



**UNIVERSIDAD NACIONAL AUTONOMA  
DE MEXICO**

FACULTAD DE CIENCIAS

SÍNDROMES DE DISPERSIÓN EN EL MOSAICO  
VEGETACIONAL DE LA REGIÓN DE NIZANDA  
(OAXACA), MÉXICO

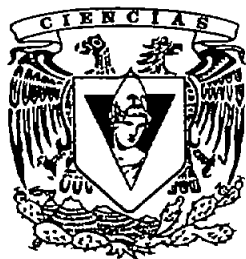
**T E S I S**

QUE PARA OBTENER EL TITULO DE:

**B I O L O G A**

P R E S E N T A :

**ADINA CHAIN GUADARRAMA**



FACULTAD DE CIENCIAS  
UNAM

DIRECTOR DE TESIS: DR. JORGE ARTURO MEAVE DEL CASTILLO

2005



FACULTAD DE CIENCIAS  
SECCIÓN ESCOLAR



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

**ACT. MAURICIO AGUILAR GONZÁLEZ**  
**Jefe de la División de Estudios Profesionales de la**  
**Facultad de Ciencias**  
**Presente**

Comunicamos a usted que hemos revisado el trabajo escrito:

"Síndromes de dispersión en el mosaico vegetacional de la región de Nizanda (Oaxaca), México".

realizado por Adina Chain Guadarrama

con número de cuenta 40000986-1 , quien cubrió los créditos de la carrera de: Biología

Dicho trabajo cuenta con nuestro voto aprobatorio.

Atentamente

Director de Tesis

Propietario Dr. Jorge Arturo Meave del Castillo

Propietario Dr. Guillermo Ibarra Manríquez

Propietario Dr. Efraín Tovar Sánchez

Suplente M. en Ecol. Bas. Eduardo Alberto Pérez García Eduardo A. Pérez G.

Suplente Dra. Sofía Solórzano Lujano : Dra. Sofía Solórzano Lujano

Consejo Departamental de BIOLOGIA

FACULTAD DE CIENCIAS

M. en C. Juan Manuel Rodríguez Chávez



UNIDAD DE ENSEÑANZA  
DE BIOLOGIA

“No se fie, che, de la contemplación absorta de un tulipán cuando el contemplador es un intelectual.  
Lo que hay allí es tulipán + distracción, o tulipán + meditación (casi nunca sobre el tulipán).”

Julio Cortázar.

“Nada está perdido si se tiene el valor de proclamar que todo está perdido y  
hay que empezar de nuevo.”

Julio Cortázar

## AGRADECIMIENTOS

En especial quiero agradecer al Dr. Jorge Meave por dedicar parte de su tiempo a asesorar la realización de este trabajo; por brindarme su amistad, sus historias y sus enseñanzas. Su capacidad de asombro y el grado de compromiso con su trabajo son un modelo a seguir.

A Eduardo Pérez, por las críticas y sugerencias a lo largo de la realización de este trabajo, por su ayuda y por enseñarme Nizanda.

A Efraín Tovar, Sofía Solórzano y Guillermo Ibarra, por su tiempo para la revisión de la tesis, y sus valiosos comentarios y sugerencias para mejorarla.

No puedo dejar de agradecer a Ragueb Chain y Maru Guadarrama, por las oportunidades, enseñanzas y apoyo durante todos estos años; por su compañía, su humor y las risas, por los viajes y las libertades, pero sobre todo por su paciencia y su confianza. A ellos les dedico este trabajo con especial amor.

A Ragueb astronauta, por los buenos ratos, la convivencia, las pláticas y la cotidianeidad. Su sensatez, su calma y sus palabras siempre han sido un buen ejemplo para mí.

Sin la presencia de los xalapeños el tiempo de trabajo hubiera corrido a un ritmo muy distinto. Esta tesis está dedicada a Aralisa, Jimena, Úrsula, Bodi, Mateo, Rodrigo, Pamela, Emiliano y los que me faltaron, por los años juntos, los viajes, las risas, las tardes de neblina y las aventuras xalapo-defeñas; por su amistad y su entendimiento.

A Mariana, Tóshiko, Leonora, Brenda y Carla, por acompañarme estos cinco años. Los semestres en la facultad siempre serán fuente de buenas historias. Por las tardes de estudio, por su apoyo y la diversión.

A Toño, Ixchel y Hugo, por los buenos ratos en el laboratorio y en el campo. Por compartir sus ideas. La alegría de Ixchel, la energía de Toño y el humor de Hugo todos mezclados siempre fueron un buen remedio para seguir.

Al grupo de Ecología y Diversidad Vegetal y a todas las personas del laboratorio de Ecología de la Facultad de Ciencias, por compartir el tiempo de trabajo en el laboratorio. En especial a Marco por la ayuda con las computadoras y su infinita paciencia, y a Yuriana por la ayuda con las diásporas. A todos, Oswaldo, Paty, Irene, Nancy, Beto, Edwin, Liliana, Iván, Dulce, que estuvieron presentes en la evolución de este trabajo.

A la gente de Nizanda, por permitirme conocer ese pedacito del sureste mexicano, por su hospitalidad, por la guía, la comida y las hamacas.

A Tere, Zenón, Consuelo, Silvia, Irma y Jorge, todos maestros del Taller de Ecología, Restauración y Regeneración Natural, por compartir sus conocimientos y gusto por la ecología.

Por último agradezco al fondo sectorial CONACYT-SEMARNAT (Proyecto C01-0267) y a la Dirección General de Personal Académico de la Universidad Nacional Autónoma de México (proyecto PAPIIT-IN221503) por las becas de estudios que me fueron otorgadas para la realización de este trabajo.

## RESUMEN

Con el fin de valorar el efecto relativo de las presiones de selección ejercidas por un ambiente determinado, y de la pertenencia de las especies a un grupo taxonómico sobre la variación en los modos de dispersión en una flora local, se compararon los espectros de dispersión de cuatro tipos de vegetación contrastantes, sabana (SAB), selva baja caducifolia (SBC), matorral xerófilo (MX) y vegetación ribereña (VR). Para ello se determinó la forma de crecimiento, se identificó la estructura de dispersión y se caracterizaron los síndromes de dispersión (de acuerdo con un sistema de clasificación basado en la morfología de las diásporas) de las especies estructuralmente más importantes en cada comunidad. La diversidad de síndromes fue cuantificada por comunidad, por forma de crecimiento y por taxón, y se evaluó la posible asociación entre el modo de dispersión y la forma de crecimiento de las especies.

Los resultados indicaron que el modo de dispersión está influenciado por el ambiente: la proporción de especies de dispersión heterócora y biótica fue comparativamente mayor en las comunidades más húmedas (VR, SBC). En las comunidades más restrictivas (MX, SAB) dominó la dispersión abiótica, aunque en éstas se registró una alta proporción de especies heterócoras (MX > 81%, SAB > 48%), lo cual se explica considerando que la mayoría de las clases heterócoras están asociadas con la dispersión por viento (SAB > 90%, MX > 63%). En el conjunto total de especies, las distribuciones de las especies por formas de crecimiento y por síndromes de dispersión no fueron independientes. Entre los árboles y las formas arborescentes dominaron las categorías heterócoras (> 43% sarcocoria y >24% pterocoria), mientras que en las formas más pequeñas (pastos y forbias) dominó la dispersión abiótica; entre estas dos últimas formas la mayor proporción de especies fueron heterócoras y autócoras, respectivamente (en pastos > 46% fueron pogonócoras; en forbias > 58% fueron barócoras).

No se observó ninguna asociación entre el modo de dispersión y el nivel taxonómico al que pertenece una especie (clase, subclase, orden, familia, género). Las comunidades estudiadas se conforman al patrón general encontrado en el trópico seco, en el que muchas familias están representadas por pocas especies. Se encontraron muy pocos tipos de dispersión y no fue posible discernir patrones claros para los niveles taxonómicos. Fabaceae fue la familia más diversa con respecto a tipos de dispersión. En contraste, todas las Cactaceae presentaron un solo tipo de dispersión (sarcocoria), ilustrando la ausencia total de variación en los modos de dispersión en de una familia.



Los resultados de este trabajo permiten concluir que el estudio de los síndromes de dispersión es una buena herramienta de evaluación de la diferenciación biológica presente en la región, ya que permite tener un mejor entendimiento de la distribución de las especies entre comunidades vegetales. Dicha diferenciación biológica no sólo está relacionada con la estructura y la composición florística de las comunidades, como ha sido demostrado por otros estudios en la región, sino también con las características biológicas de las especies, en particular con sus modos de dispersión.

## ABSTRACT

Dispersal spectra in four contrasting vegetation types (savanna = SAV, tropical dry forest = TDF, xerophytic scrub = XS, and riparian vegetation = RV) were compared to assess the relative effects of both the selective pressures exerted by a particular environment, and the species' adaptations to a particular taxonomic group on the variation of dispersal modes in a local flora.

Growth form and unit of dispersal were determined for the structurally most important species in each community, and dispersal syndromes were characterized according to a classification system based on diaspore morphology. Dispersal syndrome diversity was quantified by community, growth form and taxon. The possible association between species dispersal mode and growth form was also examined.

The results indicated that dispersal mode is influenced by the environment: the proportion of species with heterochorous and biotic dispersal was larger in more favourable (moister) communities (RV, TDF). The drier, more restrictive ones (XS, SAV) were dominated by abiotic dispersal; however, a large proportion of heterochorous species was recorded in them (XS > 81%, SAV > 48%). This may be explained by considering that most heterochorous categories can be associated with wind dispersal (SAV > 90%, XS > 63%). Distribution of species by growth form and dispersal syndrome were not independent. The heterochorous categories dominated among trees and arborescent forms (> 43% sarcochory, >24% pterochory), whilst the abiotic dispersal dominated among smaller growth forms (grasses and forbs); among grasses most species were heterochorous (> 46% were pogonochores), and among forbs such prominent position corresponded to autochorous species (> 58% were barochores).

No association was observed between species dispersal mode and taxonomical level (class, subclass, order, family, genus). The studied communities conform well to the general pattern found in the dry tropics, in which many plant families are represented by few species. Very few dispersal modes were found by taxon, making the distinction of clear patterns impossible. Fabaceae was the most diverse family, contrasting with Cactaceae, which only had one dispersal type (sarcochory). The latter is the best example of the absence of variation in dispersal modes within a family.

These results allow to conclude that the study of dispersal modes in plant species provides an adequate tool to evaluate the biological differentiation typical of the study region, as it allows to gain a better understanding of the species spatial distribution among plant communities. As

demonstrated in other studies conducted in the same region, the observed biological differentiation is not only related to community structure and floristic composition, but also to species' biological features, particularly their dispersal modes.

# ÍNDICE

AGRADECIMIENTOS .....	iii
RESUMEN .....	v
ABSTRACT .....	vii
1 INTRODUCCIÓN .....	1
1.1 Presentación .....	1
1.2 Dispersión.....	2
1.2.1 Conceptos de dispersión y diáspora .....	2
1.2.2 Importancia y efectos de la dispersión .....	3
1.3 Diásporas .....	5
1.3.1 Frutos y semillas: importancia y definición .....	5
1.3.2 Forma y tamaño de las diásporas .....	6
1.3.3 Síndromes de dispersión y determinantes de la morfología de las diásporas .....	7
1.4 Clasificación de los síndromes de dispersión.....	11
1.5 Justificación del trabajo.....	14
1.6 Objetivos e hipótesis .....	15
1.6.1 Objetivos .....	15
1.6.2 Hipótesis.....	15
2 ÁREA DE ESTUDIO.....	17
2.1 Localización .....	17
2.2 Clima .....	17
2.3 Geomorfología, suelos y agua.....	18
2.4 Flora y vegetación .....	19
2.4.1 Flora .....	19
2.4.2 Vegetación.....	19
3 MÉTODOS.....	23
3.1 Selección de las comunidades y especies de estudio .....	23
3.2 Fuentes de información y definiciones.....	24
3.3 Análisis de los datos .....	25
4 RESULTADOS .....	27
4.1 Características del conjunto total de especies .....	27

4.1.1	Dispersión.....	27
4.1.2	Forma de crecimiento.....	27
4.1.3	Asociación entre caracteres.....	28
4.2	Características de las especies en cada comunidad.....	31
4.2.1	Vegetación ribereña.....	32
4.2.2	Selva baja caducifolia sobre suelo .....	33
4.2.3	Selva baja caducifolia en roca.....	36
4.2.4	Matorral xerófilo .....	37
4.2.5	Sabana .....	38
5	DISCUSIÓN Y CONCLUSIONES .....	42
5.1	Dispersión.....	42
5.2	Análisis general de los patrones de dispersión.....	45
5.3	Formas de crecimiento .....	47
5.4	Dispersión y taxonomía.....	50
5.5	Consideraciones finales.....	51
	REFERENCIAS .....	53
	APÉNDICE .....	60

# 1 INTRODUCCIÓN

## 1.1 Presentación

El estudio de los factores que explican la diferenciación biológica entre comunidades vegetales tiene gran vigencia en la ecología actual. Los estudios comparativos buscan resolver esta cuestión enfocándose en los cambios en estructura, composición y riqueza específica de las comunidades (Tabarelli *et al.*, 2003). Asimismo, las características morfológicas o funcionales de las especies que las componen también muestran cambios predecibles y graduales, cuya evaluación permite un mejor entendimiento de dicha diferenciación (Tabarelli *et al.*, 2003).

La catalogación de las características ecológicas de floras locales (*e.g.* Ibarra-Manríquez y Oyama, 1992; Fitter y Peat, 1994; Buide *et al.*, 1998) y de grupos taxonómicos particulares (*e.g.* Eriksson y Bremen, 1991; 1992) ha permitido identificar relaciones entre caracteres ecológicos y patrones geográficos (Buide *et al.*, 1998). La existencia de bases de datos sobre composición florística y los atributos de dispersión de las comunidades vegetales, permite cuantificar la relación entre las condiciones ambientales y las características de dispersión (Ozinga *et al.*, 2004). Las especies vegetales de los bosques tropicales secos realizan una gran variedad de funciones (Janzen, 1988; Gentry, 1995; Mooney *et al.*, 1995). Entre ellas, la dispersión representa uno de los aspectos funcionales de la comunidad, y por eso su estudio brinda elementos para entender la composición local de especies y su recambio espacial y temporal (Levin *et al.*, 2003).

Son escasos los estudios comparativos de las características de dispersión entre distintas comunidades vegetales (Gentry, 1982; Willson *et al.*, 1990; Hughes *et al.*, 1994), y los que existen a veces tienen limitaciones en la definición de las características de dispersión y de los hábitats estudiados (Ozinga *et al.*, 2004). Los patrones temporales y espaciales de disponibilidad de agua son quizá los determinantes más importantes de los atributos de la vegetación tropical. Sin embargo, pocos estudios han examinado la variabilidad que exhibe la reproducción de las plantas en estas comunidades a lo largo de gradientes de estrés hídrico, en particular la relacionada con los espectros de dispersión y los vectores disponibles (Bullock, 1995).

Este trabajo contribuye a los estudios comparativos en la vegetación tropical, analizando la diferenciación de los patrones de dispersión de varias comunidades vegetales de una región del trópico estacionalmente seco del sur de México, en donde existe un mosaico vegetacional complejo asociado a gradientes de disponibilidad de agua y tipos de suelo.

## 1.2 Dispersión

### 1.2.1 Conceptos de dispersión y diáspora

La dispersión juega un papel muy importante en el ciclo de vida de las plantas, ya que une el final del ciclo reproductivo de los individuos adultos con el establecimiento de su descendencia (Wang y Smith, 2002). La dispersión ha sido definida como el movimiento unidireccional de un organismo que lo aleja de su lugar de origen (Levin *et al.*, 2003), o como la separación de la diáspora (*e.g.* semilla o fruto) de la planta madre, usualmente por agentes animales, viento, agua o mecanismos explosivos intrínsecos (Howe y Smallwood, 1982; Wang y Smith, 2002). A su vez, Wang y Smith (2002) distinguen entre el proceso de dispersión y el ciclo de dispersión, y definen a este último como la serie de procesos en la que las semillas producidas por una planta adulta son removidas de ésta, germinan formando plántulas y son reclutadas como plantas adultas, influyendo en la disponibilidad de frutos y semillas en la siguiente generación.

En ocasiones las diásporas ya dispersadas son removidas por otros agentes de dispersión. De ahí que se haya reconocido a la dispersión secundaria, definida como el proceso por el cual las diásporas que están ya en el suelo u otra superficie son transportadas a sitios diferentes por el mismo agente, o por otro (Wang y Smith, 2002; Vander Wall y Longland, 2004).

Las diásporas de muchas especies tienen estructuras que aumentan su probabilidad de ser dispersadas (Hughes *et al.*, 1994). Por ello, las unidades de dispersión pueden ser muy variadas, abarcando una amplia diversidad morfológica. Estas unidades pueden ser esporas, semillas (acompañadas o no de estructuras accesorias como arilos, partes del fruto o partes florales), frutos, estructuras vegetativas, partes de la planta o incluso la planta entera (van der Pijl, 1982; Sánchez-Garfías *et al.*, 1991; Solórzano *et al.*, 2002).

Con el fin de evitar imprecisiones en la determinación de la estructura de dispersión de las especies vegetales, fue propuesto el término diáspora (del griego διασπορά = diseminación). Independientemente de su morfología, una diáspora se define como la porción de la planta que se desprende y se dispersa. En la literatura existen otras definiciones de diáspora; en algunas de ellas se hace mención a su diversidad morfológica y en otras únicamente se define como la estructura de dispersión (Cuadro 1). Este término se encuentra en la literatura también como propágulo, gémulo, mígrulo o disemínulo (van der Pijl, 1982; Flores-Vindas, 1999).

**Cuadro 1.** Definiciones de diáspora propuestas por distintos autores.

<b>Diáspora</b>	<b>Autor</b>
Parte de la planta que se dispersa, independientemente de su origen morfológico.	Sernander (1927, en van der Pijl, 1982)
Complejo orgánico autónomo formado por la planta y destinado a la conservación y propagación.	Müller (1933, en Font Quer, 1985)
Parte de la planta que, separada de la planta madre, puede producir un nuevo individuo; generalmente contiene su espora o su semilla con el embrión, pero también frecuentemente retiene otras partes de la planta.	Moliner y Müller (1938, en Dansereau y Lems, 1957)
Estructura reproductiva que indica la función de dispersión en cada especie; en algunos casos es claramente el fruto o la semilla sin ninguna estructura accesoria.	Solórzano (1998)

El uso del término diáspora tiene varias ventajas, principalmente porque evita la necesidad de hacer análisis anatómicos para determinar el origen de cada una de las estructuras que pueden funcionar como unidad de dispersión, que por lo general no es una meta de un trabajo ecológico (Solórzano, 1998). Además, elude el uso de muchos términos botánicos específicos para describir la gran diversidad morfológica de las estructuras de dispersión, sobre todo entre las angiospermas (*e.g.* Spujt, 1994).

### **1.2.2 Importancia y efectos de la dispersión**

La dispersión es una etapa crítica en el ciclo de vida de las plantas porque permite el transporte y la liberación de individuos fisiológicamente independientes hacia el hábitat ocupado por sus padres, y la colonización de nuevos territorios, si las condiciones ambientales son adecuadas para el establecimiento y el crecimiento (Dirzo y Domínguez, 1986; Flores-Vindas, 1999).

Si la supervivencia de una especie dependiera únicamente del reemplazamiento *in situ* de cada individuo que muere, sólo sería necesario que las semillas cayeran al suelo y dieran a lugar a un nuevo individuo. Sin embargo, muchas son especies fugitivas destinadas a la extinción local (Harper *et al.*, 1970; Ozinga *et al.*, 2004), para las cuales el desarrollo exitoso de sus plántulas depende de la posibilidad de escapar del ambiente inmediato de la planta madre. Así, la dispersión brinda un mecanismo para llevar a cabo un recambio espacial constante, y entre más



frecuente ocurra el ciclo de invasión-colonización-supresión-extinción en cada especie, mayor es la importancia de la dispersión como mecanismo de escape y de supervivencia para la misma (Harper *et al.*, 1970).

Algunos autores han reconocido el efecto de la dispersión sobre la estructura de la vegetación, así como sobre los patrones de diversidad y distribución espacial de las plantas (Wang y Smith, 2002; Levin *et al.*, 2003). Sin embargo, a pesar de que teóricamente se puede argumentar que la dispersión afecta la estructura de las comunidades, no hay evidencia empírica suficiente que apoye esta aseveración (Levin y Murrell, 2003). La dispersión es un fenómeno determinante de la distribución y la abundancia de las plantas, pues la presencia de una especie en un área determinada suele depender de su habilidad para llegar a ella (Dirzo y Domínguez, 1986). Las dinámicas de dispersión de las plantas influyen en procesos como la colonización de nuevos hábitats, lo que permite mantener la diversidad de un área, y tienen implicaciones en la sucesión, la regeneración y la conservación (Wang y Smith, 2002). Por ejemplo, la dispersión secundaria influye potencialmente sobre la estructura de la vegetación, dando lugar a patrones de distribución agregados (Wang y Smith, 2002).

Existen tres hipótesis para indicar las ventajas de la dispersión local: i) la *hipótesis de escape*, también conocida como la hipótesis de Janzen-Connell, establece que uno de los principales beneficios de la dispersión es la posibilidad que tienen semillas y plántulas de escapar de la mortalidad densodependiente, que ocurre por el ataque de patógenos, la depredación de semillas, la herbivoría y la competencia intraespecífica entre plántulas, directamente debajo de la planta madre (Howe y Smallwood, 1982; Sánchez-Garfías *et al.*, 1991; Willson y Traveset, 2000; Wang y Smith, 2002); ii) la *hipótesis de colonización* propone que los hábitats cambian con el tiempo y que la dispersión permite a una planta producir descendencia capaz de aprovechar ambientes abiertos menos competitivos, como las áreas perturbadas (Howe y Smallwood, 1982; Dirzo y Domínguez, 1986; Sánchez-Garfías *et al.*, 1991; Wenny, 2001), y así aumentar la probabilidad de colonizar nuevos sitios en el mismo u otros hábitats; y iii) la *hipótesis de la dispersión dirigida* sostiene que las adaptaciones aseguran que las diásporas alcancen sitios específicos (no aleatorios) adecuados para el establecimiento y crecimiento de un nuevo individuo (Howe y Smallwood, 1982; Willson y Traveset, 2000; Wenny, 2001; Jansen, 2003). Estas ventajas no son mutuamente excluyentes y muchas plantas se benefician de más de una.

