) J.F. Macbr. CGH 1484, EAPG 757, 1241, 1571	X	X						
*	<i>Lysiloma microphyllum</i> Benth. CGH 1688, JM 2319, EAPG 1124		X						
	<i>Mimosa acantholoba</i> (Humb. et Bonpl. ex Willd.) Poir. var. <i>eurycarpa</i> B.L.Rob. EAPG 883		X						
*	<i>Mimosa aculeaticarpa</i> Ortega EAPG 1310		X						
	<i>Mimosa albida</i> Humb. et Bonpl. ex Willd JM 2393	X							
*	<i>Mimosa antioquiensis</i> Killip ex Rudd var. <i>isthmensis</i> R.Grether EAPG 1516, 1528, 2361, JM 1913	X	X						
	<i>Mimosa goldmanii</i> B.L.Rob. CGH 2283, EAPG 753, 1306, 1327	X	X	X					
	<i>Mimosa lactiflua</i> Delile ex Benth. CGH 2277, 2278, 2279, JM 2345, AOP 216	X							
	<i>Mimosa mellii</i> Britton et Rose EAPG 1668		X						
*	<i>Mimosa skinneri</i> Benth. LLO 65	X							
	<i>Mimosa tenuiflora</i> (Willd.) Poir. EAPG 963		X						
	<i>Piptadenia flava</i> (Spreng. ex DC.) Benth. CGH 1879		X						
	<i>Piptadenia obliqua</i> (Pers.) J.F.Macbr. CGH 2357, JM 1790, EAPG 724		X	X		X			
	<i>Prosopis laevigata</i> (Humb. et Bonpl. ex Willd.) M.C.Johnst. EAPG 996		X						
	<i>Zapoteca formosa</i> (Kunth) H.M.Hern. subsp. <i>rosei</i> (Wiggins) H.M.Hern. CGH 1615, 2264, EAPG 917, 1885		X			X			
MORACEAE									
	<i>Brosimum alicastrum</i> Sw. CGH 1921, EAPG 1412					X			

FAMILIAS, ESPECIES Y COLECTAS		TIPO DE VEGETACIÓN						
		SAB	SBC	ME	MX	SM	BG	VA VS
*	<i>Dorstenia contrajerva</i> L. EAPG 1481					X		
	<i>Dorstenia drakena</i> L. CGH 1508		X					
	<i>Ficus cotinifolia</i> Kunth JM 1858		X					
	<i>Ficus insipida</i> Willd. CGH 1605, 1606					X		
	<i>Ficus ovalis</i> (Liebm.) Miq. CGH 1472, 1530, EAPG 786, 844		X					
	<i>Ficus pertusa</i> L. f. CGH 1504, 1642, JM 1846, EAPG 785		X		X			
	<i>Ficus petiolaris</i> Kunth CGH 1433, EAPG 1292, 1762		X					
	<i>Ficus trigonata</i> L. EAPG 1410		X					
MORINGACEAE								
	<i>Moringa oleifera</i> Lam. LLO 40							X
MYRSINACEAE								
(*)	<i>Ardisia paschalis</i> Donn.Sm. CGH 1925, JM 1807, EAPG 1066, 1497		X			X		
MYRTACEAE								
*	<i>Calyptanthus schiedeana</i> O.Berg ELT 26, EAPG 1025, 1835					X		
	<i>Eugenia</i> aff. <i>salamensis</i> Donn.Sm. CGH 2314		X					
*	<i>Psidium guineense</i> Sw. EAPG 1687	X						
*	<i>Psidium hypoglaucum</i> Standl. JM 2112	X						
*	<i>Psidium salutare</i> (Kunth) O.Berg JM 2123	X						
NYCTAGINACEAE								
*	<i>Boerhavia coccinea</i> Mill. CGH 2336, EAPG 810, 1542		X					X
	<i>Boerhavia erecta</i> L. JM 2330, EAPG 1344		X					
*	<i>Grajalesia fasciculata</i> (Standl.) Miranda EAPG 1044		X					
*	<i>Mirabilis violacea</i> (L.) Heimerl EAPG 1794				X			
	<i>Pisonia aculeata</i> L. CGH 1537, 1602, JM 1944, EAPG 855, 1489		X			X		X
OCHNACEAE								
	<i>Ouratea mexicana</i> (Humb. et Bonpl.) Engelm. EAPG 1423					X		