Otra ventaja potencial de la dispersión es la reducción de la competencia entre especies

con requerimientos similares de recursos, lo que conlleva al mantenimiento de la diversidad (Wang y Smith, 2002; Levin *et al.*, 2003). Dadas las limitaciones en la dispersión y el reclutamiento, las especies competitivamente inferiores pueden permanecer como fugitivas en áreas no ocupadas por las especies dominantes (que tienen menor capacidad de dispersión), obteniendo mejores oportunidades de germinación y establecimiento (Guariguata y Kattan, 2002; Wang y Smith, 2002; Levin *et al.*, 2003; Ozinga *et al.*, 2004; pero ver Fuentes [2002] para un punto de vista contrastante). Las diferencias en las características de dispersión, así como las disyuntivas entre la habilidad de dispersarse y otras características de las especies (como su habilidad competitiva en nuevos sitios colonizados), permiten potencialmente la diferenciación de nichos y la coexistencia ecológica —o evolutivamente estable y equilibrada— de muchas especies (Hastings, 1980, en Levin *et al.*, 2003; Tilman, 1994; Nathan y Muller-Landau, 2000).

## **1.3 Diásporas**

### **1.3.1 Frutos y semillas: importancia y definición.**

A diferencia de la dispersión de unidades vegetativas (como las plántulas de los mangles), la dispersión de semillas y frutos representa una ventaja para los organismos que la presentan por la variabilidad genética contenida en dichas estructuras. Además, la semilla es la parte del ciclo de vida más apropiada para la fase de dispersión, por ser una unidad no enraizada, independiente y de bajo peso que requiere poca energía externa para su transporte (Harper *et al.*, 1970).

En general, las estructuras vegetales que son dispersadas son el fruto o la semilla. Por ello su definición es importante, ya que es necesario identificarlas sin confundirlas con otras unidades de dispersión. La semilla, de acuerdo con Kozłowski y Gunn (1972), se define como un óvulo maduro fertilizado (o desarrollado por partenocarpia) que posee un embrión, endospermo (no siempre presente) y cubiertas protectoras (testa y/o tegumen). Por su parte, aunque la definición de fruto —y su clasificación ha sido tema de debate, la mayoría de las definiciones se refieren al fruto como el ovario maduro que contiene una o más semillas (Howe y Smallwood, 1982; Spuji, 1994; Solórzano, 1998). Existen varias clasificaciones de los frutos basadas en criterios tales como la textura (secos *vs.* carnosos), el desarrollo del carpelo (mono *vs.* multicarpelado), o el tipo de exocarpo (dehiscente *vs.* indehiscente); si bien hasta el momento no existe una clasificación universal, el criterio más aceptado es aquel que los clasifica como simples, agregados y

compuestos, subdivididos a su vez en dehiscentes, indehiscentes y esquizocarpos (Sánchez-Garfías *et al.*, 1991).

### **1.3.2 Forma y tamaño de las diásporas**

Entre las plantas existe una gran diversidad de formas y tamaños en las diásporas, siendo esto particularmente notorio en las semillas (Leishman *et al.*, 2000). Esta diversidad ha atraído la atención de naturalistas como Aristóteles (384-322 A.C.) y Teofrasto (371-286 A.C.) desde tiempos remotos (Thanos, 1994). Del tamaño y la forma de las diásporas depende, en gran medida, su probabilidad de ser depredadas, atacadas por patógenos, de enterrarse o de permanecer en una posición superficial, y la posibilidad de que la plántula pueda o no enfrentar un ambiente hostil (Harper *et al.*, 1970). Si la dispersión es ventajosa, es razonable esperar que las diásporas presenten adaptaciones morfológicas que la faciliten (van der Pijl, 1982; Willson, 1993; Willson y Traveset, 2000) y que mucha de su variedad esté claramente relacionada con su dispersión (Dansereau y Lems, 1957; Harper *et al.*, 1970; van der Pijl, 1982; Leishman *et al.*, 1995; Westoby *et al.*, 1996; Gordon, 1998; Leishman *et al.*, 2000), involucrando características como peso, color, tamaño, forma, presencia de apéndices y de material de reserva (Snow, 1971; Gordon, 1998; Griz y Machado, 2001).

El tamaño de las semillas de las angiospermas varía en un intervalo de diez órdenes de magnitud. Las semillas polvo (*dust seeds*) de las orquídeas (*e.g. Goodyera repens*) y de algunas especies saprófitas y parásitas son las más pequeñas (aprox.  $10^{-6}$  g), mientras que las semillas de los cocoteros (*e.g. Lodoicea maldivica*) están entre las más grandes (*ca.*  $10^4$  g; Harper *et al.*, 1970). La gran variación en el tamaño de las semillas entre familias o entre especies de una misma familia (como en el caso de las leguminosas) contrasta con la estabilidad del tamaño de las semillas en una especie (Harper *et al.*, 1970). En general, la variación en el peso promedio de las semillas es mayor a nivel individual (entre diferentes semillas de cada planta) que dentro y entre poblaciones (Vaughton y Ramsey, 1998; Leishman *et al.*, 2000). Esta variación indicaría efectos ambientales, más que diferencias genéticas entre plantas madres (Leishman *et al.*, 2000).

La incorporación de estructuras extraovulares en las diásporas, junto con la presencia de expansiones de la testa, modifican su forma y favorecen su diversidad morfológica. Un ejemplo de estas estructuras extraovulares son los cuerpos aceitosos (eleosomas, asociados a la dispersión por hormigas), las plumas y las alas (asociadas a la dispersión por aire), los ganchos y las púas

(asociados a la dispersión por adhesión a vertebrados) y los arilos o carnosidades (asociados a la dispersión por ingestión por vertebrados) (Harper *et al.*, 1970; Leishman *et al.*, 2000).

Los cambios en la forma y el tamaño de las diásporas, aunque pequeños, pueden tener repercusiones en casi todos los aspectos de la germinación y el establecimiento de las plántulas (Harper *et al.*, 1970; Paz *et al.*, 1999). Así, las características morfológicas representan adaptaciones no sólo para la dispersión, sino también para estos dos últimos procesos de la vida de las plantas (Gordon, 1998).

En ocasiones los tamaños y las formas de las diásporas implican compromisos adaptativos (*trade-offs*) complejos. Por ejemplo, el tamaño de las semillas involucra un compromiso con el número de éstas producidas por la planta. Las ventajas de poseer reservas grandes que permitan dar lugar a plántulas más competitivas, son contrarrestadas por los altos costos de producción y las desventajas en las relaciones hídricas, los riesgos de depredación y la dispersabilidad (una menor distancia de dispersión). Por otro lado, el producir un mayor número de semillas pequeñas tiene como desventaja desarrollar plántulas más pequeñas y menos competitivas, pero sus beneficios se reflejan en un menor riesgo de consumo y una mayor oportunidad de ser dispersadas a distancias mayores de la planta madre (Crawley, 1997; Harper *et al.*, 1970).

### **1.3.3 Síndromes de dispersión y determinantes de la morfología de las diásporas**

Las convergencias morfológicas, fisiológicas y fenológicas en las diásporas que presentan un mismo mecanismo de dispersión permiten reconocer los denominados síndromes de dispersión y agrupar a las especies de acuerdo con esta característica (van der Pijl, 1982; Guariguata y Kattan, 2002). Los síndromes de dispersión dan una idea general sobre la naturaleza de las interacciones entre plantas y animales que se presentan en una comunidad, sugiriendo condiciones a largo plazo bajo las cuales las especies vegetales y animales evolucionaron y se acoplaron (Howe y Westley, 1997; Loiselle y Dirzo, 2002). Los síndromes permiten también hacer generalizaciones acerca de la estructura de las comunidades vegetales y entender mejor su funcionamiento, si se examina la distribución proporcional de las plantas entre los distintos síndromes encontrados en ellas (Howe y Westley, 1997; Loiselle y Dirzo, 2002). Además, su reconocimiento ofrece una idea sobre la historia de selección natural en un determinado taxón vegetal (Howe y Westley, 1997). Sin embargo, la identificación de los síndromes sólo tiene un valor predictivo, de manera que aunque éstos pueden ser usados como una herramienta general de organización, su

determinación no debe ser un sustituto de los estudios del proceso de dispersión *per se* (Howe y Smallwood, 1982).

Las distintas especies de plantas presentan adaptaciones a una amplia gama de vectores de dispersión y por ello la morfología de sus frutos y semillas pueden variar considerablemente (Harper *et al.*, 1970; van der Pijl, 1982). La familia de las leguminosas es un buen ejemplo de esto, ya que sus especies están adaptadas a diversos vectores de dispersión, como aves, murciélagos, roedores, agua, viento o gravedad (Howe y Smallwood, 1982; van der Pijl, 1982). Sin embargo, se debe evitar caer en la suposición de que cada característica anatómica o morfológica de las diásporas tiene un significado adaptativo (Harper *et al.*, 1970). Algunas de ellas pueden ser impuestas por la alometría o por la filogenia. Por ejemplo, las condiciones de desarrollo de las semillas en el ovario pueden restringir su forma (Harper *et al.*, 1970).

Aunque en general los estudios morfológicos de las diásporas han sido interpretados en términos de las adaptaciones de las plantas a los agentes de dispersión (Herrera, 1992), es un enfoque cada vez más común en los estudios comparativos explicar la variación de un carácter con base en la filogenia de la especie como alternativa a las explicaciones adaptativas (Lord *et al.*, 1995). Existen claras restricciones en los tipos de mecanismos de dispersión adoptados por grupos relacionados de plantas, de modo que dentro de familias y géneros completos muchas veces se adoptan principios y formas similares (Willson y Traveset, 2000). Por ejemplo, gran parte de la variación en el tamaño de la semilla entre especies está asociada con la taxonomía, en particular con la pertenencia a una familia (Lord *et al.*, 1995; Leishman *et al.*, 2000); esto es particularmente claro en Asteraceae, Rosaceae y Poaceae (Harper *et al.*, 1970). Otros estudios han demostrado que también existen patrones a nivel de género en las características morfológicas y reproductivas de las plantas, como son el modo de dispersión y la polinización (Ibarra-Manríquez y Oyama, 1992).

Para explicar la forma de los frutos dispersados por animales se han propuesto dos hipótesis alternativas. Una de ellas sugiere que la forma se debe a las presiones selectivas ejercidas por los animales que los comen y dispersan sus semillas, mientras que la otra propone que los patrones de variación en la forma de los frutos podrían reflejar restricciones alométricas propias al desarrollo de las plantas (Herrera, 1992). Las predicciones de ambas hipótesis se pusieron a prueba en un estudio realizado en la península ibérica con varias especies vegetales de frutos dispersados por animales. Se encontró que la variación en la forma de los frutos no estaba

relacionada con el modo de dispersión, y no se apoyaban las predicciones de la hipótesis adaptativa; en cambio, la variación en la forma se acercaba significativamente a las predicciones de la segunda hipótesis basada en la alometría (Herrera, 1992). Por otro lado, las desviaciones de ciertas especies de la relación alométrica predicha estaban originadas por efectos filogenéticos (de acuerdo con la posición taxonómica de la especie), principalmente por las diferencias morfológicas entre géneros dentro de las familias (Herrera, 1992). Asimismo, en un estudio realizado por Gordon (1998) en humedales ribereños en Venezuela, la mayoría de las especies presentaron únicamente el tipo de dispersión abiótica, sugiriendo que la forma geométrica de las semillas estaba más relacionada con las diferencias taxonómicas o filogenéticas entre especies, que con su tipo de dispersión.

Leishman *et al.* (1995, 2000) consideran que las explicaciones filogenéticas y ecológicas para el tamaño de las semillas no tienen porqué ser mutuamente excluyentes si se toma en consideración un importante proceso evolutivo llamado conservación filogenética del nicho (*phylogenetic niche conservatism*). Este fenómeno consiste en que los fenotipos ancestrales de un linaje que tienen conjuntos de características específicas tienden a ser exitosos en nichos particulares y, en consecuencia, sus descendientes tienden a presentar los mismos atributos y a continuar ocupando los mismos nichos (Harvey y Pagel, 1991). Debido a la conservación filogenética del nicho, se espera que mucha de la variación en una característica esté correlacionada tanto con la filogenia como con la ecología, de manera que tratarlas como interpretaciones mutuamente excluyentes de la variación es plantear un falso contraste.

El espectro de dispersión de las plantas varía de lugar a lugar. La frecuencia de los distintos modos de dispersión difiere entre sitios más húmedos y más secos, tanto a escala continental como local (Bullock, 1995). En general, las plantas dispersadas por viento son relativamente comunes en número y proporción en los hábitats secos, mientras que las especies dispersadas por animales (aves o mamíferos) son más frecuentes en hábitats húmedos (Fig. 1) (Gentry, 1982; Howe y Smallwood, 1982; Moreno-Casasola, 1996); éste es el caso de los bosques húmedos y lluviosos neotropicales donde más de 50% de las plantas son dispersadas por animales frugívoros (Howe y Smallwood, 1982). Esta tendencia es común en comunidades con floras similares, como aquellas de los bosques neotropicales, donde existe una correlación negativa entre el porcentaje de árboles del dosel dispersados por viento y la precipitación anual (Gentry, 1982). Gentry (1982) atribuyó esta tendencia a incrementar el número de especies

dispersadas por animales conforme se pasa de bosques secos a bosques húmedos, es decir, a la existencia de una correlación positiva entre la precipitación y la frecuencia de la zoocoria. Tabarelli *et al.* (2003) también encontraron un incremento gradual en el porcentaje de especies de árboles y arbustos dispersados por vertebrados y de especies con bayas (frutos carnosos), asociado con un incremento en la precipitación promedio anual.

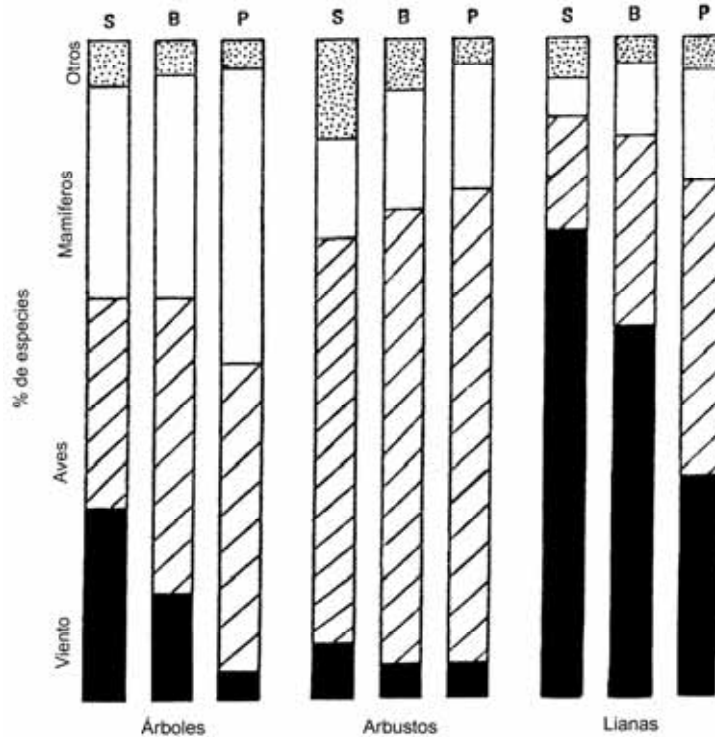


Figura 1. Modos de dispersión de árboles, arbustos y lianas en algunas flóculas neotropicales. S = Parque Nacional Santa Rosa (bosque seco), B = Isla de Barro Colorado (bosque húmedo), P = Río Palenque (bosque lluvioso) (Modificada de Gentry, 1982).

A nivel local ocurre lo mismo. Topográficamente los sitios más secos y más húmedos presentan, respectivamente, una mayor y una menor frecuencia de especies de árboles anemócoros (Gentry, 1982; Bullock, 1995); además, se ha documentado que las hierbas de sitios húmedos son dispersadas con mayor frecuencia por animales, que las de sitios secos de un mismo bosque templado húmedo. Si las condiciones ambientales restringen la habilidad o la eficiencia de los vectores de dispersión, se esperaría encontrar diferencias entre comunidades con respecto a los atributos de dispersión (Ozinga *et al.*, 2004). Si la importancia relativa de los vectores de

dispersión está influenciada por las condiciones ambientales, entonces habría un potencial de dispersión desigual entre paisajes, dependiendo de la distribución de los distintos hábitats. En última instancia, esto podría afectar los procesos de ensamblaje de las comunidades que determinan la composición local de especies y la biodiversidad (Ozinga *et al.*, 2004).

Existen también claras diferencias entre los síndromes de dispersión de distintas formas de crecimiento (Fig. 1). Se ha observado que el tamaño de la planta y la forma de crecimiento muestran algunas correlaciones con el modo de dispersión (Willson y Traveset, 2000). La mayoría de las plantas dispersadas por viento son árboles o lianas, y pocas son árboles de talla pequeña o arbustos (Howe y Smallwood, 1982). En general, las lianas tienden más a ser dispersadas por viento que los árboles, tanto en bosques tropicales secos como en bosques húmedos (Gentry, 1982; 1995). En los bosques secos casi el total de especies de las lianas (80%), y de un tercio a una cuarta parte de los árboles, son dispersados por viento, mientras que en bosques húmedos, especialmente en los lluviosos, > 90% de los árboles y *ca.* 75% de las lianas presentan dispersión zoócora (Gentry, 1982; 1995).

## **1.4 Clasificación de los síndromes de dispersión**

El sistema de clasificación más frecuentemente utilizado para los síndromes de dispersión está basado en el agente o vector, típicamente inferido de la morfología de la diáspora (van der Pijl, 1982). Cada una de las clases de este sistema está relacionada con un vector de dispersión biótico o abiótico, y algunas de las clases se encuentran a su vez subdivididas según las características del agente dispersor (Cuadro 2).

En general, el estudio de la dispersión ha tenido como finalidad explicar el valor selectivo de algunos atributos morfológicos de las unidades de dispersión (Ridley, 1930; van der Pijl, 1982). Sin embargo, la presencia de una estructura para la dispersión no puede predecir inequívocamente el proceso de dispersión, ni tampoco la ausencia de un mecanismo obvio puede excluir la dispersión por un determinado agente animado o inanimado (Howe y Smallwood, 1982). Por esta razón, existen otras clasificaciones de síndromes de dispersión en las que su determinación se basa en la morfología de las diásporas *per se* y no en el supuesto agente dispersor. Una de estas clasificaciones es la propuesta por Lejoly y Mandango (1982, en Gordon 1998), basada en la presencia de marcas y apéndices sobre la superficie de las diásporas, la cual establece siete clases de síndromes de dispersión: pterocoria (diásporas con apéndices alados),



pogonocoria (diásporas con cerdas o plumas), esclerocoria (diásporas no carnosas, lignificadas), desmocoria (semillas adhesivas), sarcocoria (diásporas carnosas o con apéndices carnosos), pleocoria (diásporas con adaptaciones para la flotación) y barocoria (diásporas pesadas).

**Cuadro 2.** Clasificación de los tipos de síndromes de dispersión de las diásporas (van der Pijl, 1982).

<b>Síndromes de dispersión</b>	<b>Agente o vector</b>
Ictiocoria	Peces
Saurocoria	Reptiles
Ornitocoria	Aves
Mamalocoria	Mamíferos
Dispersión por invertebrados	Moscas, estercoleros, etc
Mirmecocoria	Hormigas
Anemocoria	Viento
Hidrocoria	Agua
Epizocoria	Animales (en el exterior del cuerpo del animal)
Autocoria	Dispersión por la misma planta
Barocoria	Sólo dispersión por peso

Mucho antes del trabajo de Lejoly y Mandango (1982), Dansereau y Lems (1957) ya habían elaborado un sistema de clasificación similar, en el que las clases de diásporas se distinguen de acuerdo con la estructura aparente para la dispersión. Esta clasificación no toma en cuenta ni los agentes, ni las adaptaciones a cualquier medio de dispersión, es decir, no intenta explicar el valor adaptativo de las diásporas. Por el contrario, establece que no hay una correlación obligada entre la forma y la función. Estos autores criticaron el hecho de que las clasificaciones de síndromes de dispersión, basadas en el agente dispersor y orientadas a encontrar una relación entre la forma y la función, no resuelven el problema de la policoria, proceso en el que diversos agentes contribuyen a la diseminación de las diásporas. Además, aunque habitualmente sean dispersadas por un agente particular, en ocasiones las diásporas no muestran ningún tipo de adaptación en su morfología. A partir de estas ideas, en la clasificación de Dansereau y Lems (1957) las características morfológicas –funcionales o no–, son tomadas como el único criterio, excluyendo

nociones genéticas, taxonómicas y ecológicas. Los tipos básicos de dispersión propuestos en esta clasificación son la autocoria y la heterocoria, subdivididos a su vez en varios síndromes de dispersión (Cuadro 3).

**Cuadro 3.** Clasificación de los tipos de síndromes de dispersión de las diásporas (Dansereau y Lems, 1957).

<b>Tipo básico de dispersión</b>	<b>Síndrome</b>	<b>Descripción de las diásporas</b>
<b>Autocoria</b>		
Diásporas que no presentan ninguna adaptación obvia para la dispersión por un agente externo.	Auxocoria	Depositadas por la planta madre y sin mecanismos de expulsión.
	Balocoria	Expulsadas con fuerza de la planta madre.
	Barocoria	Caracterizadas por su peso y la carencia de alguna otra estructura.
	Esclerocoria	Similares a las de barocoria pero de menor peso
	Semacoria	Expulsadas por movimientos oscilantes de la planta madre.
<b>Heterocoria</b>		
Diásporas que presentan apéndices, o que son extremadamente ligeras, o que están provistas con capas carnosas exteriores.	Acantocoria	Con espinas, ganchos o cerdas.
	Ascocoria	De baja densidad.
	Ciclocoria	De forma esférica y voluminosa debido a las estructuras accesorias que la componen.
	Esporocoria	Muy diminutas.
	Ixocoria	Con superficie viscosa o glandular.
	Pogonocoria	Con apéndices plumosos, pelos, crestas.
	Pterocoria	Con apéndices alados escariosos.
	Sacocoria	Dentro de una cubierta delgada.
	Sarcocoria	Con capas externas suaves y carnosas.

Además, por estar basada en la morfología de las diásporas, en esta propuesta no existe el compromiso de establecer el agente dispersor, de manera que los estudios que permitan reafirmar o rechazar esta categorización (*e.g.* observaciones sobre hábitos alimentarios de aves o mamíferos, influencia del viento sobre diásporas, etc.) pueden hacerse de manera independiente (Sánchez-Garfías *et al.*, 1991; Solórzano, 1998). Los trabajos de campo encaminados a estudiar el proceso de dispersión requieren de mucho esfuerzo, tiempo e ingenio, sobre todo por la dificultad de rastrear el movimiento de las semillas desde la planta madre hasta el sitio final donde se depositan (Jansen, 2003).

Una crítica al trabajo de Dansereau y Lems es el hecho de que las clases de diásporas basadas en sólo una o dos características visibles son demasiado simples para su uso en ecología, además de que descuidan o desatienden características como el color, el sabor, el olor y la función real (van der Pijl, 1982). Sin embargo, no todos los estudios ecológicos sobre la dispersión tienen como objetivo determinar el agente dispersor y es por eso que la utilización de clasificaciones como la de Lejoly y Mandango (1982) o la de Dansereau y Lems (1957) permiten obtener patrones de dispersión y realizar comparaciones entre ambientes y taxa. Además, y lo que es más importante, aunque no siempre sea posible deducir la función a partir de la forma, generalmente sí existe una correlación entre ellas (Dansereau y Lems, 1957).

## **1.5 Justificación del trabajo**

La clasificación de diásporas en tipos de dispersión hace posible obtener espectros de dispersión para las comunidades vegetales y, al relacionarlos con características ambientales, se tienen elementos para avanzar en el entendimiento de su estructura, composición y función (Dansereau y Lems, 1957; Willson y Traveset, 2000). Además, permite hacer distintos tipos de comparaciones de estos espectros, por ejemplo entre grupos definidos por la forma de vida o la forma de crecimiento, entre comunidades pertenecientes a una secuencia sucesional, o entre comunidades que difieren en composición florística y cuyas fisonomías son similares o contrastantes, y que se presentan en áreas sometidas a un régimen climático común.

La región de Nizanda, Oaxaca, se caracteriza por presentar una alta riqueza de especies (> 900) asociada a una fuerte diferenciación florística entre los siete tipos de vegetación que se han reconocido: bosque de galería, matorral espinoso, matorral xerófilo, sabana, selva baja

caducifolia, selva mediana subcaducifolia y subperennifolia, y vegetación acuática y subacuática (Pérez-García *et al.*, 2001). Las variables ambientales (principalmente la variación en los tipos de suelo y la disponibilidad de agua) que subyacen a la diferenciación entre estas comunidades vegetales pueden actuar como fuertes presiones de selección sobre la morfología y fisiología de las plantas que conforman cada una de ellas.

La intención del presente estudio fue determinar si existía una correspondencia entre las diferencias en composición y estructura observadas entre las comunidades de la región de Nizanda y sus patrones de morfología de diásporas y de síndromes de dispersión. El estudio de estos patrones forma parte del análisis de los componentes biológicos involucrados en la distribución diferencial de las comunidades vegetales.

## **1.6 Objetivos e hipótesis**

### **1.6.1 Objetivos**

El objetivo general de este estudio fue comparar los espectros de dispersión de cuatro tipos de vegetación (sabana, selva baja caducifolia, matorral xerófilo y vegetación ribereña) de la región de Nizanda, Oaxaca, con base en el análisis de la morfología de las diásporas de las especies de mayor importancia estructural en cada comunidad, para valorar la contribución relativa de la filogenia (a través de la taxonomía) y de las presiones de selección ejercidas por el ambiente sobre la variación en los espectros de dispersión.

Para alcanzar dicho objetivo, se establecieron dos objetivos particulares: (1) determinar las estructuras de dispersión de las especies dominantes en cada comunidad y caracterizar sus síndromes de dispersión mediante un sistema de clasificación de diásporas basado en sus características morfológicas; (2) cuantificar la diversidad de síndromes de dispersión por comunidad, para distintos niveles de agrupamiento taxonómicos (clase, orden, familia, género y especie) y por forma de crecimiento, e identificar una posible asociación entre estos dos atributos de las especies.

### **1.6.2 Hipótesis**

La variación en las características de dispersión entre comunidades vegetales está relacionada con la posición de éstas a lo largo de gradientes ambientales. Suponiendo que las comunidades

vegetales desarrolladas en ambientes más favorables (*e.g* mayor disponibilidad de agua y de nutrientes) albergan un componente animal más diverso y abundante, es razonable esperar que en ellas predominen diásporas con síndromes de dispersión heterócoros o que estén asociadas a vectores bióticos de dispersión, mientras que en las comunidades vegetales propias de zonas menos favorables deberían ser más abundantes las diásporas cuya morfología corresponda a síndromes de dispersión autócoros o que puedan ser asociadas a vectores abióticos de dispersión.

Además, de existir una asociación entre el modo de dispersión de las plantas y su forma de crecimiento, se esperaría que los elementos emergentes del dosel de las comunidades presenten diásporas asociadas al viento como vector de dispersión, mientras que las plantas que estén menos expuestas al viento en sus respectivas comunidades estén asociadas a otros síndromes de dispersión. Por otra parte, si las características de la dispersión de una planta están ligadas a su posición taxonómica, se esperaría que hubiera patrones de síndromes de dispersión a nivel de familias o taxones superiores.

## 2 ÁREA DE ESTUDIO

### 2.1 Localización

El presente estudio se realizó en la región de Nizanda, ubicada en el este del estado de Oaxaca, en la porción sur del Istmo de Tehuantepec. Nizanda ( $16^{\circ} 39' N$ ,  $95^{\circ} 00' O$ ) pertenece al municipio de Asunción Ixtaltepec, aunque algunas de las comunidades vegetales de estudio se localizan en el municipio de Ciudad Ixtepec, ambos pertenecientes al Distrito de Juchitán, Oaxaca (Pérez-García *et al.*, 2001). Según la regionalización del estado de Oaxaca en subprovincias fisiográficas, Nizanda se ubica en la subprovincia denominada Depresión Ístmica de Tehuantepec (Ortiz-Pérez *et al.*, 2004).

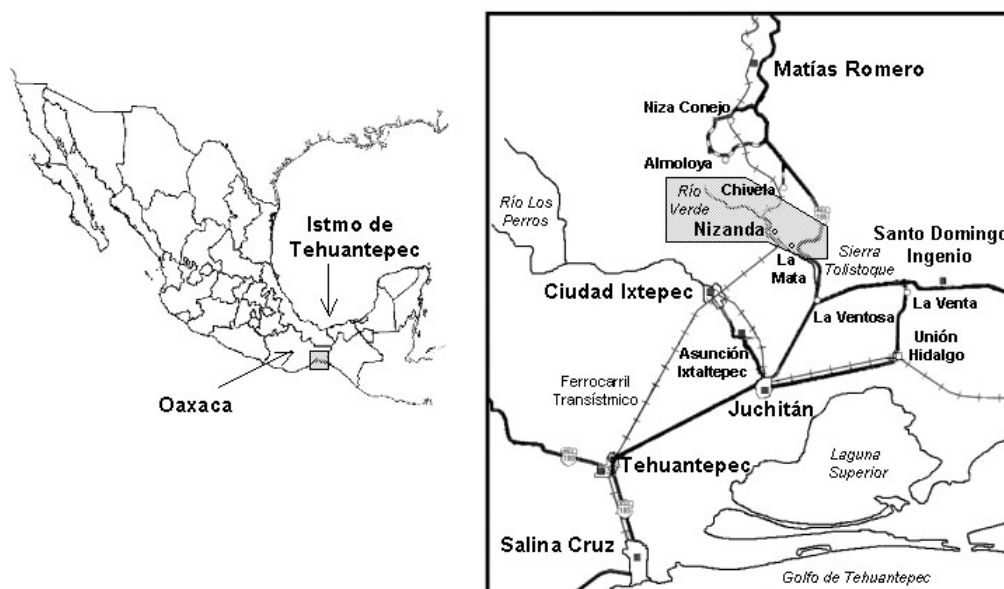


Figura 2. Ubicación de la región de Nizanda, Oaxaca. Tomado de Pérez-García *et al.* (2001).

### 2.2 Clima

A partir de los datos obtenidos de estaciones meteorológicas aledañas a Nizanda, entre las que por su proximidad destacan Matías Romero, Chivela, Ciudad Ixtepec y Juchitán, se ha establecido que en la región prevalece un clima de tipo  $Aw_0(w)igw$  según la clasificación de

García (1988), es decir, cálido subhúmedo con lluvias en verano, isotermal y marcha de temperatura tipo Ganges. La temperatura promedio anual es aproximadamente 25°C y la precipitación total anual promedio fluctúa entre 900 y 1,000 mm. La precipitación es marcadamente estacional: hay una época de sequía entre noviembre y abril, y una lluviosa entre mayo y octubre (SPP, 1984a, b; Pérez-García *et al.*, 2001). Un aspecto importante del clima regional es la incidencia del viento, particularmente fuerte entre septiembre y mayo. Se trata de los vientos alisios provenientes del Golfo de México, que pasan a través del Istmo de Tehuantepec, donde se forman zonas de baja presión y alta temperatura que les hacen desarrollar altas velocidades (Rodrigo-Álvarez, 1994).

### **2.3 Geomorfología, suelos y agua**

En la región predominan rocas metamórficas (filitas) y afloramientos de calizas del Mesozoico, específicamente del Cretácico Inferior (Pérez-García *et al.*, 2001). El suelo de Nizanda es muy heterogéneo; en las partes altas de las colinas de filitas los suelos son poco profundos y abundantes en gravas superficiales, mientras que en el piedemonte están más desarrollados, alcanzando > 1 m de profundidad en las planicies aluviales. La situación edáfica más contrastante corresponde a los afloramientos calizos, ya que allí, en algunas cimas y escarpes, el suelo es muy somero e incluso puede ser inexistente.

El poblado de Nizanda se encuentra a una altitud aproximada de 100 m. La mayor elevación de la región se alcanza en la cima del Cerro Naranjo (> 700 m s.n.m.). No obstante, el paisaje está dominado por lomeríos bajos (de aproximadamente 250 m s.n.m.) y de laderas medianamente pronunciadas (desde 0° hasta 40° de inclinación, aunque hay laderas con pendientes más fuertes [López-Olmedo, 2001]); entre ellos están inmersos los afloramientos de roca caliza, formando un sistema que corre de NO a SE. De estos afloramientos destaca la elevación conocida como Cerro Verde, con aprox. 550 m de altitud.

La corriente de agua más importante en la zona de estudio es el Río Verde. Se trata de una corriente perenne cuyo caudal está formado por la convergencia de varios arroyos menores, en su mayoría intermitentes; éstos recogen el agua que brota de los manantiales de la región, aunque durante la época de lluvias se nutren con el agua de escorrentía (Lebrija-Trejos, 2001).

## **2.4 Flora y vegetación**

En el trópico estacionalmente seco, las diferencias en la disponibilidad de agua en una misma localidad pueden dar lugar a variaciones en la vegetación tan grandes como las observadas en regiones de clima diferente (Pérez-García, 2002), no sólo en términos de estructura general y composición florística (Cottler *et al.*, 2002), sino incluso en aspectos dinámicos como la fenología de las plantas (Bullock, 1995). En el caso particular de Nizanda, en un área aproximada de 85 km<sup>2</sup> y bajo un mismo régimen climático, existe un mosaico de comunidades vegetales muy diferentes tanto florística como estructuralmente. Los estudios realizados en la región sugieren que la variación edáfica, fisiográfica, litológica y de disponibilidad de agua son algunas de las principales determinantes de esta heterogeneidad vegetal.

### **2.4.1 Flora**

Pérez-García *et al.* (2001) publicaron un listado florístico para la región de Nizanda que incluye 746 especies, representantes de 458 géneros y de 119 familias. Sin embargo, a la fecha, una estimación de la riqueza total en la región supera 900 especies (E. A. Pérez-García *com. pers.*).

### **2.4.2 Vegetación**

Para la región de estudio se han descrito siete tipos de vegetación primaria (Pérez-García *et al.*, 2001): bosque de galería, matorral espinoso, matorral xerófilo, sabana, selva baja caducifolia, selva mediana subcaducifolia y subperennifolia, y vegetación acuática y subacuática. Además, una porción considerable de la región corresponde a vegetación secundaria, derivada principalmente de selva baja caducifolia, y a sistemas agropecuarios. De los tipos de vegetación primaria la selva baja caducifolia y la sabana son los que cubren mayores extensiones (62% y 11% del total de la región, respectivamente [Colín-García, 2003]), mientras que los restantes se encuentran restringidos a manchones relativamente pequeños.

Con base en los estudios de la vegetación realizados para la región en general (Pérez-García *et al.*, 2001), y para la sabana (López-Olmedo, 2001), la selva baja caducifolia (Gallardo-Cruz, 2004) y la vegetación ribereña (Lebrija-Trejos, 2001), a continuación se describen las diferentes comunidades vegetales incluidas en el presente estudio.



### *Selva baja caducifolia (SBC)*

Es la comunidad de mayor extensión en la zona de estudio. En el gradiente altitudinal se presenta desde aprox. 100 m hasta una altitud de *ca.* de 500 m sobre el Cerro Verde. El listado florístico actualizado para la SBC contiene 454 especies (E. A. Pérez-García *com. pers.*). Su dosel alcanza aproximadamente 9 m de altura y su cobertura está por arriba de 400% (Gallardo-Cruz, 2004). Es probable que la SBC sea la comunidad más heterogénea de la región de estudio, debido a las grandes variaciones espaciales en su fisonomía y composición (Pérez-García y Meave, 2004). Se distinguen claramente dos variantes: la que crece sobre suelo más profundo (SBCs) y la que lo hace sobre la roca caliza expuesta (SBCr). En la SBCs dominan varias especies de Fabaceae y Mimosaceae, mientras que la SBCr se caracteriza por presentar especies arbóreas rúpiculas del género *Ficus* y otras especies capaces de crecer en suelos rocosos poco desarrollados de las familias Nolinaceae, Burseraceae, Caricaceae, Apocynaceae y Bombacaceae.

### *Matorral xerófilo (MX)*

Las comunidades de MX forman conjuntos notablemente diferentes de otros tipos de vegetación presentes en Nizanda. El MX se distribuye en manchones aislados sobre los pedregales de roca caliza, dentro de un intervalo altitudinal de 100 a 500 m (Pérez-García, 2002). Actualmente se tienen registradas 74 especies para este tipo de vegetación (Pérez-García *et al.*, en prensa.), constituida fundamentalmente por un estrato bajo (<1 m) donde las especies más frecuentes pertenecen a los géneros *Agave* (Agavaceae), *Hechtia* (Bromeliaceae) y *Mammillaria* (Cactaceae). El estrato arbóreo y arbustivo es discontinuo y muy bajo, y en él destacan especies de las familias Anacardiaceae, Apocynaceae y Cactaceae (Pérez-García y Meave, 2004). La presencia de plantas crasas perennifolias en el MX podría estar correlacionada con una baja fertilidad (Pérez-García *et al.*, 2001)

### *Sabana (SAB)*

La SAB se desarrolla en las cimas y pendientes de las lomas de filitas, donde los suelos están poco desarrollados y son posiblemente oligotróficos. En el gradiente altitudinal se presenta desde *ca.* 150 hasta 450 m (López-Olmedo, 2001). Es una comunidad abierta, con muy pocos elementos arbóreos y arbustivos; el estrato bajo está conformado por un gran número de especies de plantas miniatura (muchas de ellas muy raras), de manera que la altura general de la

vegetación corresponde a 35 cm (López-Olmedo, 2001). En la actualidad el número de especies registradas para la SAB es de 189 (Pérez-García *et al.*, en prensa) y la mayor parte de ellas no se comparten con otros tipos de vegetación. Esta observación sugiere que esta comunidad es primaria, pero las evidencias más fuertes en este sentido son la presencia de especies endémicas y la dominancia de *Trachypogon spicatus* (Poaceae), característica compartida con otras sabanas neotropicales (López-Olmedo, 2001). El fuego y las limitaciones hídricas y nutricionales son factores que operan fuertemente en la SAB, además los vientos característicos de la región son especialmente notorios en la comunidad.

### *Selva mediana (SM)*

El listado florístico actualizado para este tipo de vegetación contiene 346 especies (E. A. Pérez-García *com. pers.*). Este tipo de vegetación se distribuye en las zonas con mayor humedad edáfica de la región, a lo largo de arroyos permanentes o estacionales, así como en las cañadas húmedas y en las laderas de las partes altas del Cerro Naranjo, abarcando un intervalo altitudinal de 150 a 740 m aprox. Entre estos hábitats existen variaciones en la disponibilidad de agua que dan lugar a diferencias en la composición y la fenología de las especies que los componen. Esto permite reconocer al menos dos variantes para este tipo de vegetación: una subperennifolia y otra subcaducifolia. En general, el dosel de estas comunidades mide entre 15 y 20 m, aunque algunos árboles alcanzan 30 m de altura (Pérez-García *et al.*, 2001; Lebrija-Trejos, 2001). Entre los elementos más comunes en este tipo de vegetación se encuentran *Andira inermis* (Fabaceae), *Cynometra oaxacana* (Caesalpinaceae), *Astronium graveolens* (Anacardiaceae), *Malmea depressa* (Annonaceae), *Inga vera* (Mimosaceae) y *Thounidium decandrum* (Sapindaceae).

### *Bosque de galería (BG)*

El BG ocupaba originalmente gran parte de la planicie de inundación del Río Verde, pero debido a las actividades agrícolas, en la actualidad ha desaparecido casi por completo. Los fragmentos que permanecen a lo largo del cauce del río difieren en composición y estructura de las selvas medianas presentes en las partes altas del sistema fluvial (Lebrija-Trejos, 2001). El BG está definido por la presencia de *Astianthus viminalis* (Bignoniaceae) y su dosel es más o menos abierto, con árboles de hasta 18 m. El listado florístico actualizado para este tipo de vegetación comprende 105 especies (E. A. Pérez-García *com. pers.*)

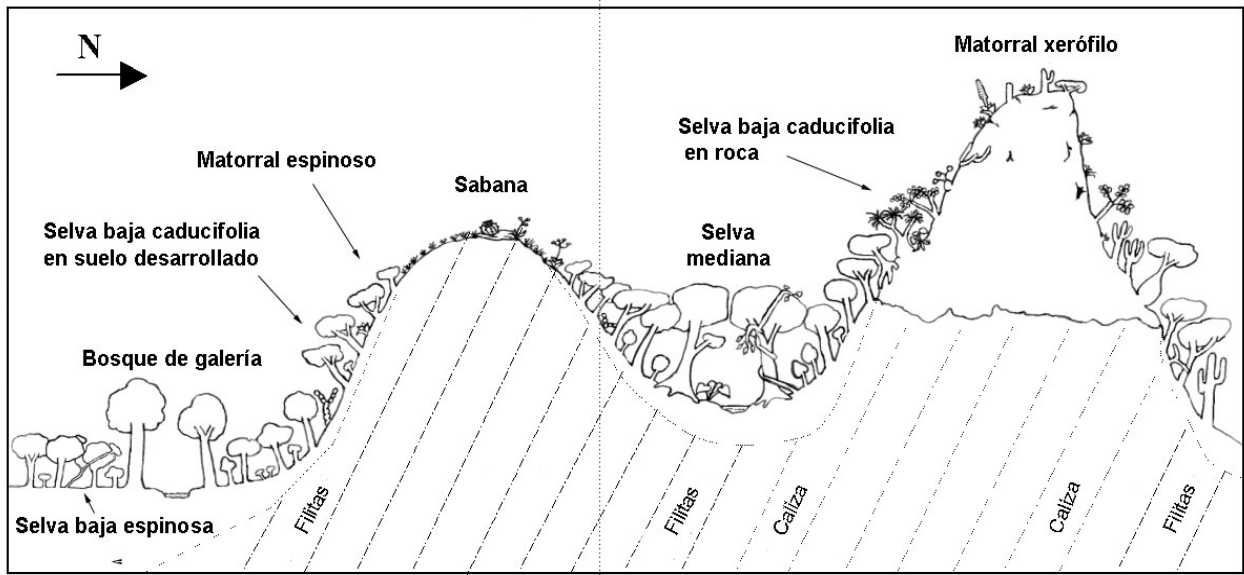


Figura 3. Esquema de los tipos de vegetación presentes en la región de Nizanda. Modificado de Pérez-García *et al.*, 2001).

## 3 MÉTODOS

### 3.1 Selección de las comunidades y especies de estudio

Los tipos de vegetación considerados en el presente estudio fueron la selva baja caducifolia (SBC), el matorral xerófilo (MX), la sabana (SAB), el bosque de galería y la selva mediana. Su elección se basó en el conocimiento actual sobre su estructura y composición, las cuales han sido descritas en estudios realizados anteriormente en la región (Pérez-García *et al.*, 2001; Lebrija-Trejos, 2001; López-Olmedo, 2001; Pérez-García, 2002; Gallardo-Cruz, 2004). Las dos variantes de la SBC (SBCs y SBCr) fueron consideradas como comunidades distintas, pues aunque su estructura no difiere de manera considerable, se quería averiguar si había diferencias respecto a los síndromes de dispersión; un resultado en este sentido reforzaría el grado de diferenciación biológica encontrado entre ellas. Por otra parte, el bosque de galería y la selva mediana fueron tomados en cuenta para el estudio como una sola comunidad, haciendo referencia a ella como vegetación ribereña (VR). En un estudio previo en la región (Lebrija-Trejos, 2001) se obtuvo un listado de las especies de la VR con sus variables estructurales, a partir de datos de sitios ubicados en ambas comunidades; éste sirvió de base para elegir las especies estudiadas en este trabajo. Por lo anterior y por la similitud de las condiciones en las que se desarrollan ambas comunidades es que son analizadas como un solo tipo de vegetación.

La elección de las especies de cada comunidad se basó en sus valores de importancia relativa (VIR), ya que su alto valor estructural permite tener una buena representación de los patrones de dispersión en cada una. En el caso de la vegetación ribereña y de la sabana se utilizaron los VIR reportados por Lebrija-Trejos (2001) y López-Olmedo (2001), respectivamente. En el caso de la VR se utilizó el VIR tal como fue propuesto por Curtis y McIntosh, a partir de la suma de la dominancia (= cobertura) relativa, la densidad relativa y la frecuencia relativa de las especies (Lebrija-Trejos, 2001). Para la SAB, los VIR se obtuvieron sólo mediante la suma de las frecuencias y las coberturas relativas, sin tomar en cuenta la densidad, pues el crecimiento clonal de la mayoría de las plantas de sabana no permite diferenciar entre individuos (López-Olmedo, 2001). En el caso de la SBC que se desarrolla sobre suelo, los valores de importancia relativa para cada especie se obtuvieron a través de la base de datos elaborada por Gallardo-Cruz (2004), mediante la suma de los valores relativos de cobertura, densidad y frecuencia de cada especie. En el caso de la SBCr y del MX, los VIR fueron obtenidos

únicamente por medio de la suma de la frecuencia y la cobertura relativas, a partir de los datos registrados en la base de datos elaborada para los estudios de la región (Pérez-García, 2002)

Una vez calculados los VIR para las especies en cada comunidad, se eligieron las 33 especies con valores más altos. Este número de especies por comunidad representa un tamaño de muestra adecuado para el análisis estadístico; además, debido a que el número de especies difiere mucho entre comunidades (*e.g* MX = 74 especies y SBC = 454 especies), en el MX y la SBCr el conjunto de VIR elegibles es mucho más pequeño que en comunidades como la SBCs o la VR. Los listados florísticos de cada comunidad fueron cotejados con el listado más reciente de la región con el fin de actualizar la nomenclatura de las especies. Las especies determinadas únicamente a nivel de género o familia no fueron tomadas en cuenta para el estudio, por lo que se eligieron aquellas que correspondían al siguiente VIR, en orden descendente. La única excepción se hizo para dos especies del género *Bursera*, ya que a pesar de estar identificadas hasta especie, quedaron confundidas en el muestreo. Éstas presentan altos valores estructurales en tres de las comunidades estudiadas (SBCs, SBCr, MX) y para el análisis se manejaron como un solo complejo (*Bursera* spp.).