FAMILIAS, ESPECIES Y COLECTAS			TIPO DE VEGETACIÓN							
			SAB	SBC	ME	MX	SM	BG	VA	VS
OLACACEAE										
	<i>Ximenia americana</i> L.			X						
	EAPG 1081									
OLEACEAE										
*	<i>Forestiera</i> aff. <i>rharnifolia</i> Griseb.			X						
	EAPG 974									
	<i>Fraxinus purpusii</i> Brandege			X						
	LLO 19, JM 2105									
ONAGRACEAE										
	<i>Hauya elegans</i> DC.			X	X	X				
	CGH 1435, 1569, JM 2343, EAPG 783									
*	<i>Ludwigia erecta</i> (L.) Itara						X			
	CGH 1968									
*	<i>Ludwigia octovalvis</i> (Jacq.) P.H.Raven						X			
	EAPG 1377									
OXALIDACEAE										
	<i>Oxalis neaei</i> DC.						X			
	EAPG 1477									
*	<i>Oxalis pringlei</i> (Rose) R.Knuth					X				
	EAPG 1789									
PAPAVERACEAE										
	<i>Argemone mexicana</i> L.							X		
	EAPG 985									
PASSIFLORACEAE										
	<i>Passiflora filipes</i> Benth.			X			X			
	CGH 1617, 1620, EAPG 773									
	<i>Passiflora foetida</i> L.									X
	EAPG 992									
*	<i>Passiflora foetida</i> var. <i>hirsutissima</i> Killip			X						
	JM 2306									
*	<i>Passiflora mexicana</i> Juss.			X						X
	CGH 1691, EAPG 972									
*	<i>Passiflora suberosa</i> L.						X			
	CGH 2353									
PEDALIACEAE										
	<i>Martynia annua</i> L.									X
	EAPG 1555									
PHYTOLACCACEAE										
	<i>Petiveria alliacea</i> L.			X			X			
	JM 1813, EAPG 1353									
	<i>Rivina humilis</i> L.			X			X	X		
	CGH 1660, 1837, 1901, ELT 43, EAPG 1348, 1432									
PIPERACEAE										
	<i>Peperomia asarifolia</i> Schltld. et Cham.			X						
	ELT 36, EAPG 1560, 1811									

FAMILIAS, ESPECIES Y COLECTAS		TIPO DE VEGETACIÓN						
		SAB	SBC	ME	MX	SM	BG	VA VS
*	<i>Peperomia glutinosa</i> Millsp. EAPG 1731		X					
	<i>Piper auritum</i> Kunth EAPG 1421					X		
*	<i>Piper marginatum</i> Jacq. JM 1821, EAPG 1490					X		
	<i>Piper tuberculatum</i> Jacq. EAPG 1469					X		
PLUMBAGINACEAE								
	<i>Plumbago scandens</i> L. CGH 2336, EAPG 796, 866		X			X		
POLYGALACEAE								
*	<i>Polygala leptocaulis</i> Torr. et Gray LLO 100	X						
*	<i>Polygala longicaulis</i> Kunth CGH 2311	X						
*	<i>Polygala paniculata</i> L. LLO 96	X						
*	<i>Polygala serpens</i> S.F.Blake CGH 2269, EAPG 1643	X						
	<i>Polygala variabilis</i> Kunth f. <i>leucanthema</i> S.F.Blake JM 1799, EAPG 1514	X						
POLYGONACEAE								
	<i>Antigonon cinerascens</i> M.Martens et Galeotti EAPG 1371		X					
	<i>Antigonon flavescens</i> S.Watson JM 1789			X				
	<i>Coccoloba barbadensis</i> Jacq. EAPG 1355					X		
	<i>Coccoloba liebmanni</i> Lindau CGH 1972, 2164, 2350, EAPG 1361	X		X				
	<i>Ruprechtia pallida</i> Standl. EAPG 1357					X		
PORTULACACEAE								
	<i>Portulaca oleracea</i> L. EAPG 1331		X					
	<i>Portulaca pilosa</i> L. EAPG 1345		X					
	<i>Talinum paniculatum</i> (Jacq.) Gaertn. ELT 48, JM 1826, EAPG 1795						X	
	<i>Talinum triangulare</i> (Jacq.) Willd. CGH 1446, 1583, JM 1823, EAPG 1123	X				X		
PRIMULACEAE								
*	<i>Samolus ebracteatus</i> Kunth EAPG 1091, 1451							X
RHAMNACEAE								
	<i>Colubrina elliptica</i> (Sw.) Brizicky et Stern CGH 1535, 1639, 1682	X						