### **3.2 Fuentes de información y definiciones**

Se estudió un total de 136 especies pertenecientes a 51 familias, que representan 18% del total de especies incluidas en el trabajo de Pérez-García *et al.* (2001) para la región. Para este conjunto de especies se determinó su diáspora, su síndrome de dispersión y su forma de crecimiento (ver apéndice). Todas las características anteriores fueron obtenidas a partir de tres fuentes de información: (1) datos publicados en distintos trabajos florísticos como son *Flora de Guatemala* (Standley *et al.*, 1946-1976), *Flora Mesoamericana* (Davise *et al.*, 1994), *Flora Fanerogámica del Valle de México* (Calderón de Rzedowski y Rzedowski, 2001), *Árboles y Arbustos de México* (Standley, 1920-1926) y otros trabajos como los de Heywood (1978), Gentry (1996), Pennington y Sarukhán (1998) y Spujt (1994); (2) ejemplares depositados tanto en el Herbario Nacional (MEXU) como en el microherbario de la región de Nizanda, y (3) ejemplares recolectados en la región, que hasta ahora no han sido incorporados a ninguna colección científica institucional.

El modo de dispersión fue inferido de la morfología de las diásporas de acuerdo con la clasificación de Danserau y Lems (1957), utilizando las categorías mostradas en el Cuadro 2. Para las clases de dispersión autócora sólo se tomaron en cuenta dos clases: la barocoria y la

esclerocoria, pues las características descritas para las diásporas semácoras, auxócoras y balócoras no pueden inferirse directamente de su morfología. A su vez, las categorías barócoras y esclerócoras fueron combinadas en una sola clase, pues su diferencia radica únicamente en que las últimas son de menor peso, sin que esto sea una característica clara para separarlas. Esta categoría fue nombrada simplemente como barocoria.

Las especies se agruparon también en dos grandes categorías de dispersión: biótica y abiótica, asociando las clases de dispersión con un posible agente dispersor. Las especies de dispersión biótica fueron aquellas que presentaron diásporas ixócoras, acantócoras y sarcócoras. Como especies de dispersión abiótica fueron consideradas aquellas que presentaban diásporas esporócoras, sacócoras, esclerócoras, barócoras, ascócoras, ciclócoras, pterócoras y pogonócoras.

Las plantas han sido clasificadas según sus formas de crecimiento de distintas maneras, por diversos autores (Oakwood *et al.*, 1993). En el presente estudio, se tomó en cuenta la forma máxima de crecimiento de las especies, pues suele haber diferencias entre individuos de una misma especie que se desarrollan en diferentes comunidades. Se definieron las siguientes categorías de formas de crecimiento: árbol, arborescente, arbusto, forbia, graminoide, rosetófila, trepadora y cactácea pequeña. Las categorías incorporan la altura y la forma biológica de las especies (leñosa, herbácea y suculenta). Tanto los árboles y los arbustos fueron especies leñosas diferenciadas por la altura, en donde los árboles corresponden a plantas > 3 m de altura y los arbustos a plantas < 3 m. Las especies reconocidas como arborescentes corresponden a especies altas pero suculentas, como son las cactáceas columnares o las patas de elefante (*Beaucarnea recurvata*). Entre las especies herbáceas se reconoció a las gramíneas como aquellas pertenecientes a las familias Poaceae y Cyperaceae, y a las forbias como a las especies no leñosas fuera de la categoría de los pastos (Jurado *et al.*, 1991).

### **3.3 Análisis de los datos**

Se examinó la distribución de todas las especies entre las categorías de dispersión y forma de crecimiento establecidas en el presente trabajo. Se analizó la distribución de las formas de crecimiento en las comunidades estudiadas, así como la distribución de los modos de dispersión por forma de crecimiento, y se probó la existencia de independencia entre estas dos características. Ambos análisis se llevaron a cabo mediante una prueba de  $G$  (cociente de verosimilitud logarítmica) (Zar, 1999), en donde las categorías de forma de crecimiento árbol y

arborescente, así como forbia y cactácea pequeña, fueron combinadas en dos categorías, respectivamente. Para realizar las pruebas de  $G$  mencionadas fue necesario sumar a cada uno de los datos observados un valor igual a uno, ya que muchos de ellos presentaban valores iguales a cero.

También para las 136 especies estudiadas, y como una aproximación a la dilucidación del posible papel de la filogenia sobre las características de dispersión de las especies, se probó la independencia entre el modo de dispersión y el nivel taxonómico al que éstas pertenecen (clase, subclase, orden, familia y género) mediante una prueba de  $G$  (Zar, 1999). Cada familia, género, orden, subclase y clase contó como un dato para un determinado síndrome de dispersión si presentaba por lo menos una especie con dicho síndrome. Se utilizó el sistema de clasificación de Cronquist (Brummitt, 1992) para determinar cada uno de los niveles taxonómicos de las especies.

Para cada comunidad se determinó la diversidad de síndromes de dispersión con el índice de Shannon ( $H'$ ) calculado con logaritmos naturales ( $\ln$ ) y se evaluó la relación entre el tipo de vegetación y el tipo de dispersión con una prueba de  $G$  (Zar, 1999); en particular, para evaluar la independencia entre las subclases de dispersión y el tipo de vegetación fue necesario, nuevamente, realizar una suma de uno a cada uno de los datos observados. Se examinó además la distribución de especies en las categorías de dispersión y la distribución de éstas y de los síndromes de dispersión por formas de crecimiento. La proporción de especies con un determinado síndrome de dispersión en una comunidad no es la única forma de explicar su importancia dentro de ella. Por ello, se analizó el valor estructural de los síndromes en cada comunidad y se comparó con la proporción de especies que lo representa. El valor estructural de cada síndrome se calculó a partir de la suma de los VIR de las especies que presentaban dicho síndrome en cada comunidad.

## 4 RESULTADOS

### 4.1 Características del conjunto total de especies

#### 4.1.1 Dispersión

De las 136 especies estudiadas, 88 (64.7%) presentaron diásporas heterócoras –con estructuras para la dispersión–, y 48 (35.3%) presentaron diásporas autócoras –sin adaptaciones obvias para la dispersión. Además, el número de especies asociadas a vectores abióticos (94, 69.1%) fue mayor que el de especies asociadas a vectores bióticos (42, 30.9%). De las diez subclases de dispersión predominó la dispersión barócora (48 especies, 35.3%), única clase reconocida de diásporas autócoras, seguida de cerca por la sarcocoria (38 especies, 27.9%), mientras que la ixocoria estuvo representada únicamente por una especie (Fig. 3).

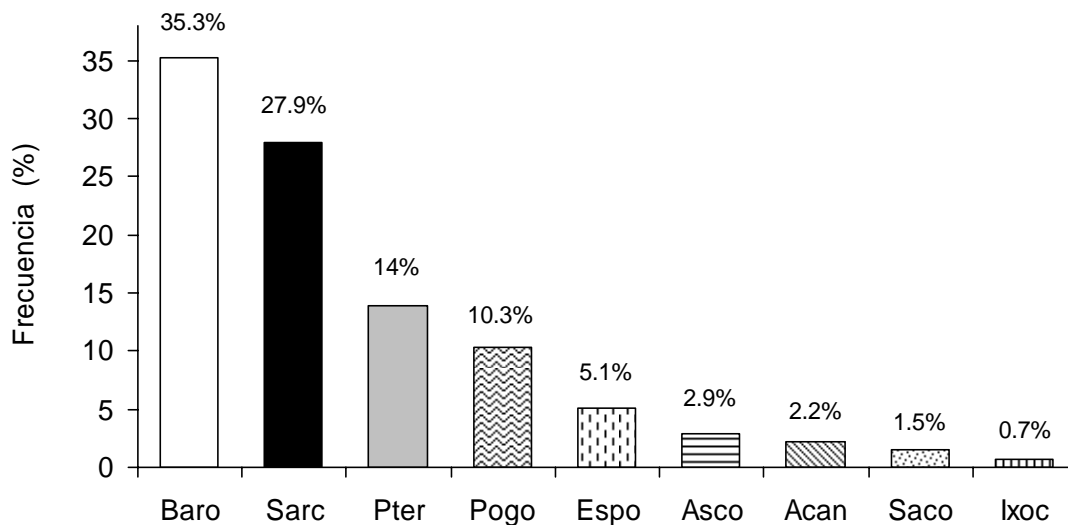


Figura 3. Distribución de frecuencias de las especies estudiadas por subclase de dispersión (Acan = acantocoria, Asco = ascocoria, Baro = barocoria, Espo = esporocoria, Ixoc = ixocoria, Pogo = pogonocoria, Pter = pterocoria, Saco = sacocoria, Sarc = sarcocoria).

#### 4.1.2 Forma de crecimiento

Entre las 136 especies estudiadas, como se aprecia en la figura 4, los árboles fueron la forma de crecimiento dominante (53 especies, 39%), seguidos de cerca por los arbustos (28 especies, 20.6%); a las formas arborescentes (4 especies) y a las cactáceas pequeñas (2 especies)



correspondieron porcentajes mucho menores (2.9% y 1.5%, respectivamente). La distribución de las especies por su forma de crecimiento entre las comunidades no fue aleatoria ( $G = 149.60$ , g.l. = 20,  $P < 0.05$ ). Se observó un tendencia descendente para las especies de crecimiento arbóreo y uno ascendente para las especies rosetófilas, forbias y gramínoides (Fig. 4), conforme se avanza de comunidades de hábitats más favorables (VR, SBCs) a las propias de los hábitats menos favorables (MX, SAB).

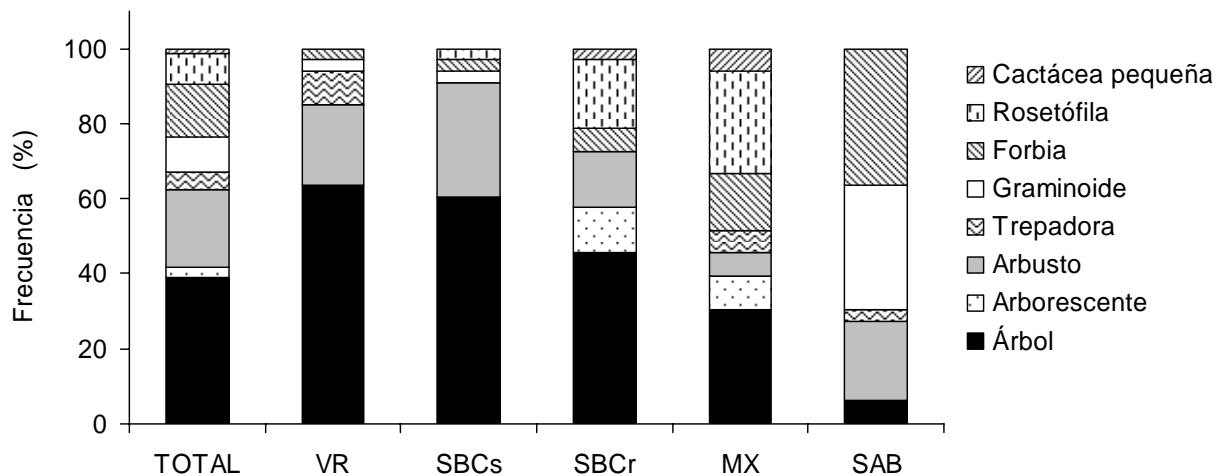


Figura 4. Distribución porcentual de las especies por clase de forma de crecimiento (primera columna de izquierda a derecha) y su distribución en cada una de las comunidades vegetales (MX = matorral xerófilo, SAB = sabana, SBCr = selva baja caducifolia en roca, SBCs = selva baja caducifolia en suelo, VR = vegetación ribereña).

### 4.1.3 Asociación entre caracteres

*Modo de dispersión y forma de crecimiento.* No se encontró independencia entre el modo de dispersión y la forma de crecimiento de las especies, es decir, la dispersión no se distribuye aleatoriamente entre las categorías de formas de crecimiento. Esto fue así para todos los niveles de clasificación de las especies en modos de dispersión: autócora vs. heterócora ( $G = 39.39$ , g.l. = 5,  $P < 0.05$ ), biótica vs. abiótica ( $G = 34.10$ , g.l. = 5,  $P < 0.05$ ), y subclases ( $G = 155.71$ , g.l. = 40,  $P < 0.05$ ).

La distribución de los síndromes de dispersión en clases de forma de crecimiento se muestra en la figura 5. El patrón general encontrado entre las categorías de forma de crecimiento está caracterizado por la dominancia de la dispersión heterócora y abiótica. Los arbustos y las

forbias, sin embargo, al presentar un alto componente de diásporas barócoras, están dominados por la dispersión autócora y no se ajustan al patrón. Además, las formas arbóreas, arborescentes y trepadoras comparativamente presentan un mayor componente de diásporas de dispersión biótica (en particular diásporas sarcócoras) que otras formas de crecimiento como son las gramíneas, las rosetófilas o las forbias. Las especies trepadoras destacaron por presentar el menor número de tipos de dispersión (3), mientras que las forbias y las cactáceas pequeñas en conjunto presentaron el mayor número de subclases (6).

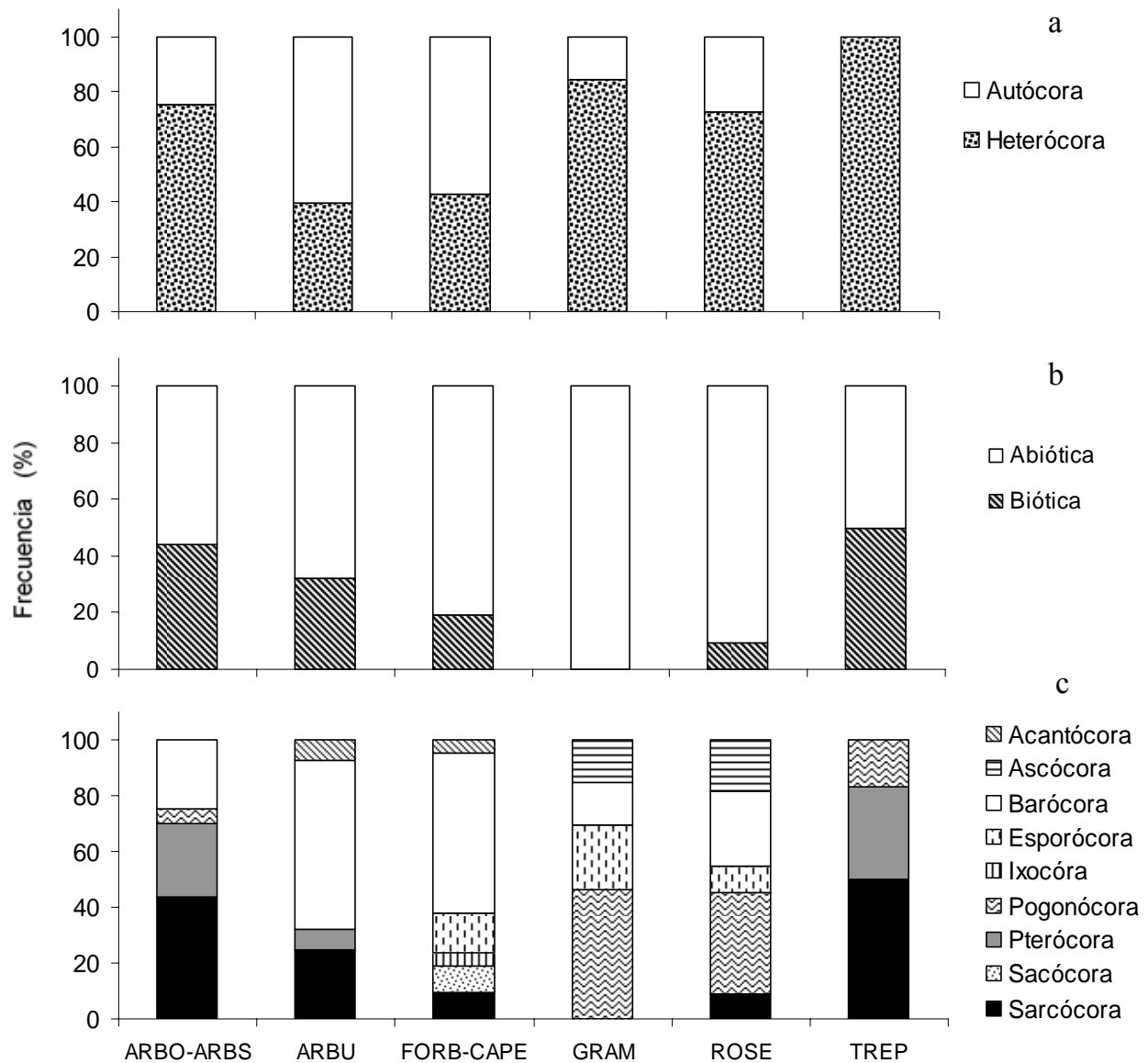


Figura 5. Distribución porcentual de dispersión autócora vs. heterócora (a), biótica vs. abiótica (b), y subclases (c) por forma de crecimiento (ARBO-ARBS = árbol-arborescente, ARBU = arbusto, FORB-CAPE = forbia-cactácea pequeña, GRAM = graminoide, ROSE = rosetófila, TREP = trepadora). Las categorías se muestran como fueron combinadas para el análisis.

*Modo de dispersión y taxonomía.* Las 136 especies estudiadas pertenecen a 109 géneros, 51 familias, 29 órdenes, 10 subclases y 2 clases del sistema de clasificación de Cronquist. No existe una dependencia entre la pertenencia de una especie a un determinado tipo de dispersión y el nivel taxonómico al que ésta pertenece. La presencia de dispersión autócora vs. heterócora ( $G = 0.956$ , g.l. = 5,  $P > 0.05$ ), biótica vs. abiótica ( $G = 4.44$ , g.l. = 5,  $P > 0.05$ ) y subtipos de dispersión ( $G = 22.99$ , g.l. = 40,  $P > 0.05$ ) en las especies que pertenecen a los distintos niveles taxonómicos estudiados (género, familia, orden, subclase, clase) es, por lo tanto, aleatoria e independiente de la taxonomía (Cuadros 4 y 5).

Cuadro 4. Número de especies de dispersión autócora (A) vs. heterócora (H), y abiótica (Abi) vs. biótica (Bio), en cada uno de los niveles taxonómicos.

Nivel taxonómico	Modo de dispersión			
	A	H	Abi	Bio
Clases	2	2	2	2
Subclases	6	10	8	7
Órdenes	14	24	22	17
Familias	17	38	34	23
Géneros	40	71	74	36
Especies	49	87	94	42

Cuadro 5. Número de especies en cada subtipo de dispersión (Acan = acantocoria, Asco = ascocoria, Baro = barocoria, Espo = esporocoria, Ixoc = ixocoria, Pogo = poganocoria, Pter = pterocoria, Saco = sacocoria, Sarc = sarcocoria) en cada nivel taxonómico.

Nivel taxonómico	Modo de dispersión								
	Baro	Sarc	Pter	Pogo	Espo	Asco	Acan	Saco	Ixoc
Clases	2	2	1	2	2	1	1	1	1
Subclases	6	7	6	4	3	2	2	1	1
Órdenes	14	15	10	4	3	2	3	1	1
Familias	16	20	12	4	3	3	3	1	1

## 4.2 Características de las especies en cada comunidad

La comunidad más diversa en síndromes de dispersión fue el MX, obteniendo el valor del índice de diversidad de Shannon más alto; la SBCr obtuvo un valor cercano, seguida de la VR, la SBCs y la SAB, en orden descendente (Cuadro 6).

Cuadro 6. Diversidad de síndromes de dispersión en cada comunidad, medida a través del índice de Shannon ( $H'$ ).

Comunidad	$H'$
MX	1.80
SBCr	1.51
VR	1.18
SBCs	1.15
SB	1.06

La distribución de síndromes de dispersión entre comunidades vegetales no fue aleatoria, es decir, el modo de dispersión de las especies no fue independiente de su pertenencia a una comunidad. Esto se cumplió para todos los niveles de clasificación de diásporas en tipos de dispersión: autocoria vs. heterocoria ( $G = 10.52$ , g.l. = 4,  $P < 0.05$ ), biótica vs. abiótica ( $G = 14.32$ , g.l. = 4,  $P < 0.05$ ), y subclases de dispersión ( $G = 130.67$ , g.l. = 36,  $P < 0.05$ ).

En el patrón general encontrado para las cinco comunidades vegetales predominan la dispersión heterócora y la dispersión abiótica (Fig. 6). Sin embargo, al comparar las comunidades encontramos que el alto porcentaje de especies autócoras de la SAB contrasta con la alta proporción de heterocoria en el MX y en la SBCr, y que, además, el alto porcentaje de especies con dispersión biótica en la SBCr y en la VR es comparativamente mayor que el porcentaje de dichas especies en la SAB (Fig. 6). Por otro lado, la SBCs presentó el menor número de tipos de dispersión (cuatro clases), mientras que el MX, la SBCr y la SAB presentaron el número máximo de clases, ya que cada una de ellas tuvo siete subclases de dispersión (Fig. 6).

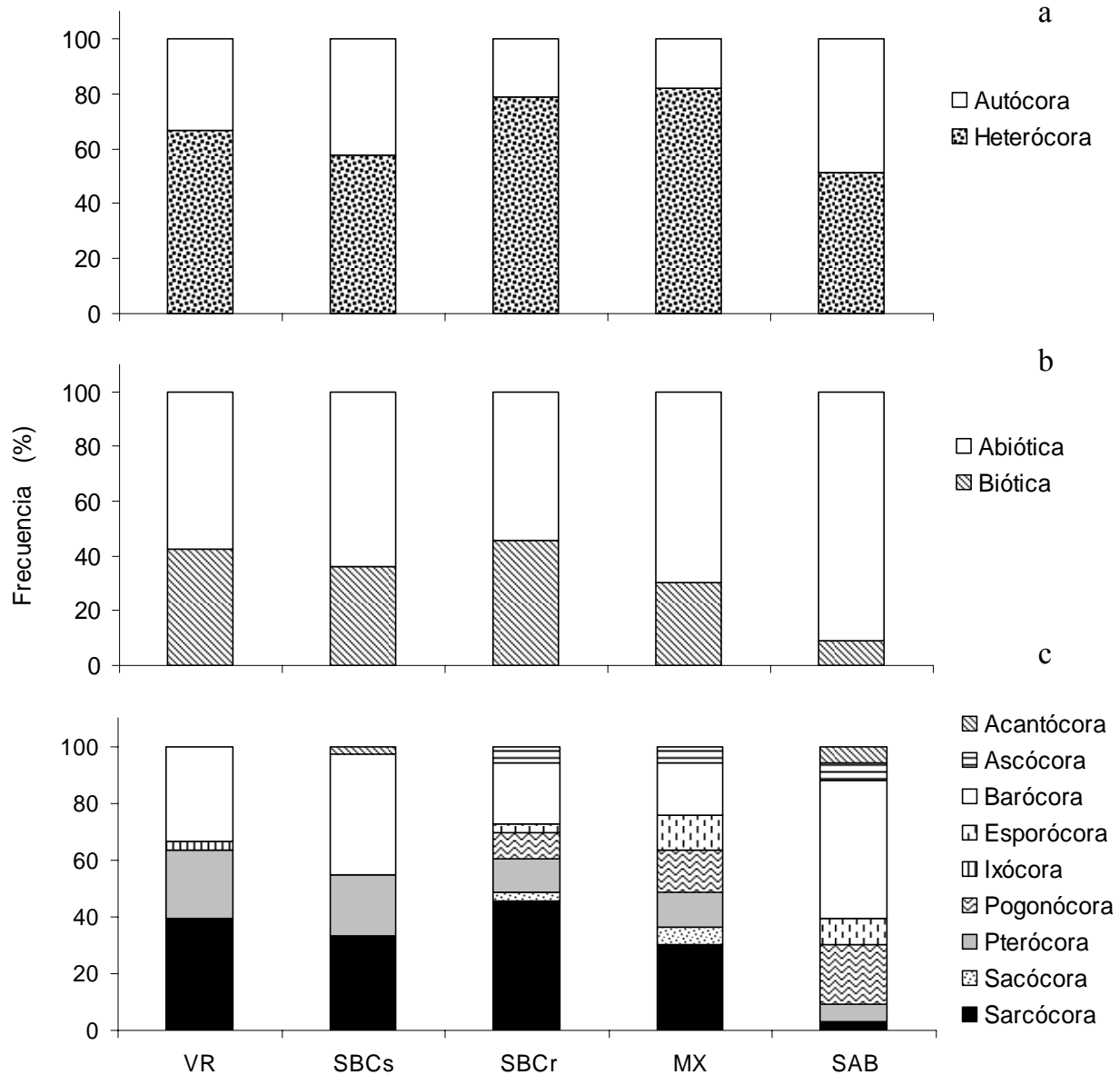


Figura 6. Distribución porcentual de los síndromes de dispersión autócoros vs. heterócoros (a), bióticos vs. abióticos (b), y de las subclases de dispersión (c) en las comunidades vegetales (MX = matorral xerófilo, SAB = sabana, SBCr = selva baja caducifolia en roca, SBCs = selva baja caducifolia en suelo, VR = vegetación ribereña).

#### 4.2.1 Vegetación ribereña

*Dispersión.* Entre las 33 especies estudiadas en la VR dominó el síndrome de dispersión heterócoro (22 especies, 66.7%) y la dispersión abiótica (19 especies, 57.6%) (Fig. 6a, b). La dispersión sarcócora (13 especies) y la barócora (11 especies) representaron los mayores porcentajes de especies, seguidas de cerca por la pterocoria (8 especies) y mucho después por la

ixocoria (1 especie) (Fig. 6c). La sarcocoria presentó el valor estructural aditivo más alto entre todos los tipos de dispersión encontrados en esta comunidad; es decir, las especies con contribuciones importantes a la estructura de la comunidad presentan principalmente diásporas sarcócoras; aunque no muchas especies son pterócoras, el valor estructural aditivo obtenido para la pterocoria superó al de la barocoria (Fig. 7). La distribución de clases de dispersión más gruesas no cambió cuando éstas fueron ponderadas estructuralmente: la dispersión heterócora destacó siempre sobre la autócora, y la dispersión abiótica sobre la biótica.

*Formas de crecimiento.* Los árboles fueron la forma de crecimiento dominante en esta comunidad (21 especies, 63.3%) (Fig. 4); éstos presentaron un mayor porcentaje de especies heterócoras (15) y de dispersión abiótica (11) (Fig. 8). Los arbustos siguieron en número a los árboles (7 especies, 21.2%) (Fig. 4) y estuvieron representados en su mayoría por especies de dispersión autócora y abiótica (Fig. 8), mientras que en la comunidad sólo se presenta una forbia y una especie graminoide, la primera con dispersión heterócora y biótica, y la segunda con dispersión autócora y abiótica (Fig. 8).

#### **4.2.2 Selva baja caducifolia sobre suelo**

*Dispersión.* En la SBCs hubo un mayor número de especies con dispersión heterócora (18, 54.5%) y abiótica (22 especies, 66.7%) (Fig. 6a, b). La barocoria (15 especies, 45.5%) y la sarcocoria (10 especies, 30.3%) predominaron entre las subclases de dispersión; menores proporciones correspondieron a la pterocoria (7 especies, 21.2%) y la acantocoria (1 especie, 3%) (Fig. 6c). El valor estructural de los síndromes concuerda con su abundancia en la comunidad; por ejemplo, las especies barócoras no sólo fueron las más abundantes, sino que también son plantas con valores estructurales elevados (Fig. 7). El valor estructural de los dos niveles más generales de dispersión también coincide con el porcentaje de especies en cada uno de ellos.

*Formas de crecimiento.* Los árboles fueron la forma de crecimiento más abundante (20 especies, 60.6%), seguidos por los arbustos (10 especies, 30.3%), mientras que el resto de las categorías estuvieron representadas por una sola especie (Fig. 4). La mayoría de las especies arbóreas y arbustivas presentaron dispersión heterócora (14 y 5 especies, respectivamente) y abiótica (12 y 6 especies, respectivamente), y el mayor número de subclases de dispersión (Fig. 9).

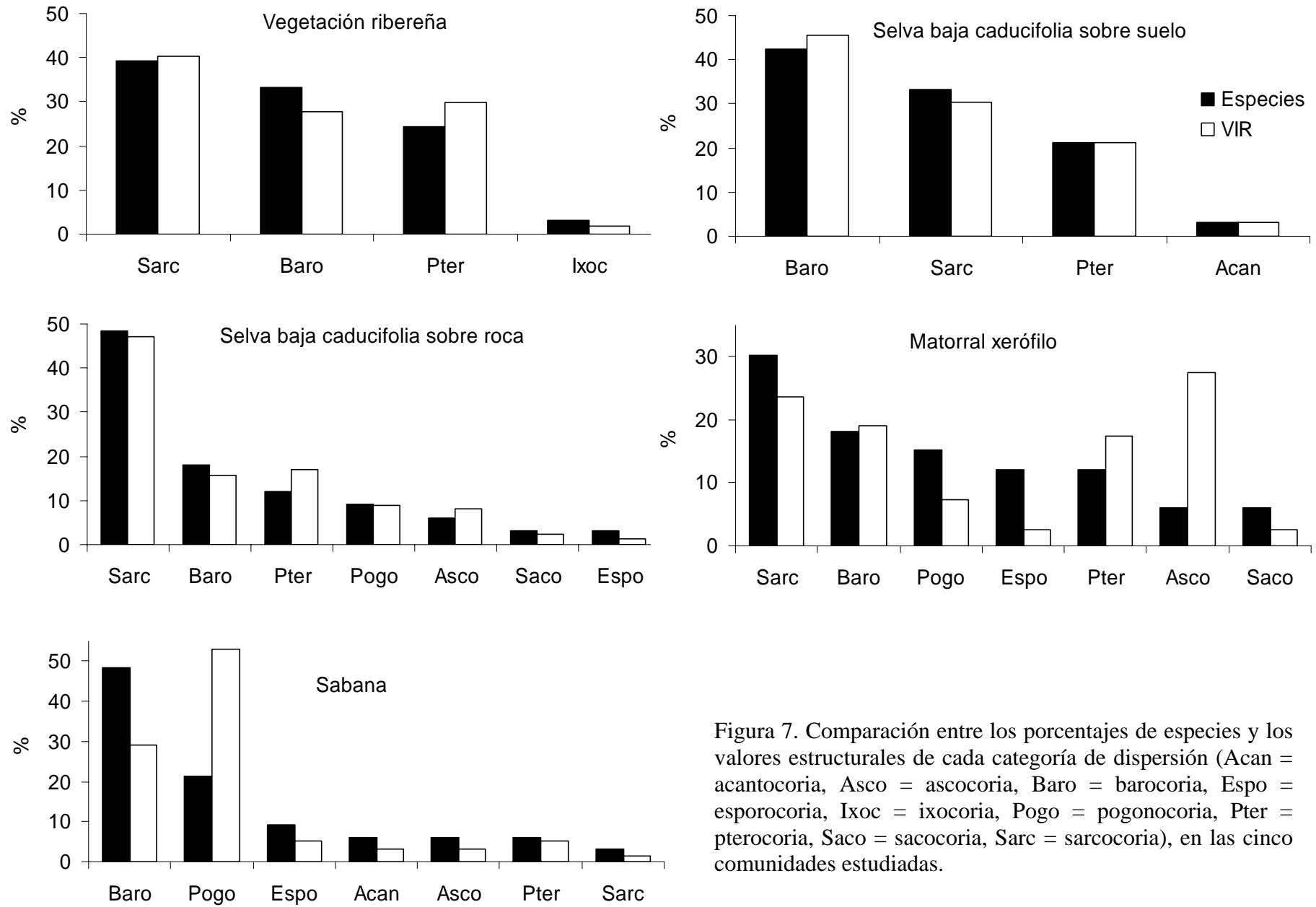


Figura 7. Comparación entre los porcentajes de especies y los valores estructurales de cada categoría de dispersión (Acan = acantocoria, Asco = ascocoria, Baro = barocoria, Espo = esporocoria, Ixoc = ixocoria, Pogo = pogonocoria, Pter = pterocoria, Saco = sacocoria, Sarc = sarcocoria), en las cinco comunidades estudiadas.

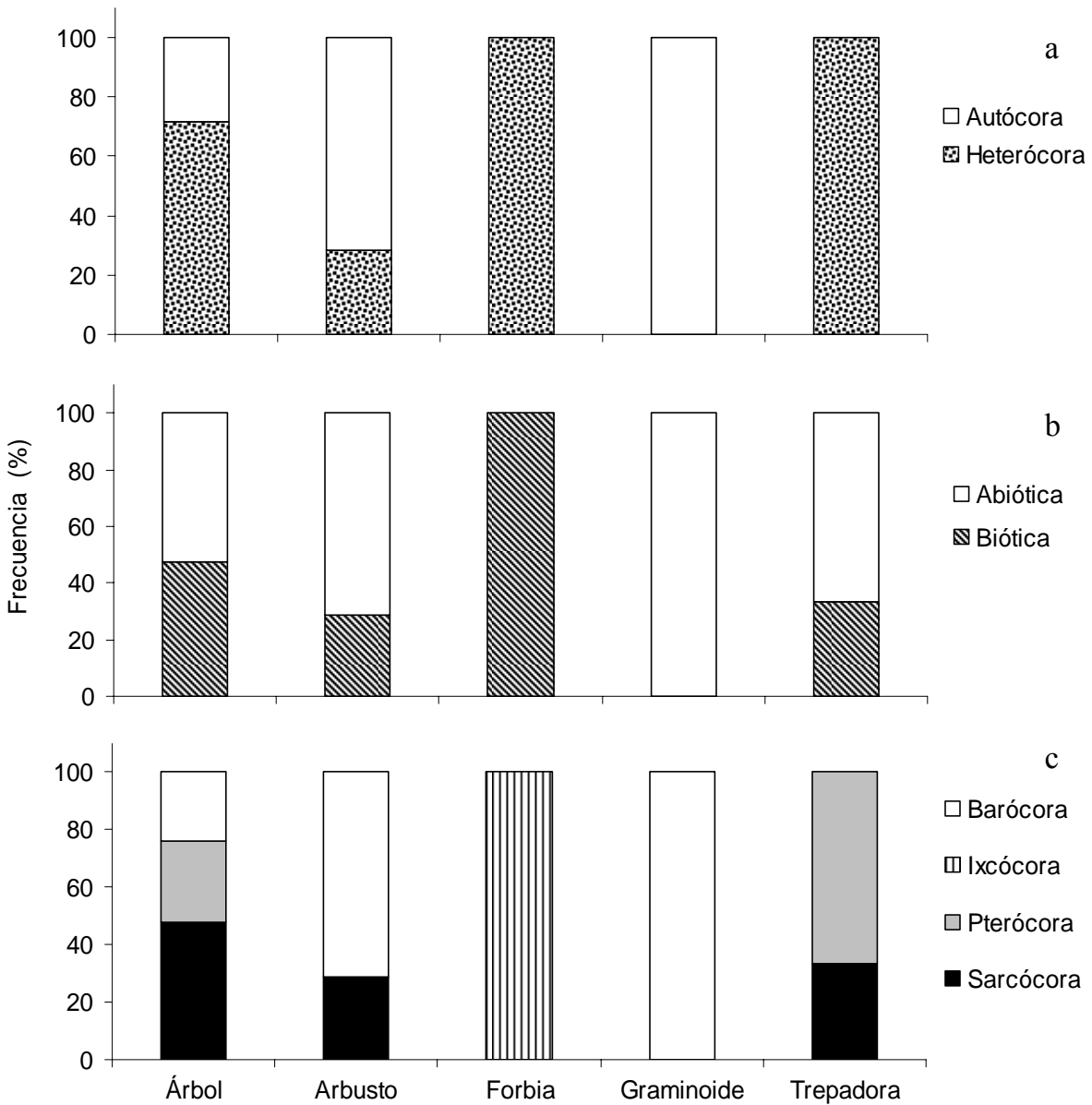


Figura 8. Distribución porcentual de síndromes de dispersión autócoros vs. heterócoros (a), bióticos vs. abióticos (b), y subclases de dispersión (c) en categorías de forma de crecimiento presentes en la vegetación ribereña.



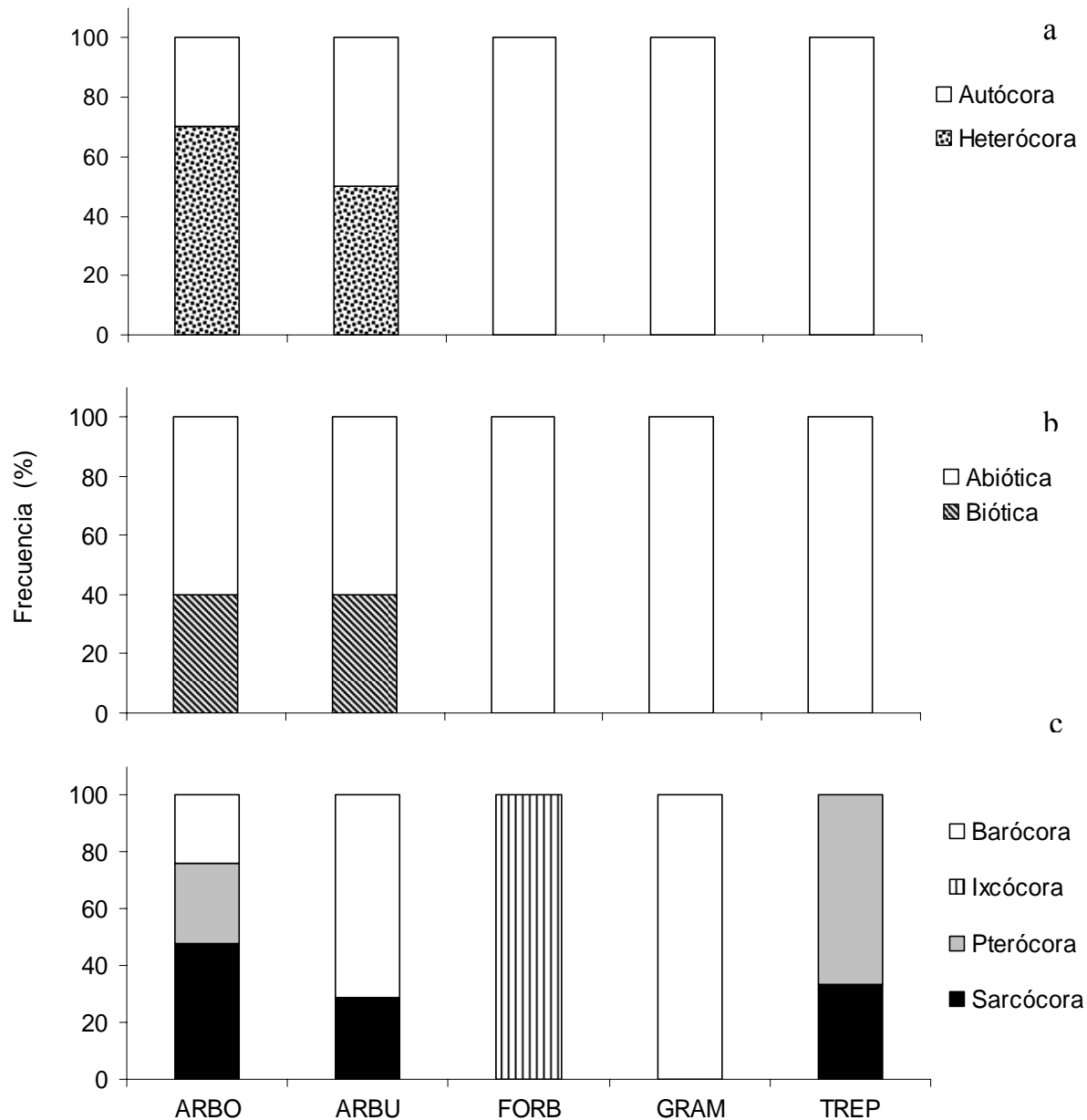


Figura 9. Distribución porcentual de síndromes de dispersión autócoros vs. heterócoros (a), bióticos vs. abióticos (b), y subclases de dispersión (c) en categorías de forma de crecimiento (ARBO = árbol, ARBU = arbusto, FORB = forbia, GRAM= graminoide, ROSE = rosetófila) presentes en la selva baja caducifolia en suelo.

#### 4.2.3 Selva baja caducifolia en roca

*Dispersión.* Al igual que en las comunidades anteriores, en la SBCr dominaron las especies con dispersión heterócora (27 especies, 81.8%) (Fig. 6a) y se repartieron en una proporción casi igual

entre la dispersión biótica (48.5%) y abiótica (51.5%) (Fig. 6b). El síndrome de dispersión con el mayor número de especies fue la sarcocoria (16 especies, 48.5%), seguido de la barocoria (6 especies) y la pterocoria (4 especies) (Fig. 6c). Al hacer la ponderación estructural, el valor más alto correspondió a la sarcocoria; la pterocoria y la ascocoria obtuvieron VIR mayores que los de las categorías que las preceden por un mayor número de especies (barocoria y pogonocoria, respectivamente) (Fig. 7). En cuanto a su valor estructural, la heterocoria superó a la autocoria, y la dispersión abiótica a la biótica; es decir, la ponderación estructural tampoco produjo cambios en la distribución de estas dos clasificaciones de dispersión más generales.

*Formas de crecimiento.* El mayor número de especies correspondió a las formas arbóreas (16 especies, 48.5%), seguidas por las formas rosetófilas y arbustivas (5 especies, 15.2%) y sólo se presentó una especie de cactácea pequeña (Fig. 4). El patrón general de dispersión encontrado entre todas las formas de crecimiento en esta comunidad está dominado por la dispersión heterócora, hecho explicado por la alta presencia de especies con diásporas sarcócoras en cuatro de las categorías de forma de crecimiento (Fig. 10). Las especies rosetófilas mostraron el mayor número de modos de dispersión (4), superando al resto de las categorías que exhiben sólo uno o dos tipos de dispersión (Fig. 10).

#### **4.2.4 Matorral xerófilo**

*Dispersión.* En esta comunidad los síndromes mejor representados fueron la heterocoria (27 especies, 81.8%) y la dispersión abiótica (23 especies, 69.7%) (Fig. 6a, b). La dispersión sarcócora dominó entre las subclases de dispersión (10 especies, 30.3%), y estuvo seguida de la barocoria (6 especies) y la pogonocoria (5 especies); la esporocoria y la pterocoria estuvieron igualmente representadas (4 especies), sólo por encima de la ascocoria y la sacocoria que se componen por dos especies (Fig. 6c). Las especies ascócoras (*Hechtia rosea* y *H. caudata*) registradas en el MX tienen una importancia estructural elevada, lo que se refleja en el VIR porcentual obtenido para este síndrome; la sarcocoria y la barocoria tuvieron valores estructurales menores, aunque por arriba del resto de los síndromes presentes en la comunidad (Fig. 7). Además, la pterocoria resalta por su valor estructural, el cual supera al de la pogonocoria y la esporocoria (Fig. 7). En el caso de los otros dos niveles de clasificación no hubo cambios: la dispersión heterócora y la dispersión abiótica no sólo dominaron por número de especies, sino

que también destacaron en importancia estructural sobre la dispersión autócora y biótica, respectivamente.

*Formas de crecimiento.* Las formas de crecimiento más abundantes fueron la arbórea (10 especies, 30.3%), la rosetófila (9 especies, 27.3%) y las forbias (5 especies, 15.2%) (Fig. 4), y todas ellas, en su mayoría, estuvieron representadas por especies con dispersión abiótica y heterócora (Fig. 11). El resto de las clases presentaron únicamente dos o tres especies (Fig. 4). Las formas de crecimiento con más tipos de dispersión fueron los árboles y las rosetófilas (4 subclases), mientras que las dos cactáceas pequeñas y trepadoras presentaron a la sarcocoria como la única clase de dispersión (Fig. 11).