FAMILIAS, ESPECIES Y COLECTAS		TIPO DE VEGETACIÓN							
		SAB	SBC	ME	MX	SM	BG	VA	VS
	<i>Gouania lupuloides</i> (L.) Urb. CGH 1525, 2263, EAPG 1567, 1604		X	X					
	<i>Gouania polygama</i> (Jacq.) Urb. CGH 1613, ELT 42		X				X		
	<i>Karwinskia humboldtiana</i> (Roem. et Schult.) Zucc. CGH 2344		X						
*	<i>Krugiodendron ferreum</i> (Vahl) Urb. CGH 1523, 1978, 1994, JM 2156, 2305, EAPG 1338		X	X		X			
	<i>Ziziphus amole</i> (Sessé et Moc.) M.C.Johnst. CGH 1460, JM 1895, EAPG 1158, 1239		X			X			
RUBIACEAE									
*	<i>Augusta rivalis</i> (Benth.) J.H.Kirkbr. EAPG 1115					X			
*	<i>Borreria suaveolens</i> G.Mey. EAPG 2312	X							
*	<i>Borreria verticillata</i> (L.) G.Mey. LLO 23 JM 2314, EAPG 1592	X							
*	<i>Calycophyllum candidissimum</i> (Vahl) DC. CGH 1652					X			
*	<i>Diodia rigida</i> (Humb. et Bonpl. ex Kunth) Cham. et Schltldl. LLO 42, EAPG 1593	X							
	<i>Diodia teres</i> Walter EAPG 1533								X
	<i>Exostema caribaeum</i> (Jacq.) Roem. et Schult. CGH 1507, 1690, EAPG 808		X						
	<i>Exostema mexicanum</i> A.Gray EAPG 1343		X						
	<i>Genipa americana</i> L. JM 2307, EAPG 1671		X						
*	<i>Guettarda macrosperma</i> Donn.Sm. JM 2291					X			
	<i>Hamelia versicolor</i> A.Gray CGH 1426, JM 1801, EAPG 1462		X			X			
	<i>Hintonia latiflora</i> (Sessé et Moc. ex DC.) Bullock EAPG 1627			X					
*	<i>Psychotria horizontalis</i> Sw. EAPG 1841					X			
	<i>Randia aculeata</i> L. CGH 915, JM 1838, EAPG 741, 1173		X			X			
*	<i>Randia nelsonii</i> Greenm. CGH 1610		X						
	<i>Randia thurberi</i> S.Watson JM 1905, EAPG 787		X						
	<i>Rondeletia deamii</i> (Donn.Sm.) Standl. EAPG 1468					X			
	<i>Rondeletia leucophylla</i> Kunth EAPG 733, 1160, 1470					X			
*	<i>Spermacoce confusa</i> Rendle EAPG 1531								X

FAMILIAS, ESPECIES Y COLECTAS

TIPO DE VEGETACIÓN

	SAB	SBC	ME	MX	SM	BG	VA	VS
RUTACEAE								
* <i>Amyris</i> aff. <i>sylvatica</i> Jacq. 1763 JM 1819					X			
* <i>Casimiroa tetrameria</i> Millsp. EAPG 1068, 1720					X			
<i>Esenbeckia berlandieri</i> Baill. ex. Hemsl. subsp. <i>litoralis</i> (Donn.Sm.) Kaastra CGH 1611, JM 3221, EAPG 1624			X					
<i>Esenbeckia collina</i> Brandegees CGH 1440, JM 1839, EAPG 836, 837, 887			X		X			
<i>Pilocarpus racemosus</i> Vahl var. <i>racemosus</i> EAPG 838, 984, 726, 1735			X		X			
* <i>Zanthoxylum arborescens</i> Rose CGH 1539, JM 1915, EAPG 759, 1300			X					
<i>Zanthoxylum fagara</i> (L.) Sarg. ELT 24					X			
SALICACEAE								
<i>Salix humboldtiana</i> Willd. EAPG 1816					X			
SAPINDACEAE								
* <i>Cupania glabra</i> Sw. EAPG 1161					X			
<i>Paullinia cururu</i> L. CGH 1429, JM 1802, 2277, EAPG 1196			X		X			
* <i>Paullinia pinnata</i> L. JM 1946			X					
<i>Sapindus saponaria</i> L. CGH 1630, EAPG 1754					X			
* <i>Serjania caracasana</i> (Jacq.) Willd. CGH 1619, EAPG 903					X			
<i>Serjania grosii</i> Schltdl. CGH 1524			X					
<i>Serjania triquetra</i> Radlk. CGH 1573, JM 1890, 1932, EAPG 818			X					
* <i>Thouinia acuminata</i> S.Watson CGH 1659					X			
* <i>Thouinia villosa</i> DC. JM 2138			X					
<i>Thouinidium decandrum</i> (Bonpl.) Radlk. CGH 1967, ELT 12, 14, EAPG 1012, 1095					X	X		
SAPOTACEAE								
<i>Manilkara zapota</i> (L.) P.Royen CGH 1469, EAPG 1092					X			
<i>Sideroxylon capiri</i> (A.DC.) Pittier EAPG 1024					X			
<i>Sideroxylon celastrinum</i> (Kunth) T.D.Penn. EAPG 978, 1772			X					
* <i>Sideroxylon obtusifolium</i> (Roem. et Schult.) T.D.Penn. subsp. <i>buxifolium</i> (Roem. et Schult.) T.D.Penn. CGH 1444, 1989, ELT 10 JM 1800, 2290, EAPG 1112			X		X			

FAMILIAS, ESPECIES Y COLECTAS		TIPO DE VEGETACIÓN							
		SAB	SBC	ME	MX	SM	BG	VA	VS
	<i>Sideroxylon stenospermum</i> (Standl.) T.D.Penn. CGH 1566, EAPG 1768		X						
SCROPHULARIACEAE									
	<i>Bacopa monnieri</i> (L.) Wettst. EAPG 1002		X						
	<i>Buchnera pusilla</i> Kunth CGH 2342, JM 2395, AOP 206, EAPG 1562	X							
	<i>Capraria biflora</i> L. CGH 2322		X						
	<i>Lamourouxia viscosa</i> Kunth CGH 2299, LLO 30, EAPG 1588	X							
	<i>Russelia coccinea</i> (L.) Wettst. EAPG 1732, 2023					X			
*	<i>Russelia obtusata</i> Blake EAPG 2031	X							
*	<i>Russelia polyedra</i> Zucc. EAPG 1872			X					
	<i>Russelia retrorsa</i> Greene EAPG 1968	X							
	<i>Russelia rugosa</i> Robinson CGH 2267, EAPG 1324	X							
	<i>Schistophragma pusilla</i> Benth. LLO 62, JM 1912, EAPG 1512, 1850	X	X						
	<i>Stemodia durantifolia</i> (L.) Sw. JM 2367	X							
SIMAROUBACEAE									
	<i>Castela retusa</i> Liebm. JM 2371		X						
	<i>Recchia connaroides</i> (Loes. et Soler) Standl. CGH 1680, 1707, 1976, 1979, EAPG 948, 954, 1258		X						
SOLANACEAE									
	<i>Capsicum annuum</i> L. var. <i>glabriusculum</i> (Dunal) Heiser et Pickersgill CGH 1869, JM 1837, 2350, EAPG 920		X			X			
*	<i>Datura inoxia</i> Mill. EAPG 1653							X	
	<i>Juanullosa mexicana</i> (Schltdl.) Miers EAPG 1433		X						
*	<i>Nicotiana plumbaginifolia</i> Viv. CGH 1970		X						
*	<i>Physalis arborescens</i> L. CGH 1580, 2325, JM 1831, EAPG 738, 760, 839, 1105, 1546		X			X			
	<i>Physalis maxima</i> Mill. EAPG 1818					X			
	<i>Physalis solanaceous</i> (Schltdl.) Axelius ELT 66								X
	<i>Solandra nizandensis</i> Matuda CGH 2316		X						

FAMILIAS, ESPECIES Y COLECTAS		TIPO DE VEGETACIÓN							
		SAB	SBC	ME	MX	SM	BG	VA	VS
	<i>Solanum americanum</i> Mill. EAPG 991		X						
*	<i>Solanum diphyllum</i> L. JM 2286, EAPG 1106, 1298, 1641					X			
	<i>Solanum glaucescens</i> Zucc. CGH 1464, 1562, 1876, JM 1925, 1945, EAPG 1149		X						
	<i>Solanum hazenii</i> Britton CGH 1665, JM 2275, 2308, EAPG 778		X						
STERCULIACEAE									
*	<i>Ayenia glabra</i> S. Watson CGH 1585		X						
	<i>Ayenia micrantha</i> Standl. CGH 1857		X						
	<i>Byttneria aculeata</i> (Jacq.) Jacq. CGH 1697					X			
	<i>Guazuma ulmifolia</i> Lam. CGH 1653, EAPG 1101, 1613					X	X		X
	<i>Helicteres baruensis</i> Jacq. JM 2298		X						
	<i>Melochia nodiflora</i> Sw. EAPG 776, 910		X			X			
	<i>Melochia pyramidata</i> L. CGH 2332					X			
	<i>Melochia tomentosa</i> L. CGH 1541, EAPG 813, 1133, 1406	X	X		X				X
	<i>Waltheria conzattii</i> Standl. EAPG 1449, EAPG 1602	X		X					
	<i>Waltheria indica</i> L. EAPG 1378								X
THEOPHRASTACEAE									
*	<i>Jacquinia macrocarpa</i> Cav. EAPG 1883					X			
TILIACEAE									
	<i>Heliocarpus pallidus</i> Rose CGH 1641, JM 1860, EAPG 822, 871, 1621		X		X				
	<i>Luehea candida</i> (Moc. et Sessé ex DC.) Mart. JM 1818, 2301		X			X			
	<i>Triumfetta falcifera</i> Rose EAPG 1607, 1632			X					
TURNERACEAE									
	<i>Turnera diffusa</i> Willd. ex Schult. CGH 1938, LLO 32, EAPG 1058, 1316, 1395	X	X						
	<i>Turnera ulmifolia</i> L. EAPG 1579	X							
ULMACEAE									
	<i>Celtis iguanaea</i> (Jacq.) Sarg. CGH 1458, 1563, JM 1901, 2278, EAPG 864, 923, 1303		X			X			