#### **4.2.5 Sabana**

*Dispersión.* En la SAB hubo una clara dominancia de especies asociadas a vectores abióticos de dispersión (> 90 % de las especies) (Fig. 6b). Las especies con diásporas autócoras conformaron la categoría de dispersión más grande (16 especies, 48.5%), lo cual no sucede en ninguna otra de las comunidades incluidas en el presente estudio (Fig. 6a). Así, casi 50% de las especies presentaron dispersión barócora, mientras que el resto se repartieron entre las clases restantes, habiendo únicamente una especie con síndrome de dispersión sarcócoro (Fig. 6c). El número de especies poganócoras no es un indicador del valor estructural de la poganocoria en la comunidad, ya que ésta obtuvo el VIR más elevado con respecto al resto de las clases de dispersión; la barocoria tuvo valores altos, sólo por debajo del conjunto de especies poganócoras, mientras que la pterocoria y la esporocoria se ubicaron en el tercer puesto (Fig. 7). Solamente en la SAB cambió la distribución de especies en síndromes autócoro y heterócoro al hacer la ponderación estructural: la heterocoria obtuvo un mayor valor estructural, a pesar de que el porcentaje de especies con dicho síndrome es ligeramente menor que el que presenta la autocoria.

*Formas de crecimiento.* Las forbias (12 especies, 36.4%) y las hierbas gramínoideas (11 especies, 33.3%) fueron las formas de crecimiento mejor representadas en esta comunidad (Fig. 4). En el patrón general para las formas de crecimiento de esta comunidad se observa la dominancia de la dispersión heterócora y abiótica; sólo las forbias y los arbustos presentan un mayor porcentaje de

especies autócoras, explicado por la alta proporción de barocoria (Fig. 12). Por otro lado, las únicas diásporas asociadas a síndromes bióticos se presentan en la clase de forbias, arbustos y árboles, las dos primeras con una especie acantócora y la última con una especie sarcócora (Fig. 12).

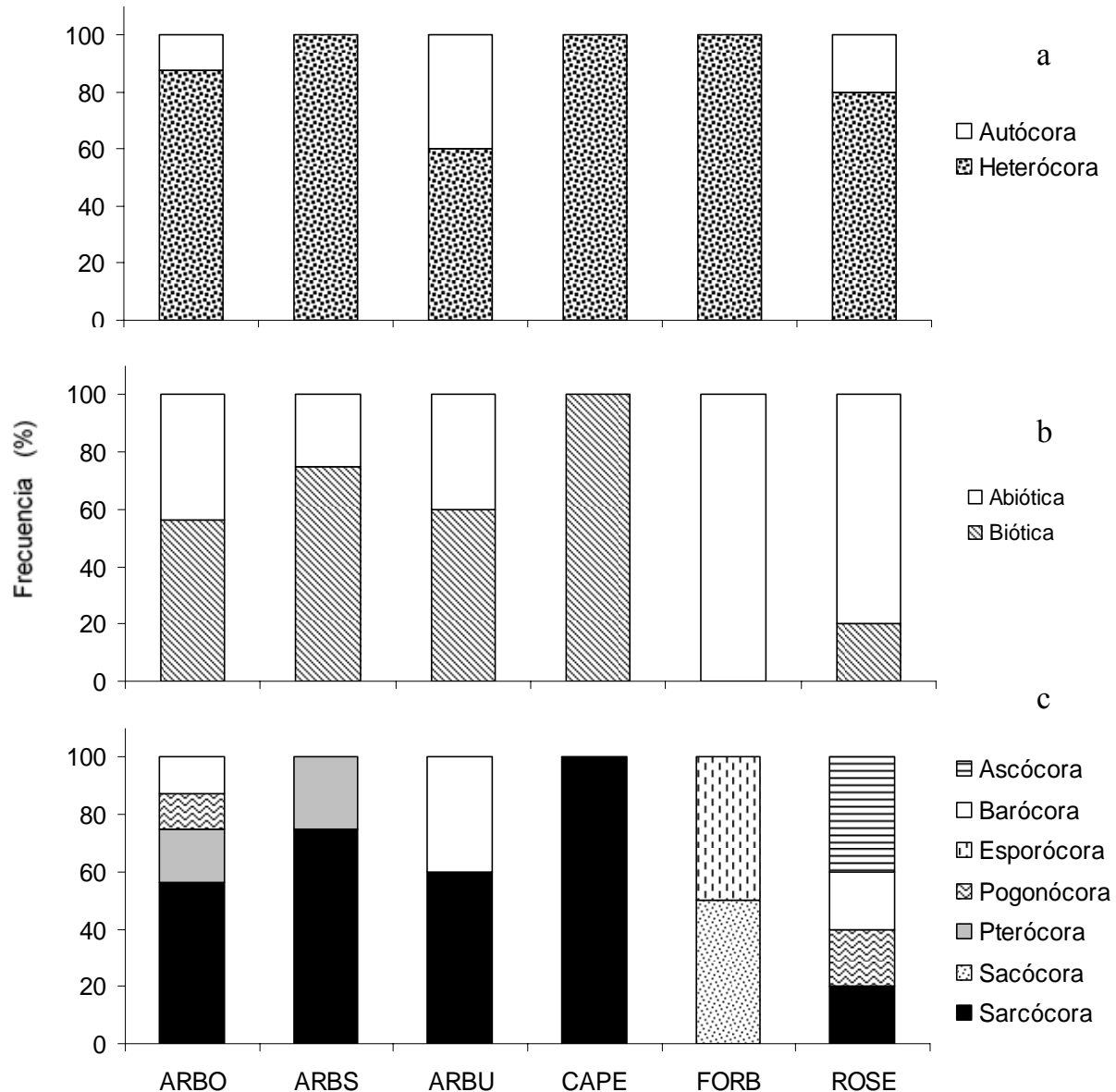


Figura 10. Distribución porcentual de síndromes de dispersión autócoros vs. heterócoros (a), bióticos vs. abióticos (b), y subclases de dispersión (c) en categorías de forma de crecimiento (ARBO = árbol, ARBS = arborescente, ARBU = arbusto, CAPE = cactácea pequeña, FORB = forbia) presentes en la selva baja caducifolia sobre roca.

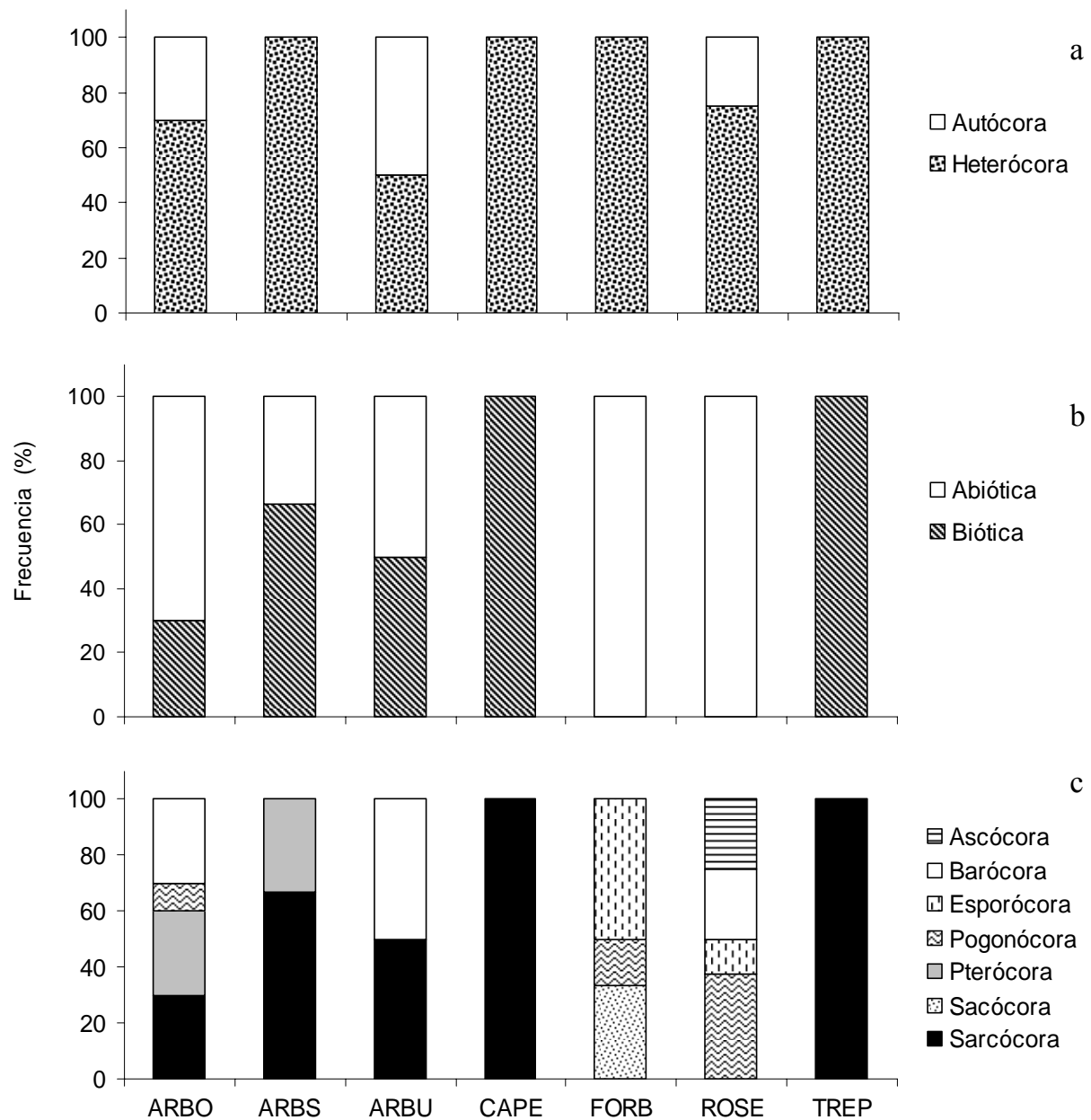


Figura 11. Distribución porcentual de síndromes de dispersión autócoros vs. heterócoros (a), bióticos vs. abióticos (b), y subclases de dispersión (c) en categorías de forma de crecimiento (ARBO = árbol, ARBS = arborescente, ARBU = arbusto, CAPE = cactácea pequeña, FORB = forbia, ROSE = rosetófila, TREP = trepadora) presentes en el matorral xerófilo.

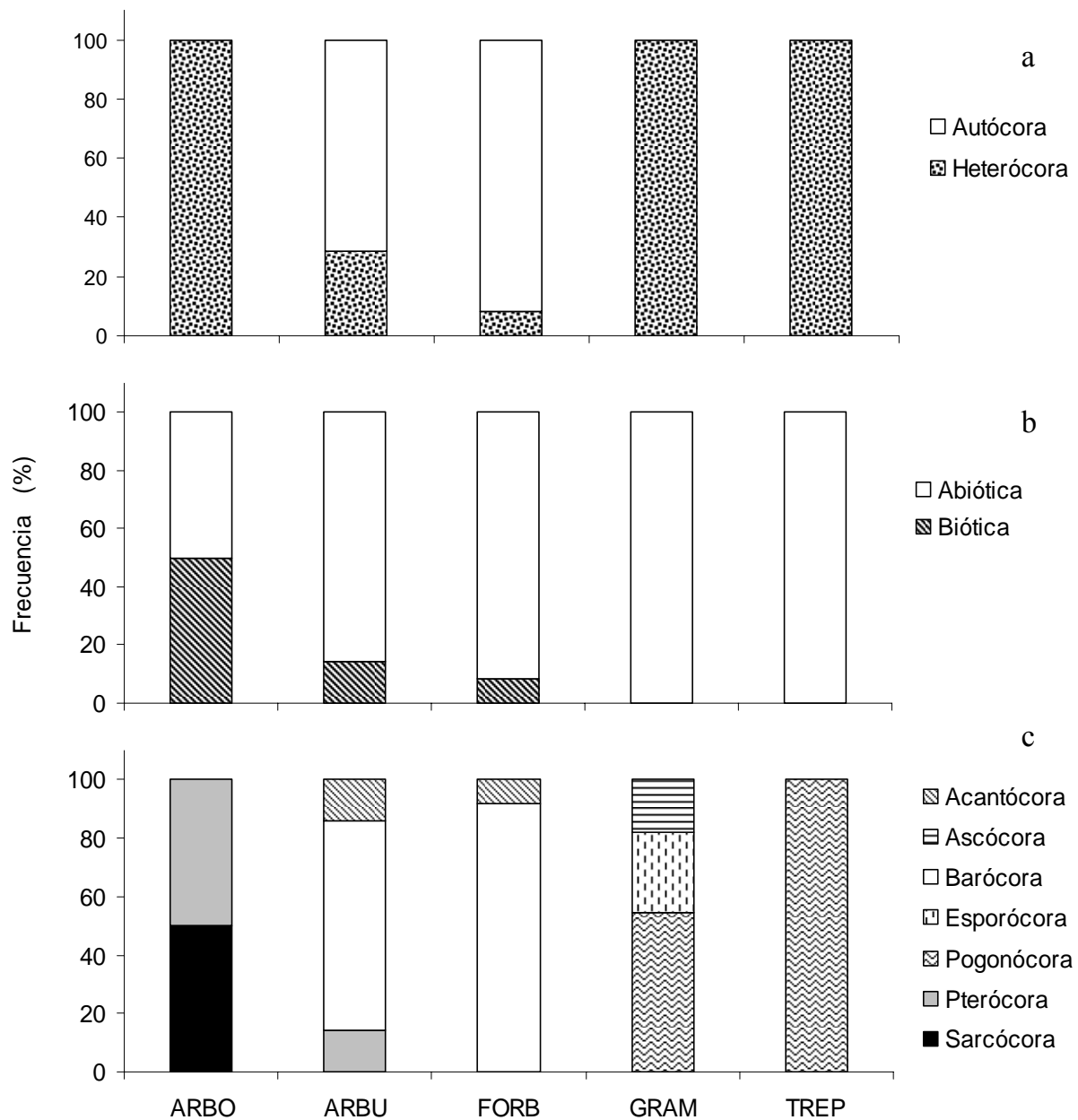


Figura 12. Distribución porcentual de síndromes de dispersión autócoros vs. heterócoros (a), bióticos vs. abióticos (b), y subclases de dispersión (c) en categorías de forma de crecimiento (ARBO = árbol, ARBU = arbusto, FORB = forbia, GRAM = graminoide TREP = trepadora) presentes en la sabana.

## 5 DISCUSIÓN Y CONCLUSIONES

### 5.1 Dispersión

En general, los resultados de este estudio apoyan la idea de que la variación en los modos de dispersión en las comunidades vegetales de la región de Nizanda está relacionada con su posición a lo largo de los gradientes ambientales, de acuerdo con la hipótesis planteada. Esta distribución diferencial sugiere que en las comunidades operan mecanismos de selección de especies con respecto a las características de dispersión, y que la importancia potencial de los distintos vectores de dispersión (viento, agua, animales) probablemente también difiere a lo largo de los gradientes.

En la vegetación que existe en los ambientes más favorables (VR, SBCs), la proporción de especies con síndromes heterócoros fue mayor, en particular la sarcocoria y la pterocoria. El ambiente en el que se desarrollan estas comunidades, caracterizado por suelos más profundos, mayor disponibilidad de agua (Pérez-García *et al.*, 2001) y posiblemente mayor cantidad de nutrientes, es congruente con la buena representación de especies con diásporas que presentan estructuras especializadas para la dispersión. Además, estas comunidades tienen una estructura más compleja, con una alta proporción de especies leñosas (arbóreas, arborescente y arbustivas), lo cual puede estar asociado con un componente animal más abundante que encuentra un refugio en ella y que facilita la dispersión de las plantas con diásporas sarcócoras (Snow, 1971; Howe y Smallwood, 1982; Jurado *et al.*, 1991; Guitián y Sánchez, 1992; Griz y Machado, 2001).

Por otro lado, tanto en la VR como en la SBCs, todas las especies pterócoras fueron árboles o trepadoras, que en conjunto forman el dosel superior de estas comunidades. Aunque la discusión de la relación entre las formas de crecimiento y los modos de dispersión de las especies se presenta más adelante, es importante mencionar aquí que en los bosques tropicales las especies con estructuras para la dispersión por viento tienden a alcanzar tallas altas –o son habitantes del dosel como el caso de las epífitas– y que sus semillas son liberadas desde el dosel del bosque, en donde las corrientes del viento son más fuertes (Gentry, 1982; Howe y Smallwood, 1982; Ibarra-Manríquez *et al.*, 1991; Hughes, 1994; Willson y Traveset, 2000). Ejemplos de estas especies pterócoras del dosel en la VR en la zona de estudio son los árboles *Thounidium decandrum* (Sapindaceae), *Myrospermum frutescens* y *Lonchocarpus lineatus* (Fabaceae), *Tabebuia pentaphylla* y *Astianthus viminalis* (Bignoniaceae) y *Astronium graveolens* (Anacardiaceae), así

como las trepadoras *Hiraea reclinata* (Malpighiaceae) y *Hemiangium excelsum* (Hippocrateaceae). Por su parte, en la SBCs esta condición está representada por los árboles *Plumeria rubra* (Apocynaceae), *Apoplanesia paniculada* y *Lonchocarpus longipedicellatus* (Fabaceae), *Gyrocarpus mocinnoi* (Hernandiaceae), *Thouinia villosa* (Sapindaceae) y *Cedrela salvadorensis* (Meliaceae), y por el arbusto *Lagrezia monosperma* (Amaranthaceae). Además de su clara asociación con el viento, las diásporas pterócoras también pueden estar asociadas con el agua como vector de dispersión, pues la mayor superficie de muchas de ellas favorece su flotación (Flores-Vindas, 1999; Nilsson *et al.*, 1994). En el caso de la VR, donde se presenta el mayor porcentaje de pterocoria (> 24%) entre todas las comunidades estudiadas, la presencia de diásporas pterócoras es esperable, puesto que la hidrocoria (dispersión por agua) es común en comunidades ribereñas (Flores-Vindas, 1999; Nilsson *et al.*, 1994).

Por otro lado, a pesar de que la sarcocoria haya tenido una presencia considerable tanto en la VR como en la SBCs, la dispersión abiótica dominó sobre la biótica. En ambas comunidades hubo una alta proporción de especies barócoras no esperada, la cual podría estar relacionada con mecanismos secundarios de dispersión. A través de varios medios, la dispersión secundaria podría aumentar las distancias de dispersión logradas por el primer mecanismo (Willson, 1993), es decir, que las diásporas que caen al suelo por gravedad son luego transportadas por otros agentes como los animales o incluso el agua (Griz y Machado, 2001). Sin embargo, los vectores secundarios de dispersión de las plantas de Nizanda son completamente desconocidos, y su determinación requeriría de la realización, en el futuro, de estudios específicos. También es probable que la determinación del modo de dispersión no sea cien por ciento segura, y que algunas de estas especies registradas como barócoras pertenezcan a otra categoría de dispersión; un ejemplo claro de esto fue *Jacquinia macrocarpa* registrada como de dispersión barócora por las características de las diásporas observadas, pero que según otros datos de la literatura podría ser sarcócora.

En las comunidades de ambientes más restrictivos (SAB, MX) se observó una elevada proporción de especies heterócoras (MX > 81%, SAB > 48%), lo que se contrapone a la hipótesis inicial. Las proporciones de heterocoria observadas en estas comunidades podría explicarse por la presencia de especies con síndromes de dispersión asociados con el viento (ascocoria, esporocoria, pogonocoria y pterocoria), que tanto en la SAB como en el MX incide, de manera fuerte y casi permanente a lo largo del año, sobre todos los estratos de la vegetación. En



particular en el MX, el alto porcentaje de heterocoria y de dispersión biótica también podría explicarse por la presencia de numerosas especies de cactáceas en esta comunidad (*Selenicereus coniflorus*, *Mammillaria albilanata*, *Mammillaria voburnensis* var. *collinsii*, *Cephalocereus nizandensis* y *Neobuxbaumia scoparia*), todas ellas con sarcocoria como síndrome de dispersión característico. La presencia de cactáceas y especies del género *Bursera* no compartidas con la SAB (donde sólo existe una cactácea de bajo valor estructural), y que en conjunto son responsables de la alta proporción de diásporas sarcócoras en el MX, es una diferencia importante respecto a la primera comunidad.

Los espectros de dispersión en la SAB fueron los más contrastantes con el resto de las comunidades, ya que  $> 90\%$  y  $> 50\%$  de las especies presentaron dispersión abiótica y autócora, respectivamente. La presencia de una sola especie con dispersión sarcócora (*Byrsonima crassifolia*) constituye un indicio del papel que podrían jugar las restricciones ambientales que operan sobre esta comunidad. La morfología de las diásporas de las especies más comunes en la SAB indica una fuerte asociación con el viento o que simplemente no presentan adaptaciones aparentes para este proceso; estas diásporas autócoras en su mayoría las presentan especies leguminosas (Fabaceae, Caesalpinaceae) o poligaláceas, las cuales no están compartidas con el MX (ver apéndice). En coincidencia con los resultados del estudio de Guitián y Sánchez (1992), la SAB de Nizanda no sólo presentó el mayor porcentaje de autocoria, sino que también estuvo compuesta en su mayoría por plantas pequeñas, gramíneas y forbias. Es probable que en la SAB la relación positiva entre el reclutamiento y el tamaño de la semilla sea débil, de modo que no se favorecería a las semillas más grandes o con estructuras de dispersión asociadas con altos costos de fecundidad (como las diásporas sarcócoras). Si además se considera que en la SAB se favorecen las diásporas relacionadas con una dispersión eficiente por viento, no sería razonable esperar que las plantas asumieran los costos de obtener estructuras para la dispersión eficiente por otros medios (Eriksson y Jakobsson, 1999).

El patrón de dispersión obtenido para la SBCr siempre fue intermedio entre las otras cuatro comunidades. Es probable que la heterogeneidad microambiental en esta comunidad, relacionada con la abrupta topografía de los sitios donde se desarrolla, permita la coexistencia de algunas especies méxicas, que comparte con la SBCs, y de otras especies de sitios más áridos que comparte con el MX. Esto explicaría que la SBCr presente el mayor porcentaje de sarcocoria entre todas las comunidades, pues en ella se observa una presencia notable de cactáceas (18% de

las especies estudiadas en esta comunidad), además de un mayor desarrollo de la vegetación que está relacionado con un mayor componente de vectores bióticos. La SBCr fue, por lo mismo, la única comunidad en donde los síndromes bióticos y abióticos estuvieron casi igualmente representados.

El MX fue la comunidad más diversa en síndromes de dispersión. A pesar de tener el mismo número de subclases que la SBCr y la SAB, la proporción de especies en cada una de ellas se reparte de manera más equitativa. La SBCr fue la segunda comunidad más diversa, seguida por la VR y la SBCs, esta última con sólo cuatro subtipos de dispersión. La SAB tuvo un bajo índice de diversidad debido a la alta proporción de especies autócoras, las cuales representaron casi 50% del total de especies estudiadas en esta comunidad.

## **5.2 Análisis general de los patrones de dispersión**

En general, la dispersión biótica fue más sobresaliente en las comunidades leñosas, tendiendo a incrementar con la complejidad de la vegetación, tal como se ha sugerido previamente (Snow, 1971; Howe y Smallwood, 1982; Guitián y Sánchez, 1992). Por otro lado, aunque todas las comunidades poseen un conjunto de especies cuyas diásporas están asociadas con la dispersión por viento, este tipo de especies dominó en las comunidades de ambientes más restrictivos. Debido a que la vegetación en el MX y en la SAB es poco densa, el viento puede actuar como un agente eficiente de dispersión aun para plantas de poca altura (Jurado *et al.*, 1991). Este hecho se refleja en la presencia, en ambas comunidades, de cuatro clases de dispersión asociadas con este vector. Además, los resultados de este estudio concuerdan con otros en donde la anemocoria pogonócora es más importante en las comunidades abiertas que en las cerradas (Guitián y Sánchez, 1992); la pogonocoria superó en la SAB a los porcentajes observados para este síndrome en todos los otros tipos de vegetación estudiados.

En Nizanda, la acción del viento como agente de dispersión es continua y posiblemente ha dado lugar al desarrollo de distintas morfologías de dispersión asociadas con un solo vector, además de que ha promovido la presencia de diásporas pequeñas (ascocoria y esporocoria) o con estructuras como plumas y alas (pogonocoria y pterocoria) en el MX y la SAB. Si además consideramos que las especies autócoras, que en estas dos comunidades suelen presentar diásporas muy pequeñas y ligeras (*e.g.* los agaves y las poligalas), pueden ser dispersadas por viento (Jurado *et al.*, 1991; Buide *et al.*, 1998), la proporción de especies con diásporas asociadas

con este agente en ambas comunidades resulta aún más elevada. No es posible discernir si la presencia de especies con síndromes asociados con el viento ha resultado de un proceso de selección de hábitat, en donde el ambiente de la comunidad limita la entrada a ella en función de la morfología de dispersión, o de un proceso de selección natural en donde las estructuras de dispersión asociadas con el viento han sido ventajosas y por lo tanto las especies que las presentan han sido seleccionadas. Si bien en Nizanda hay muchas plantas dispersadas por viento que al parecer no germinan en la SAB o el MX, la importancia de este vector en las comunidades más restrictivas resulta evidente.

La evaluación estructural de síndromes por comunidad apoya la idea de que la importancia potencial de los distintos vectores de dispersión difiere a lo largo de los gradientes de restricción. Por ejemplo, cuando los síndromes fueron evaluados estructuralmente en la VR, resaltó la importancia de la sarcocoria y aumentó la de la pterocoria, indicando que: i) las especies con diásporas sarcócoras y pterócoras tienen papeles estructurales importantes en este tipo de vegetación (*e.g. Andira inermis, Astianthus viminalis, Astronium graveolens, Thounidium decandrum, Inga vera*), y ii) que la dispersión por animales y agua podría ser importante en la determinación de la composición de especies en comunidades mesofíticas. De manera similar, Ozinga *et al.* (2004) encontraron una correlación significativa entre la posición de una comunidad vegetal a lo largo del gradiente hídrico y el porcentaje de especies con un alto potencial para dispersarse por agua. Aunque en dicho estudio no fueron tomadas en cuenta las comunidades ribereñas, es claro que en Nizanda la humedad del suelo determina un fuerte gradiente y que la VR corresponde al extremo de los valores altos, al desarrollarse en hábitats donde la humedad edáfica tiende a ser mayor (Lebrija-Trejos, 2001). Además, la proporción de especies con un alto potencial de dispersión por aves frugívoras (como las que presentan diásporas sarcócoras) decrece conforme aumenta la disponibilidad de luz (Ozinga *et al.*, 2004), siendo éstas más frecuentes en comunidades más cerradas (*e.g.* bosque de galería y selva mediana).

Así como el agua está claramente relacionada con la humedad del suelo, el viento parece estar más relacionado con la disponibilidad de nutrientes que con otros factores ambientales como la disponibilidad de luz o la humedad (Ozinga *et al.*, 2004). En las comunidades estudiadas en Nizanda en el presente estudio, se observa un patrón ascendente en el papel del viento como vector de dispersión de sitios más a menos favorables en términos nutricionales. Los suelos que ocupan la SAB y el MX están poco desarrollados y son posiblemente oligotróficos (López-

Olmedo, 2001; Pérez-García *et al.*, 2001), y cuando los distintos síndromes de dispersión son ponderados con los valores estructurales de sus especies, los que están asociados con el viento adquieren mayor importancia. En particular para la SAB, la pogonocoria está presente en las especies dominantes *Trachypogon spicatus*, *Bouteloua chondrosioides* y *B. repens*, mientras que en el MX, la ascocoria se observa en especies del género *Hechtia*, también de alto valor estructural.

En términos generales los datos obtenidos en este estudio para las comunidades de Nizanda son consistentes con patrones observados en otros bosques tropicales, donde las plantas dispersadas por viento son comunes en hábitats secos y abiertos, y las dispersadas por animales ganan importancia en hábitats húmedos y cerrados (Gentry, 1982; Howe y Smallwood, 1982; Bullock, 1995; Moreno-Casasola, 1996; Eriksson y Jakobsson, 1999). Tabarelli *et al.* (2003) también encontraron un incremento gradual en el porcentaje de especies de árboles y arbustos dispersados por vertebrados y de especies con bayas (frutos carnosos), asociado con un incremento en la precipitación promedio anual. El agua parece ser esencial para la producción de frutos carnosos, ya que varios estudios en bosques tropicales (secos y húmedos) y en sabanas mostraron una relación positiva entre la producción de frutos carnosos por árboles y arbustos y la época de lluvias (Tabarelli *et al.*, 2003). La frecuencia de la zoocoria no sólo está correlacionada con la lluvia, sino también con sitios más húmedos en general, relacionados con la topografía local (Bullock, 1995).

La presencia de especies ixócoras y acantócoras, ambas relacionadas con la dispersión en el exterior de mamíferos y aves, no fue significativa en el conjunto total de especies estudiadas, por lo que no fue posible encontrar un patrón en su distribución entre las comunidades analizadas, y mucho menos compararlo con los resultados obtenidos en otros estudios. En general, la dispersión externa por mamíferos (epizoocoria según la clasificación de van der Pijl) aumenta conforme incrementa la disponibilidad de luz; sin embargo, de este estudio no es posible derivar ningún patrón.

### **5.3 Formas de crecimiento**

La diversidad de formas de crecimiento en los bosques tropicales secos puede estar relacionada con la heterogeneidad del hábitat que está asociada con la disponibilidad de agua (Medina, 1995).

Para el caso de Nizanda, los resultados de este estudio indican que la variedad de formas de crecimiento en los distintos tipos de vegetación no es aleatoria. En particular, se observó un patrón descendente en la proporción de especies arbóreas y uno ascendente de rosetófilas, forbias y gramíneas, conforme se avanza de comunidades de ambientes más favorables (VR, SBCs) a las propias de hábitats menos favorables (MX, SAB); la SBCr nuevamente presentó un patrón intermedio entre las cinco comunidades estudiadas. El patrón de formas de crecimiento de la SAB, dominado por hierbas gramíneas y forbias, fue el que más contrastó con el patrón arbóreo y arbustivo de la VR y la SBCs (ya que en cada una de ellas sólo se registró una especie de pasto) y, en menor medida, con el de la SBCr. Cabe mencionar que el patrón observado en estas dos últimas comunidades difiere del de la SBCs y el de la VR por la presencia de cactáceas columnares y una especie del género *Beaucarnea*. Las cactáceas son frecuentes en hábitats áridos y semiáridos neotropicales, y entre las formas arborescentes las especies suculentas que incluyen cactus y varios géneros de las familias Anacardiaceae, Bombacaceae, Burseraceae, Euphorbiaceae y Leguminosae son más frecuentes en áreas más secas (Medina, 1995); este patrón se cumple tanto para la SBCr como para el MX, comunidades en que las especies arbóreas y arborescentes pertenecen en su mayoría a estas familias.

Los síndromes de dispersión en el conjunto total de especies estuvieron significativamente asociados con las formas de crecimiento. Entre los árboles y las formas arborescentes dominaron las categorías heterócoras de dispersión, en particular la sarcocoria y la pterocoria (> 43% y > 24%, respectivamente). Las especies leñosas proporcionan refugio a un gran número de aves en comparación con otras formas de crecimiento (Jurado *et al.*, 1991), y esto a su vez puede estar relacionado con el número de especies con diásporas carnosas entre los árboles. La proporción observada de especies arbóreas y arborescentes con diásporas pterócoras y pogonócoras puede ser explicada en función de su altura y la posición que ocupan en la vegetación. La altura de la planta puede ser una restricción importante en el modo de dispersión adoptado por ésta (Hughes *et al.*, 1994; Willson y Traveset, 2000), de manera que la mayor proporción de especies de dispersión anemócora se encuentra en el dosel (Howe y Smallwood, 1982; Ibarra-Manríquez *et al.*, 1991, Hughes *et al.*, 1994; Griz y Machado, 2001); es decir, este tipo de dispersión está asociada con especies que ocupan una posición relativamente alta en su respectiva comunidad (*e.g.* árboles en bosques, forbias altas en praderas) (Willson y Traveset, 2000). Así como en la VR y en la SBCs la dispersión pterócora estuvo representada por árboles y arbustos del dosel, en

la SAB las especies graminoides que dominan por su altura entre las especies del estrato bajo también presentaron modos de dispersión heterócoros asociados con el viento (esporocoria y pogonocoria), diferenciándose de un conjunto de especies miniatura, sobre todo de los géneros *Polygala* y *Chamaechrista*, aunque también de la familia Fabaceae (*Aeschynomene pinetorum*) y Rubiaceae (*Spermacoce suaveolens*), representadas todas por diásporas autócoras.

Cabe resaltar que entre las formas de crecimiento arbóreas y arborescentes, y a pesar de la importancia de la sarcocoria, dominó la dispersión abiótica, resultado de la suma del resto de las otras clases de dispersión, especialmente por la pterocoria y la barocoria. Aunque la autocoria suele ser más común entre las plantas pequeñas (Guitián y Sánchez, 1992), en este estudio se observó que la dispersión autócora dominó entre los arbustos y que las especies graminoides estuvieron subrepresentadas en esta categoría, predominando entre ellas por el contrario la dispersión heterócora y abiótica. Así, más de 84% de las gramíneas presentaron diásporas con estructuras asociadas con el viento como vector de dispersión (plumas, alas, tamaño muy pequeño o muy bajo peso), proporción que alcanza 100% si se considera que los pastos con diásporas autócoras son dispersados por viento, como es sugerido por Jurado *et al.* (1991). Es importante tomar en cuenta el hecho de que casi todas las especies graminoides se presentan en la SAB, lo que explicaría la sobrerrepresentación de heterocoria asociada con el viento en esta forma de crecimiento y la ausencia de especies con dispersión biótica. Las forbias, por otro lado, fueron predominantemente autócoras (> 58%) y casi no estuvieron representadas en las categorías de dispersión biótica, más que por una especie con dispersión acantócora, asociada a la dispersión externa por animales.

Las semillas de los cactus son principalmente transportadas por animales o por viento, y en particular los cactus columnares producen una biomasa considerable de frutos carnosos (Rojas-Aréchiga y Vázquez-Yañez, 2000). Al igual que en el estudio de Griz y Machado (2001), en Nizanda todas las cactáceas, tanto las columnares como las pequeñas, presentaron diásporas carnosas catalogadas como de dispersión sarcócora.

En general, las lianas presentan una mayor proporción de especies anemócoras que los árboles y los arbustos (Gentry, 1982, 1995; Solórzano *et al.*, 2002), y entre las lianas anemócoras, las especies con diásporas pterócoras son más frecuentes que aquellas que tienen diásporas pogonócoras (Ibarra-Manríquez *et al.*, 1991; Solórzano *et al.*, 2002). En el presente estudio se registraron sólo cinco especies de trepadoras, distribuidas en las clases de dispersión sarcócora,

pterócora y pogonócora, por lo que no es posible observar ninguna tendencia en cuanto a su modo de dispersión.

La similitud de las respuestas observadas en este estudio en los patrones de formas de crecimiento y de modos de dispersión de las especies, sugiere fuertemente que el ambiente propio de cada comunidad ejerce una influencia fuerte y semejante sobre estos dos conjuntos de características, lo que explicaría la fuerte relación entre ellas.

#### **5.4 Dispersión y taxonomía**

En este estudio no se observó una dependencia entre el modo de dispersión y el nivel taxonómico al que pertenece una especie (clase, subclase, orden, familia, género). De hecho, hay que considerar que las comunidades estudiadas se comportan conforme al patrón general encontrado en el trópico seco, en el que muchas familias están representadas por tan sólo unas pocas especies (Gentry, 1995; Trejo y Dirzo, 2002). De las 51 familias estudiadas, 27 (> 50%) estuvieron representadas por una sola especie y entre el resto el número máximo de especies en una familia correspondió a las Fabaceae (14). Por esta razón, la influencia de la taxonomía como un acercamiento al efecto de la filogenia sobre los patrones de modos de dispersión de las especies no pudo ser bien estudiada, pues muchas familias, al estar representadas por muy pocas especies, presentan también muy pocos tipos de dispersión, lo que impide discernir patrones para estos niveles taxonómicos. Del total de familias sólo 10 presentaron más de una subclase de dispersión: Fabaceae (4), Poaceae (3), y Euphorbiaceae, Mimosaceae, Bromeliaceae, Malpighiaceae, Apocynaceae, Cyperaceae, Anacardiaceae y Asteraceae (2); de todas las restantes, que presentaron un solo síndrome de dispersión, únicamente 14 estuvieron representadas por más de una especie.

Ninguna familia presentó todas las clases de dispersión registradas en este trabajo. Las Fabaceae, conforme a lo encontrado en la literatura (Harper *et al.*, 1970; Griz y Machado, 2001), fueron las más diversas en cuanto a tipos de dispersión, con cuatro categorías. En contraste, las cactáceas, como parte de las familias con un solo síndrome de dispersión (sarcocoria), presentaron el mayor número de especies (8). Este patrón, aunque observado en un conjunto de especies muy pequeño, es el más apreciable y constituye un indicio de la ausencia de variación en los modos de dispersión dentro de un grupo taxonómico, lo cual puede deberse a las restricciones filogenéticas o la conservación filogenética del nicho (Harvey y Pagel, 1991). Herrera (1992) ha

definido a las restricciones filogenéticas como las limitaciones específicas de un taxón que imponen una combinación particular de caracteres sin considerar las presiones selectivas.

Si conociéramos realmente la filogenia de las especies de estudio, sería posible dilucidar si los modos de dispersión presentes en un cierto taxón han evolucionado sólo una vez o varias veces dentro de ese grupo, o si por el contrario las características de dispersión han surgido de manera independiente en varios grupos taxonómicos no emparentados (Harvey y Pagel, 1991). Esto último nos permitiría suponer que otros factores, como el ambiental, han dado lugar a la presencia de dichos síndromes en especies distribuidas en hábitats similares pero que no tienen una historia filogenética en común. En caso de no contar con la filogenia de las especies, una solución al problema sería estudiar únicamente a las especies que pertenezcan a un grupo taxonómico particular (familias u órdenes completos) y que se encuentren distribuidas a lo largo de un gradiente ambiental, para determinar con qué frecuencia y en qué dirección cambia un modo de dispersión determinado en el taxón en cuestión. Junto con los datos ecológicos recopilados, este procedimiento podría contribuir al entendimiento de los espectros de dispersión de las comunidades y los patrones de selección de estructuras para la dispersión.

## **5.5 Consideraciones finales**

Los resultados obtenidos a partir de este trabajo permiten concluir que el estudio de los síndromes de dispersión, que constituye una de las características ecológicas más relevantes de las especies que viven en el mosaico vegetacional de Nizanda, es una buena herramienta de evaluación de la diferenciación biológica existente en la región, la cual permite tener un mejor entendimiento de la distribución de las especies observada a lo largo de las comunidades vegetales. Los datos obtenidos permiten concluir que dicha diferenciación biológica no sólo está relacionada con la estructura y la composición florística de las comunidades, como otros estudios lo han demostrado, sino también con las características biológicas de las especies, en particular con sus modos de dispersión.

El estudio de los modos de dispersión de las especies con los valores estructurales más elevados en cada comunidad permitió reconocer patrones de dispersión claros. Sin embargo, cabe preguntarse si estos patrones se mantendrían si se estudiaran todas las especies conocidas en cada uno de los tipos de vegetación. Es probable que una ampliación del estudio como ésta sólo contribuiría a reforzar los resultados obtenidos aquí, aunque seguramente los análisis de



asociación entre caracteres tendrían una mayor confiabilidad, sobre todo aquellos en los que se evalúa la asociación de las características de dispersión con la forma de crecimiento de las especies. De hecho, en este estudio estos últimos análisis sólo pudieron ser realizados para el conjunto total de especies y no por separado para cada comunidad, debido al bajo número de especies según su dispersión en cada categoría de forma de crecimiento. La inclusión de un mayor número de especies en un análisis de este tipo también podría ayudar a encontrar patrones de dispersión más claros en distintos grupos taxonómicos presentes en la región.

El uso de una clasificación en categorías de dispersión basada en la morfología de las diásporas permitió distinguir clases más generales de dispersión al asociar las distintas categorías con diferentes vectores como son el agua, el viento y los animales, sin la necesidad de estudiar los vectores reales de dispersión en el campo. No cabe duda de que el estudio de los vectores reales de dispersión brindaría una idea más acertada sobre qué y cómo se dispersan las especies de las comunidades vegetales; sin embargo, son estudios que deben realizarse a largo plazo para abarcar las distintas épocas de fructificación de todas las especies presentes en las comunidades y observar el conjunto total de agentes dispersores.

La importancia de estudiar los procesos de dispersión en las comunidades vegetales enfatiza la necesidad de utilizar un sistema unificado de clasificación de los tipos de dispersión. Su carencia dificulta la comparación de las características de dispersión entre comunidades o entre conjuntos de especies estudiadas en distintas regiones donde se han seguido distintos sistemas de clasificación. La realización de una propuesta de este tipo, en donde en la mayoría de los estudios utilicen un mismo sistema de clases más generales de dispersión resalta entre otros temas a resolver sobre el proceso de dispersión de las plantas y sus consecuencias sobre su distribución y abundancia. Esto queda como una tarea apremiante que facilite el estudio de la dispersión.

## REFERENCIAS

- Buide, M. L., Sánchez, J. M. y Guitián, J. 1998. Ecological characteristics of the flora of the Northwest Iberian Peninsula. *Plant Ecology*, 135: 1-8.
- Bullock, S. H. 1995. Plant reproduction in neotropical dry forests. En: S. H. Bullock, H. A. Mooney y E. Medina (eds.). *Seasonally Dry Tropical Forests*. Pp. 277-303. Cambridge University Press, Cambridge.
- Brummitt, R. K. 1992. *Vascular Plants Families and Genera*. Royal Botanical Gardens, Kew.
- Calderón de Rzedowski, G. y Rzedowski, J. 2001. *Flora Fanerogámica del Valle de México*. 2ª ed. Instituto de Ecología, A. C. y CONABIO, Pátzcuaro.
- Colín-García, M. 2003. Evaluación de los cambios de la cobertura vegetal y del riesgo de las especies de plantas en la región de Nizanda (Oaxaca, México). Tesis Maestría en Ciencias Biológicas. Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México, México D.F.
- Cottler, H., Durán, E. y Siebe, C. 2002. Caracterización morfoedafológica y calidad de sitio de un bosque tropical caducifolio. En: F. A. Noguera, J. H. Vega Rivera, A. N. García-Aldrete y M. Quesada Avendaño (eds.). *Historia Natural de Chamela*. Pp. 17-79. Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México. México, D. F.
- Crawley, M. J. 1997. Life history and environment. En: M. J. Crawley (ed.). *Plant Ecology*. Pp. 73-131. 2ª ed. Blackwell Science, Oxford.
- Dansereau, P. y Lems, K. 1957. The grading of dispersal types in plant communities and their ecological significance. *Contributions de l'Institute Botanique de l'Université de Montreal*, 71: 1-52.
- Davidse, G.M. Sousa S. y A.O. Chater (eds.). 1994. *Flora Mesoamericana*. Vol. 6. Instituto de Biología, UNAM, Missouri Botanical Garden y The Natural History Museum (London). México.
- Dirzo, R. y Domínguez, C. A. 1986. Seed shadows, seed predation and the advantages of dispersal. En: A. Estrada y T. H. Fleming (eds.). *Frugivores and Seed Dispersal*. Pp. 237-249. W. Junk Publishers, Dordrecht.
- Eriksson, O. y Bremer, B. 1991. Fruit characteristics, life forms, and species richness in the plant family Rubiaceae. *The American Naturalist*, 138: 751-761.
- Eriksson, O. y Bremer, B. 1992. Pollination systems, dispersal modes, life forms, and diversification rates in angiosperm families. *Evolution*, 46: 258-266.

- Eriksson, O. y Jakobsson, A. 1999. Recruitment trade-offs and the evolution of dispersal mechanisms in plants. *Evolutionary Ecology*, 13: 411-423.
- Fitter, A. H. y Peat, H. J. 1994. The ecological flora database. *Journal of Ecology*, 82: 415-425.
- Flores-Vindas, E. M. 1999. *La Planta: Estructura y Función. Volumen II. Libro Universitario Regional*, San José.
- Font Quer, P. 1985. *Diccionario de Botánica*. Editorial Labor, Barcelona.
- Fuentes, M. 2002. Seed dispersal and tree species diversity. *Trends in Ecology and Evolution*, 17: 550.
- Gallardo-Cruz, J. A. 2004. Efecto de la orientación y la altitud sobre la heterogeneidad vegetacional en el Cerro Verde, Nizanda (Oaxaca), México. Tesis de Licenciatura (Biología). Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México, México, D. F.
- García, E. 1988. *Modificaciones al Sistema de Clasificación Climática de Köppen*. 4a ed. Edición de la autora, México, D. F.
- Gentry, A. H. 1982. Patterns of neotropical plant species diversity. *Evolutionary Biology*, 15: 1-84.
- Gentry, A. H. 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.
- Gentry, A. H. 1996. *A Field Guide to the Families and Genera of Woody Plants of Northwest South America (Colombia, Ecuador, Peru) with supplementary notes on herbaceous taxa*. The University of Chicago Press, Chicago.
- Gordon, E. 1998. Seed characteristics of plant species from riverine wetlands in Venezuela. *Aquatic Botany*, 60: 417-431.
- Griz, L. M. S. y Machado, I. C. S. 2001. Fruiting phenology and seed dispersal syndromes in caatinga, a tropical dry forest in the northeast of Brazil. *Journal of Tropical Ecology*, 17: 303-321.
- Guariguata, M. R. y Kattan, G. H. (eds.). 2002. *Ecología y Conservación de Bosques Neotropicales*. Libro Universitario Regional, Cartago.
- Gutián, J. y Sánchez, J. M. 1992. Seed dispersal spectra of plant communities in the Iberian Peninsula. *Vegetatio*, 98: 157-164.