FAMILIAS, ESPECIES Y COLECTAS

TIPO DE VEGETACIÓN

	SAB	SBC	ME	MX	SM	BG	VA	VS
URTICACEAE								
<i>Pilea microphylla</i> (L.) Liebm. CGH 1449, 1473				X				
* <i>Pilea serpyllifolia</i> (Poir.) Wedd. EAPG 1212				X				
<i>Pouzolzia nivea</i> S.Watson CGH 1427, 1494, 1571, EAPG 1500		X			X			
<i>Urera caracasana</i> (Jacq.) Gaudich. EAPG 2015					X			
VERBENACEAE								
<i>Lantana hirta</i> Graham ELT 44						X		
* <i>Lippia nodiflora</i> (L.) Michx. EAPG 1450								X
<i>Lippia nutans</i> B.L.Rob. et Greenm. EAPG 1629		X						
<i>Petrea volubilis</i> L. EAPG 1040		X						
<i>Priva lappulacea</i> (L.) Pers. CGH 1483		X						
<i>Vitex mollis</i> Kunth CGH 1455, EAPG 990						X		
VISCACEAE								
<i>Phoradendron quadrangulare</i> (Kunth) Krug et Urb. CGH 1655, 2330, JM 1892		X			X			
<i>Phoradendron robinsonii</i> (Urb.) Trel. CGH 1693, EAPG 804, 918, 1446		X			X			
VITACEAE								
<i>Cissus rhombifolia</i> Vahl CGH 1589				X				
<i>Cissus sicyoides</i> L. CGH 1635, EAPG 815, 1016		X			X			
* <i>Cissus trifoliata</i> L. JM 1882, EAPG 780				X				
ZYGOPHYLLACEAE								
<i>Guaiacum coulteri</i> A. Gray CGH 1553, EAPG 1031		X						
<i>Tribulus cistoides</i> L. JM 2135						X		
LILIOPSIDA								
AGAVACEAE								
<i>Agave angustifolia</i> Haw. EAPG 945, 1623		X						
<i>Agave ghiesbreghtii</i> Lem. ex Jacobi EAPG 1026				X				
* <i>Agave nizardensis</i> Cutak CGH 1428, 1514, JM 1772, EAPG 1817		X						

FAMILIAS, ESPECIES Y COLECTAS			TIPO DE VEGETACIÓN							
			SAB	SBC	ME	MX	SM	BG	VA	VS
	<i>Manfreda pubescens</i> (Regel et Ortgies) Verh.-Will. ex Piña		X							
	EAPG 1563									
	<i>Yucca</i> sp. nov. ined.			X						
	EAPG 1864									
ALLIACEAE										
*	<i>Milla oaxacana</i> Ravenna		X			X				
	CGH 1929, 2281, LLO 55, JM 1943									
AMARYLLIDACEAE										
*	<i>Zephyranthes nelsonii</i> Greenm.		X			X				
	JM 2154, EAPG 1146, 1935									
ANTHERICACEAE										
	<i>Echeandia breedlovei</i> Cruden		X	X						
	EAPG 775, 1577, 1585									
ARACEAE										
(*)	<i>Anthurium cerrobaulense</i> Matuda					X				
	EAPG 1270									
*	<i>Anthurium nizandense</i> Matuda			X						
	CGH 1425, JM 1756, EAPG 1386									
*	<i>Philodendron hederaceum</i> (Jacq.) Schott						X			
	CGH 1924									
	<i>Philodendron warszewiczii</i> K.Koch et C.D.Bouché			X						
	EAPG 1172									
	<i>Syngonium neglectum</i> Schott						X			
	JM 2102									
*	<i>Xanthosoma robustum</i> Schott						X			
	EAPG 1004									
ARECACEAE										
*	<i>Chamaedorea graminifolia</i> H.Wendl.						X			
	EAPG 1426, 1427									
	<i>Sabal mexicana</i> Mart.									X
	EAPG 1245									
BROMELIACEAE										
	<i>Billbergia pallidiflora</i> Liemb.			X						
	JM 1867									
	<i>Bromelia palmeri</i> Mez			X						
	CGH 1463, 1488, 1513									
*	<i>Catopsis morreniana</i> Mez					X				
	EAPG 1263									
	<i>Hechtia caudata</i> L.B.Sm.					X				
	CGH 1490, JM 1766									
	<i>Hechtia rosea</i> E.Morren ex Baker			X		X				
	JM 1906, EAPG 721, 1227, 1293									
*	<i>Tillandsia butzii</i> Mez					X				
	EAPG 1264									
	<i>Tillandsia caput-medusae</i> E.Morren			X						
	JM 1778									

FAMILIAS, ESPECIES Y COLECTAS		TIPO DE VEGETACIÓN						
		SAB	SBC	ME	MX	SM	BG	VA VS
	<i>Tillandsia concolor</i> L.B.Sm. JM 1762, 1779		X		X			
*	<i>Tillandsia drepanoclada</i> Baker JM 1767, 1866		X		X			
*	<i>Tillandsia macdougallii</i> L.B.Sm. EAPG 869		X		X			
	<i>Tillandsia recurvata</i> (L.) L. JM 1848, EAPG 1277		X		X			
	<i>Tillandsia schiedeana</i> Steud. JM 1777, 1847		X		X			
	<i>Tillandsia setacea</i> Sw. CGH 1475		X					
COMMELINACEAE								
	<i>Callisia gentlei</i> Matuda JM 1933, EAPG 779, 1554		X					
*	<i>Callisia multiflora</i> (M.Martens et Galeotti) Standl. CGH 2339, EAPG 765, 847		X					
*	<i>Commelina diffusa</i> Burm. f. EAPG 1372		X					
*	<i>Commelina rufipes</i> Seub. var. <i>glabrata</i> (D.R.Hunt.) Faden et D.R.Hunt CGH 1496, JM 1855, EAPG 1312, 1553		X		X			
	<i>Tradescantia andrieuxii</i> C.B.Clarke CGH 1479, 1526, 1577, JM 1857		X					
CYPERACEAE								
*	<i>Abildgaardia ovata</i> (Burm.f.) Kral CGH 2293, JM 2331	X						
*	<i>Bulbostylis capillaris</i> (L.) C.B.Clarke CGH 2310	X						
	<i>Bulbostylis juncooides</i> (Vahl) Kük. ex Osten JM 2400	X						
*	<i>Bulbostylis paradoxa</i> (Spreng.) Lindm. LLO 91	X						
*	<i>Bulbostylis vestita</i> (Kunth) C.B.Clarke CGH 2291	X						
*	<i>Cyperus aggregatus</i> (Willd.) Endl. LLO 70, JM 2304, EAPG 1787	X	X					X
	<i>Cyperus canus</i> J.C.Presl et C.Presl CGH 1623, EAPG 924					X		
*	<i>Cyperus ciliatus</i> Jungh. CGH 2294, 2303	X						
	<i>Cyperus compressus</i> L. EAPG 1825		X					
*	<i>Cyperus iria</i> L. LLO 75	X						
*	<i>Cyperus odoratus</i> L. EAPG 1835	X						
*	<i>Cyperus rotundus</i> L. EAPG 1182, 1526	X	X					
	<i>Cyperus tenerrimus</i> J.C.Presl et C.Presl CGH 1884, JM 2316		X					

FAMILIAS, ESPECIES Y COLECTAS

TIPO DE VEGETACIÓN

	SAB	SBC	ME	MX	SM	BG	VA	VS
<i>Eleocharis geniculata</i> (L.) Roem. et Schult. EAPG 1891					X			
* <i>Fimbristylis spadicea</i> (L.) Vahl CGH 1927, EAPG 1609							X	
* <i>Rhynchospora colorata</i> (L.) H.Pfeiffer AOP 208, JM 2110	X							
DIOSCOREACEAE								
<i>Dioscorea carpomaculata</i> Téllez et B.G.Schub. EAPG 1803		X						
<i>Dioscorea convolvulacea</i> Schltr. et Cham. JM 1881		X						
<i>Dioscorea densiflora</i> Hemsl. CGH 2315, JM 1844		X		X				
<i>Dioscorea floribunda</i> M.Martens et Galeotti CGH 1581		X						
* <i>Dioscorea jaliscana</i> S.Watson EAPG 1549		X						
<i>Dioscorea mexicana</i> Scheidw. CGH 1594, JM 1775, EAPG 1337		X						
* <i>Dioscorea preslii</i> Steud. CGH 1486		X						
HYPOXIDACEAE								
* <i>Curculigo scorzonifolia</i> (Lam.) Baker JM 2109	X							
IRIDACEAE								
* <i>Alophia drummondii</i> (Graham) R.C.Foster LLO 69, EAPG 1518	X							
LEMNACEAE								
* <i>Lemna valdiviana</i> Phil. EAPG 1654							X	
MARANTACEAE								
<i>Maranta arundinacea</i> L. EAPG 1419					X			
NOLINACEAE								
* <i>Beaucarnea recurvata</i> Lem. JM 1935		X		X				
ORCHIDACEAE								
* <i>Barkeria whartonia</i> (C.Schweinf.) Soto Arenas EAPG 823, 830, 831, 832, 891, 892, 893, 894, 895, 896, 1459, 1622		X						
* <i>Bletia coccinea</i> La Llave et Lex. EAPG 1551, 1778	X							
* <i>Bletia purpurea</i> (Lam.) DC. AOP 211	X							
* <i>Cattleya aurantiaca</i> (Bateman) P.N.Don EAPG 1333		X						

FAMILIAS, ESPECIES Y COLECTAS

TIPO DE VEGETACIÓN

	SAB	SBC	ME	MX	SM	BG	VA	VS
<i>Clowesia dodsoniana</i> E.Aguirre JM 1931, EAPG 1127, 1170		X						
<i>Cohniella cebolleta</i> (Jacq.) Christenson EAPG 824, 841, 848, 849, 852, 889, 1383		X						
<i>Cyrtopodium paniculatum</i> (Ruiz et Pav.) Garay CGH 1586, 1983, EAPG 1070, 1086, 1460		X		X				
* <i>Encyclia hanburii</i> (Lindl.) Schltr. EAPG 980, 1130, 1168, 1169, 1443				X				
* <i>Encyclia hanburii</i> X <i>nizandensis</i> EAPG 981, 982, 1288				X				
* <i>Encyclia nizandensis</i> E.A. Pérez-García et Hagsater (sp. nov. ined.) JM 1759, 1773, EAPG 950, 1129, 1501		X		X				
* <i>Encyclia parviflora</i> Regel CGH 1445, EAPG 1458, 1761		X						
* <i>Epidendrum ciliare</i> L. EAPG 1750		X						
* <i>Habenaria trifida</i> Kunth JM 2409	X							
* <i>Lophiaris oerstedii</i> (Rchb.f.) Dressler EAPG 1800		X						
* <i>Maxillaria tenuifolia</i> Lindl. EAPG 1801		X						
* <i>Mesadenus lucayanus</i> (Britton) Schltr. CGH 1705, EAPG 947		X						
<i>Myrmecophila</i> aff. <i>tibicinis</i> (Bateman) Rolfe EAPG 1452, 1453, 1454, 1455, 1456, 1457		X						
* <i>Notylia orbicularis</i> A.Rich. et Galeotti EAPG 1392		X						
* <i>Pleurothallis digitale</i> Luer EAPG 1790				X				
* <i>Prosthechea livida</i> (Lindl.) W.E.Higgins EAPG 1336		X						
<i>Sacoila lanceolata</i> (Aubl.) Garay EAPG 1943	X							
<i>Sarcoglottis assurgens</i> (Rchb.f.) Schltr. EAPG 1774		X						
* <i>Triphora gentianoides</i> (Spreng.) Ames et Schltr. EAPG 1484							X	
* <i>Triphora</i> aff. <i>trianthophora</i> (Sw.) Rydb. CGH 1920							X	
POACEAE								
* <i>Andropogon fastigiatus</i> Sw. EAPG 1594	X							
* <i>Andropogon pringlei</i> Scribn. et Merr. EAPG 1063	X							
<i>Aristida adscensionis</i> L. CGH 2306, EAPG 1597	X							
* <i>Aristida</i> aff. <i>scribneriana</i> Hitchc. JM 2410	X							
* <i>Aristida jorullensis</i> Kunth EAPG 1523	X							

FAMILIAS, ESPECIES Y COLECTAS		TIPO DE VEGETACIÓN							
		SAB	SBC	ME	MX	SM	BG	VA	VS
*	<i>Aristida roemeriana</i> Scheele JM 2403	X							
*	<i>Aristida ternipes</i> Cav.var. <i>ternipes</i> EAPG 1184, 1529	X							X
	<i>Bouteloua chondrosioides</i> (Kunth) Benth. ex S. Watson CGH 1928, 2270	X							
	<i>Bouteloua curtipendula</i> (Michx.) Torr. CGH 2288	X							
	<i>Bouteloua hirsuta</i> Lag. EAPG 1065	X							
*	<i>Bouteloua repens</i> (Kunth) Scribner et Merr. EAPG 1508	X							
*	<i>Cenchrus brownii</i> Roem. et Schult. CGH 1873		X						
*	<i>Cenchrus multiflorus</i> J.C.Presl CGH 2296, EAPG 1590	X							
	<i>Cenchrus pilosus</i> Kunth EAPG 1248								X
	<i>Dactyloctenium aegyptium</i> (L.) Willd. CGH 1852								X
	<i>Digitaria bicornis</i> (Lam.) Roem. et Schult. CGH 1850								X
*	<i>Digitaria hitchcockii</i> (Chase) Stuck. LLO 99	X							
	<i>Digitaria insularis</i> (L.) Fedde EAPG 1183, 1224		X						X
	<i>Echinochloa colona</i> (L.) Link EAPG 1181, 1250, 1616								X
	<i>Eragrostis cilianensis</i> (All.) Link ex Vignolo EAPG 1188								X
	<i>Eragrostis ciliaris</i> (L.) R.Br. var. <i>ciliaris</i> EAPG 1538								X
*	<i>Eragrostis hondurensis</i> R.W.Pohl EAPG 821								X
	<i>Guadua amplexifolia</i> J.Presl EAPG 2036					X			
	<i>Hackelochloa granularis</i> (L.) Kuntze CGH 2298, EAPG 1778	X							
	<i>Heteropogon contortus</i> (L.) P.Beauv. ex Roem. et Schult. EAPG 1179, 1595	X							
*	<i>Hyparrhenia rufa</i> (Nees) Stapf EAPG 1596	X							
	<i>Lasiacis grisebachii</i> (Nash) Hitchc. var. <i>grisebachii</i> JM 1782 1897, EAPG 865		X			X			
	<i>Leptochloa mucronata</i> (Michx.) Kunth EAPG 1612								X
	<i>Muhlenbergia emersleyi</i> Vasey EAPG 1254								X
*	<i>Olyra latifolia</i> L. ELT 27					X			
	<i>Oplismenus burmannii</i> (Retz.) P.Beauv. var. <i>burmannii</i> EAPG 769, 1615		X						X

FAMILIAS, ESPECIES Y COLECTAS

TIPO DE VEGETACIÓN

	SAB	SBC	ME	MX	SM	BG	VA	VS
<i>Panicum parcum</i> Hitchc. et Chase EAPG 1521	X							
<i>Panicum trichoides</i> Sw. EAPG 770		X						
* <i>Panicum tuerckheimii</i> Hack. EAPG 1611								X
* <i>Paspalum centrale</i> Chase LLO 93	X							
* <i>Paspalum pectinatum</i> Nees JM 2389	X							
* <i>Paspalum pubiflorum</i> Rupr. ex E.Fourn. CGH 2301	X							
<i>Rhynchelytrum repens</i> (Willd.) C.E.Hubb. JM 1849				X				X
* <i>Rottboellia cochinchinensis</i> (Lour.) Clayton EAPG 1180								X
* <i>Schizachyrium brevifolium</i> (Sw.) Nees ex Buse EAPG 1561, 1574	X							
* <i>Schizachyrium cirratum</i> (Hack.) Wooton et Standl. EAPG 1522	X							
* <i>Schizachyrium</i> aff. <i>cirratum</i> (Hack) Woot. et Standl. JM 2399	X							
* <i>Schizachyrium sanguineum</i> (Retz.) Alston CGH 2307, EAPG 1572, 1598	X							
<i>Setaria grisebachii</i> E.Fourn. CGH 1579, EAPG 1187		X						X
<i>Sorghum halepense</i> (L.) Pers. EAPG 1186, 1610								X
* <i>Sporobolus pyramidatus</i> (Lamb.) A.Hitchc. CGH 1851								X
* <i>Thrasya robusta</i> Hitchc. et Chase CGH 2309	X							
<i>Trachypogon plumosus</i> (Humb. et Bonpl. ex Willd.) Nees EAPG 1064	X							
<i>Tragus berteronianus</i> Schult. EAPG 1251								X
* <i>Tripsacum lanceolatum</i> Rupr. ex Benth JM 2361			X					
<i>Urochloa fasciculata</i> (Sw.) R.D.Webster CGH 1849								X
<i>Urochloa mollis</i> (Sw.) Morrone et Zuloaga EAPG 1777	X							
SMILACACEAE								
* <i>Smilax spinosa</i> Mill. EAPG 1467					X			
TYPHACEAE								
<i>Typha domingensis</i> Pers. EAPG 1243								X