- Harper, J. L., Lovell, P. H. y Moore, K. G. 1970. The shapes and sizes of seeds. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 1: 327-351.
- Harvey, P. H. y Pagel, M. D. 1991. *The Comparative Method in Evolutionary Biology*. Oxford Series in Ecology and Evolution. Oxford University Press, Oxford.
- Herrera, C. M. 1992. Interspecific variation in fruit shape: allometry, phylogeny, and adaptation to dispersal agents. *Ecology*, 73: 1832-1841.
- Heywood, V. H. 1978. *Flowering Plants of the World*. Mayflower Books. New York.
- Howe, H. F. y Smallwood, J. 1982. Ecology of seed dispersal. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 13: 201-28.
- Howe, H. F. y Westley, L. C. 1997. Ecology of pollination and seed dispersal. En: M. J. Crawley (ed.). *Plant Ecology*. Pp. 262-283. 2ª ed. Blackwell Science. Oxford.
- Hughes, L., Dunlop, M., French, K., Leishman, M. R., Rice, B., Rodgerson, L. y Westoby, M. 1994. Predicting dispersal spectra: a minimal set of hypotheses based on plant attributes. *Journal of Ecology*, 82: 933-950.
- Ibarra-Manríquez, G. y Oyama, K. 1992. Ecological correlates of reproductive traits of mexican rain forest trees. *American Journal of Botany*, 79: 344-356.
- Ibarra-Manríquez, G., Sánchez-Garfias, B. y González-García, L. 1991. Fenología de lianas y árboles anemócoros en una selva cálida-húmeda de México. *Biotropica*, 23: 242-254.
- Jansen, P. 2003. Scatterhoarding and tree regeneration: Ecology of nut dispersal in a Neotropical rainforest. Tesis doctoral. Universidad de Wageningen, Wageningen.
- Janzen, D. H. 1988. Tropical dry forests: The most endangered major tropical ecosystem. En: E. O. Wilson (ed.). *Biodiversity*. Pp. 130-137. National Academy Press, Washington, D. C.
- Jurado, E., Westoby, M. y Nelson, D. 1991. Diaspore weight, dispersal, growth form and perennality of central australian plants. *Journal of Ecology*, 79: 811-830.
- Kozlowski, T. T. y Gunn, C. R. 1972. Importance and characteristics of seeds. En: T. T. Kozlowski (ed.). *Seed Biology*. Volumen I: Importance, Development, and Germination. Academic Press, Nueva York.
- Lebrija-Trejos, E. 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.
- Leishman, M. R., Westoby, M. y Jurado, E. 1995. Correlates of seed size variation: a comparison

- among five temperate floras. *Journal of Ecology*, 83: 517-29.
- Leishman, M. R., Wright, I. J., Moles, A. T. y Westoby, M. 2000. The evolutionary ecology of seed size. En: M. Fenner (ed.). *Seeds: The Ecology of Regeneration in Plant Communities*. Pp. 31-57. 2ª ed. CAB International, Wallingford.
- Levin, J. M. y Murrell, D. J. 2003. The community-level consequences of seed dispersal patterns. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 34:549-74.
- Levin, S. A., Muller-Landau, H. C., Nathan, R. y Chave, J. 2003. The ecology and evolution of seed dispersal: A theoretical perspective. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 34: 575–604.
- Loiselle, B. A. y Dirzo, R. 2002. Plant-animal interactions and community structure. En: R. L. Chazdon y T. C. Whitmore (eds.). Pp. 269- 278. *Foundations of Tropical Forest Biology: Classic Papers with Commentaries*. The University of Chicago Press, Chicago.
- López-Olmedo, L. 2001. Estructura y composición florística de las sabanas de la región de Nizanda y Chivela, Istmo de Tehuantepec (Oaxaca), México. Tesis de Licenciatura (Biología). Facultad de Ciencias. Universidad Nacional Autónoma de México, México, D.F.
- Lord, J., Westoby, M y Leishman, M. 1995. Seed size and phylogeny in six temperate floras: constraints, niche conservatism, and adaptation. *American Naturalist*, 146:349-364.
- Medina, E. 1995. Diversity of life forms of higher plants in neotropical dry forests. En: S. H. Bullock, H. A. Mooney y E. Medina (eds.). *Seasonally Dry Tropical Forests*. Pp. 221-242. Cambridge University Press, Cambridge.
- Mooney, H. A., Bullock, S. H. y Medina, E. 1995. Introduction. En: S. H. Bullock, H. A. Mooney y E. Medina (eds.). *Seasonally Dry Tropical Forests*. Pp. 1-8. Cambridge University Press, Cambridge.
- Moreno-Casasola, P. 1996. *Vida y Obra de Granos y Semillas*. Fondo de Cultura Económica, México, D. F.
- Nathan, R. y Muller-Landau, H. C. 2000. Spatial patterns of seed dispersal, their determinants and consequences for recruitment. *Trends in Ecology and Evolution*, 15: 278-285.
- Nilsson, C., Ekblad, A., Dynesius, M., Backe, S., Gardfjell, M., Carlberg, B., Hellqvist, S. y Jansson, R. 1994. A comparison of species richness and traits of riparian plants between a main river channel and its tributaries. *Journal of Ecology*, 82: 281-295.

- Oakwood, M., Jurado, E., Leishman, M. y Westoby, M. 1993. Geographic ranges of plant species in relation to dispersal morphology, growth form and diaspore weight. *Journal of Biogeography*, 20: 563-572.
- Ortiz-Pérez, M. A., Hernández, J. R. y Figueroa, J. M. 2004. Reconocimiento fisiográfico y geomorfológico. En: A. J. García-Mendoza, M. J. Ordóñez y M. Briones-Salas (eds.). Biodiversidad de Oaxaca. Pp. 43-54. Instituto de Biología, UNAM-Fondo Oaxaqueño para la Conservación de la Naturaleza-World Wildlife Fund, México, D. F.
- Ozinga, W. A., Bekker, R. M., Schaminée, J. H. J. y van Groenendael, J. M. 2004. Dispersal potential in plant communities depends on environmental conditions. *Journal of Ecology*, 92: 767-777.
- Paz, H., Mazer, S. J. y Martínez-Ramos, M. 1999. Seed mass, seedling emergence, and environmental factors in seven rain forest *Psychotria* (Rubiaceae). *Ecology*, 80: 1594-1606.
- Pennington, T. D. y Sarukhán, J. 1998. Árboles Tropicales de México. Manual para la identificación de las principales especies. 2ª ed. Universidad Nacional Autónoma de México y Fondo de Cultura Económica, México, D.F.
- Pérez-García, E. A. 2002. Enclaves de vegetación xerofítica en regiones mésicas: caracterización, análisis de su diversidad florística e importancia en el mantenimiento de floras xerofíticas. Tesis de Maestría (Ecología Básica). UACPyP-Instituto de Ecología. Universidad Nacional Autónoma de México, México D. F.
- Pérez-García, E. A., Gallardo, C. y Meave, J. A. 2001. Vegetación y flora de la región de Nizanda, Istmo de Tehuantepec, Oaxaca, México. *Acta Botánica Mexicana*, 56: 19-88.
- Pérez-García, E. A. y Meave, J. A. 2004. Heterogeneity of xerophytic vegetation of limestone outcrops in a tropical deciduous forest region. *Plant Ecology*, 175: 147-163.
- Ridley, H. N. 1930. *The Dispersal of Plants Throughout the World*. Reeve and Company, Ashford, Kent, UK.
- Rodrigo-Álvarez, L. 1994. *Geografía General del Estado de Oaxaca*. 2ª ed. Carteles editores, Oaxaca.
- Rojas-Aréchiga, M. y Vázquez-Yañez, C. 2000. Cactus seed germination: a review. *Journal of Arid Environments*, 44: 85-104.
- Sánchez-Garfias, B., Ibarra-Manríquez, G. y González-García, L. 1991. *Manual de Identificación de Frutos y Semillas Anemócoros de Árboles y Lianas de la Estación "Los Tuxtlas"*,

- Veracruz, México. Instituto de Biología. Universidad Nacional Autónoma de México, México, D. F.
- Snow, D. W. 1971. Evolutionary aspects of fruit-eating by birds. En: R. L. Chazdon y T. C. Whitmore (eds.). Pp. 398-406. *Foundations of Tropical Forest Biology: Classic Papers with Commentaries*. The University of Chicago Press, Chicago.
- Solórzano, S. 1998. Variación morfológica de las estructuras reproductivas de las lianas de la Estación de Biología Chajul, Chiapas, y de la Estación de Biología Chamela, Jalisco. Tesis de Maestría (Ecología y Ciencias Ambientales). Facultad de Ciencias. Universidad Nacional Autónoma de México, México, D. F.
- Solórzano, S., Ibarra-Manríquez, G. y Oyama, K. 2002. Liana diversity and reproductive attributes in two tropical forests in México. *Biodiversity and Conservation*, 11: 197-212.
- SPP. 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.
- SPP. 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.
- Spujt, R. W. 1994. A systematic treatment of fruit types. *Memoirs of the New York Botanical Garden*, 70: 1-181.
- Standley, P. C. 1920-1926. Trees and shrubs of Mexico. *Contributions from the United States National Herbarium*. Vol. 23 (Partes 1, 2, 3, 4, 5).
- Standley, P. C. y Steyermark, J. A. 1946-1976. *Flora of Guatemala*. *Fieldiana. Bot.* 24.
- Tabarelli, M., Vicente, A. y Barbosa, D. C. A. 2003. Variation of seed dispersal spectrum of woody plants across a rainfall gradient in north-eastern Brazil. *Journal of Arid Environments*, 53: 197-210.
- Thanos, C. A. 1994. Aristotle and Theophrastus on plant-animal interactions. En: M. Arianoutsou y R. H. Groves (eds.). *Plant-Animal Interactions in the Mediterranean-Type Ecosystems*. Pp. 3-11. Kluwer Academic Publishers, Dordrecht.
- Tilman, D. 1994. Competition and biodiversity in spatially structured habitats. *Ecology*, 75: 2-16.
- Trejo, I. y Dirzo, R. 2002. Floristic diversity of mexican seasonally dry tropical forests. *Biodiversity and Conservation*, 11: 2063-2048.
- van der Pijl, L. 1982. *Principles of Seed Dispersal in Higher Plants*. 3 ed. Springer-Verlag, Berlín.

- Vander Wall, S. B. y Longland, W. S. 2004. Diplochory: Are Two Seed Dispersers Better Than One?. *Trends In Ecology And Evolution*, 19, 155-161.
- Vaughton, G. y Ramsey, M. 1998. Sources and consequences of seed mass variation in *Banksia marginata* (Proteaceae). *Journal of Ecology*, 86: 563-573.
- Wang, B. C. y Smith, T. B. 2002. Closing the seed dispersal loop. *Trends in Ecology and Evolution*, 17: 379-385.
- Wenny, D. G. 2001. Advantages of seed dispersal: a re-evaluation of directed dispersal. *Evolutionary Ecology Research*, 3: 51-74.
- Westoby, M., Leishman, M. y Lord, J. 1996. Comparative ecology of size and dispersal. *Philosophical Transactions of the Royal Society, London, Series B*, 351: 1309-1318.
- Willson, M. F. 1993. Dispersal mode, seed shadows, and colonization patterns. *Vegetatio*, 107/108: 261-280.
- Willson, M. F., Rice, B. L. y Westoby, M. 1990. Seed dispersal spectra: a comparison of temperate communities. *Journal of Vegetation Science*, 1:547-560.
- Willson, M. F y Traveset, A. 2000. The ecology of seed dispersal. En: M. Fenner, (ed.). *Seeds: The Ecology of Regeneration in Plant Communities*. Pp. 31-57. 2ª ed. CAB International, Wallingford.
- Zar, J. H. 1999. *Biostatistical Analysis*. 4ª ed. Prentice-Hall, Nueva Jersey.



## APÉNDICE

Lista del total de especies estudiadas en el mosaico vegetacional de la región de Nizanda, Oaxaca. Se muestra, dentro de las cinco comunidades elegidas para el estudio, la comunidad a la que pertenecen (MX = matorral xerófilo, SAB = sabana, SBCs = selva baja caducifolia sobre suelo, SBCr = selva baja caducifolia sobre roca, VR = vegetación ribereña), su estructura de dispersión (S = semilla, F = fruto, I = infrutescencia), su modo de dispersión según las tres clasificaciones utilizadas (A = autócora, H = heterócora; Acan = acantócora, Asco = ascócora, Cicl = ciclócora, Baro = barócora, Espo = esporócora, Ixoc = ixócora, Pogo = pagonócora, Pter = pterócora, Sarc = sarcócora, Saco = sacócora; Abi = abiótica, Bio = biótica), y su forma de crecimiento (ARBO = árbol, ARBU = arbusto, ARBS = arborescente, CAPE = cactácea pequeña, FORB = forbia, GRAM= graminoide, ROSE = rosetófila, TREP = trepadora).

Familia y Especie	Comunidad	Diáspora	Dispersión			Forma de crecimiento
			1	2	3	
<b>Acanthaceae</b>						
<i>Aphelandra scabra</i> (Vahl) Sm.	SBCs	S	A	Baro	Abi	ARBU
<i>Justicia caudata</i> A. Gray	SBCs	S	A	Baro	Abi	FORB
<i>Siphonoglossa sessilis</i> (Jacq.) D.Gibson	SBCr	S	A	Baro	Abi	ARBU
<b>Agavaceae</b>						
<i>Agave angustifolia</i> Haw.	SBCs	S	A	Baro	Abi	ROSE
<i>Agave ghiesbreghtii</i> Lem.	MX, SBCr	S	A	Baro	Abi	ROSE
<i>Agave nizandensis</i> Cutak	MX, SBCr	S	A	Baro	Abi	ROSE
<b>Amaranthaceae</b>						
<i>Lagrezia monosperma</i> (Rose) Standl.	SBCs	F	H	Pter	Abi	ARBU
<b>Anacardiaceae</b>						
<i>Astreonium graveolens</i> Jacq.	VR	F	H	Pter	Abi	ARBO
<i>Comocladia engleriana</i> Loes.	MX, SBCr	F	H	Sarc	Bio	ARBO
<i>Pseudosmodium multifolium</i> Rose	MX, SAB	F	H	Pter	Abi	ARBO

Familia y Especie	Comunidad	Diáspora	Dispersión			Forma de crecimiento
			1	2	3	
<b>Annonaceae</b>						
<i>Malmea depressa</i> (Baill.) R. E. Fr.	VR	F	H	Sarc	Bio	ARBO
<i>Sapranthus microcarpus</i> (Donn. Sm.) R. E. Fr.	VR	F	H	Sarc	Bio	ARBU
<b>Apocynaceae</b>						
<i>Plumeria rubra</i> L. f. <i>acutifolia</i> (Poir.) Woodson	MX, SBCr, SBCs	S	H	Pter	Abi	ARBO
<i>Stemmadenia obovata</i> (Hook. et Arn.) K. Schum.	VR	S	H	Sarc	Bio	ARBO
<i>Tabernaemontana chrysocarpa</i> S. F. Blake	VR	S	H	Sarc	Bio	ARBU
<i>Thevetia plumeriifolia</i> Benth.	VR	F	H	Sarc	Bio	ARBO
<b>Araceae</b>						
<i>Anthurium nizandense</i> Matuda	SBCr	F	H	Sarc	Bio	ROSE
<b>Asclepiadaceae</b>						
<i>Metastelma multiflorum</i> S. Watson	SAB	S	H	Pogo	Abi	TREPA
<b>Asteraceae</b>						
<i>Calea urticifolia</i> (Mill.) DC. var. <i>urticifolia</i>	SAB	F	H	Pter	Abi	ARBU
<i>Lasianthaea fruticosa</i> (L.) K. M. Becker var. <i>fruticosa</i>	SBCs	F	H	Acan	Bio	ARBU
<b>Bignoniaceae</b>						
<i>Astianthus viminalis</i> (Kunth) Baill.	VR	S	H	Pter	Abi	ARBO
<i>Tabebuia pentaphylla</i> (L.) Hemsl.	VR	S	H	Pter	Abi	ARBO
<b>Bombacaceae</b>						
<i>Ceiba grandiflora</i> Bartlett	SBCr	S	H	Pogo	Abi	ARBO
<i>Ceiba parviflora</i> Rose	MX	S	H	Pogo	Abi	ARBO
<i>Pseudobombax ellipticum</i> (Kunth) Dugand	SBCr	S	H	Pogo	Abi	ARBO
<b>Boraginaceae</b>						
<i>Heliotropium falax</i> I. M. Johnst.	SAB	S	A	Baro	Abi	ARBU

Familia y Especie	Comunidad	Diáspora	Dispersión			Forma de crecimiento
			1	2	3	
<b>Bromeliaceae</b>						
<i>Hechtia caudata</i> L. B. Sm.	MX, SBCr	S	H	Asco	Abi	ROSE
<i>Hechtia rosea</i> E. Morren	MX, SBCr	S	H	Asco	Abi	ROSE
<i>Tillandsia caput-medusae</i> E. Morren	MX	S	H	Pogo	Abi	ROSE
<i>Tillandsia concolor</i> L. B. Sm.	MX	S	H	Pogo	Abi	ROSE
<i>Tillandsia drepanoclada</i> Baker	MX	S	H	Pogo	Abi	ROSE
<i>Tillandsia setacea</i> Sw.	MX, SBCr	S	H	Pogo	Abi	ROSE
<b>Burseraceae</b>						
<i>Bursera excelsa</i> (Kunth) Engl.	MX, SBCr	S	H	Sarc	Bio	ARBO
<i>Bursera schlechtendalii</i> Engl.	MX, SBCr	S	H	Sarc	Bio	ARBU
<i>Bursera</i> spp.	MX, SBCr, SBCs	S	H	Sarc	Bio	ARBO
<b>Cactaceae</b>						
<i>Cephalocereus nizandensis</i> (Bravo et T. MacDoug.) Buxb.	MX, SBCr	F	H	Sarc	Bio	ARBS
<i>Mammillaria albilanata</i> Backeb.	MX	F	H	Sarc	Bio	CAPE
<i>Mammillaria voburnensis</i> Scheer var. <i>collinsii</i> (Britton et Rose) Repp.	MX, SBCr	F	H	Sarc	Bio	CAPE
<i>Neobuxbaumia scoparia</i> (Poselg.) Backeb.	MX, SBCr	F	H	Sarc	Bio	ARBS
<i>Opuntia puberula</i> Pfeiff.	SBCr	F	H	Sarc	Bio	ARBU
<i>Pachycereus pecten-aboriginum</i> (A.Berger) Britton et Rose	SBCr	F	H	Sarc	Bio	ARBS
<i>Pilosocereus collinsii</i> (Britton et Rose) Byles et G.D.Rowley	SBCr, SBCs	F	H	Sarc	Bio	ARBU
<i>Selenicereus coniflorus</i> (Weing.) Britton et Rose	MX	F	H	Sarc	Bio	TREP
<b>Caelsapiniaceae</b>						
<i>Chamaechrista flexuosa</i> (L.) Greene	SAB	S	A	Baro	Abi	FORB
<i>Chamaechrista hispidula</i> (Vahl) H. S. Irwin et Barneby	SAB	S	A	Baro	Abi	FORB
<i>Chamaechrista serpens</i> (L.) Greene	SAB	S	A	Baro	Abi	FORB
<i>Cynometra oaxacana</i> Brandege	VR	F	A	Baro	Abi	ARBO
<b>Capparaceae</b>						
<i>Capparis verrucosa</i> Jacq.	SBCs	S	H	Sarc	Bio	ARBO

Familia y especie	Comunidad	Diáspora	Dispersión			Forma de crecimiento
			1	2	3	
<b>Caricaceae</b>						
<i>Jacaratia mexicana</i> A. DC.	SBCr, SBCs	F	H	Sarc	Bio	ARBO
<b>Chrysoblanaceae</b>						
<i>Licania arborea</i> Seem.	VR	F	A	Baro	Abi	ARBO
<b>Commelinaceae</b>						
<i>Commelina rufipes</i> Seub. var. <i>glabrata</i> (D.R. Hunt) Faden et D.R. Hunt	MX, SBCr	S	H	Saco	Abi	FORB
<i>Tradescantia andrieuxii</i> C. B. Clarke	MX	S	H	Saco	Abi	FORB
<b>Connaraceae</b>						
<i>Rourea glabra</i> Kunth	VR	S	H	Sarc	Bio	TREP
<b>Crassulaceae</b>						
<i>Echeveria acutifolia</i> Lindl.	MX	S	H	Espo	Abi	ROSE
<b>Cyperaceae</b>						
<i>Bulbostylis capillaris</i> (L.) C. B. Clarke	SAB	F	H	Espo	Abi	GRAM
<i>Bulbostylis juncoides</i> (Valhl) Kük.	SAB	F	H	Espo	Abi	GRAM
<i>Bulbostylis vestita</i> (Kunth) C. B. Clarke	SAB	F	H	Espo	Abi	GRAM
<i>Rhynchospora colorata</i> (L.) H. Pfeiffer	SAB	S	H	Asco	Abi	GRAM
<b>Euphorbiaceae</b>						
<i>Acalypha</i> aff. <i>diversifolia</i> Jacq.	SBCs	S	A	Baro	Abi	ARBU
<i>Cnidoscolus</i> aff. <i>aconitifolius</i> (Mill.) I.M.Johnst.	MX, SBCr	S	A	Baro	Abi	ARBU
<i>Cnidoscolus megacanthus</i> Breckon	SBCr, SBCs	S	A	Baro	Abi	ARBO
<i>Croton niveus</i> Jacq.	VR	S	A	Baro	Abi	ARBU
<i>Croton pseudoniveus</i> Lundell	SBCs	S	A	Baro	Abi	ARBU
<i>Euphorbia schlectendalii</i> Boiss.	SBCs	S	A	Baro	Abi	ARBO
<i>Euphorbia segovienses</i> (Klotzsch et Garcke) Boiss.	SBCs	S	A	Baro	Abi	ARBU
<i>Hippomane mancinella</i> L.	SBCr, SBCs	S	H	Baro	Abi	ARBO
<i>Jatropa oaxacana</i> J. Jiménez-Ram. et R. Torres	MX	S	A	Baro	Abi	ARBO

Familia y especie	Comunidad	Diáspora	Dispersión			Forma de crecimiento
			1	2	3	
<i>Manihot oaxacana</i> D. J. Rogers et Appan	MX	S	A	Baro	Abi	ARBO
<i>Ricinus communis</i> L.	VR	S	A	Baro	Abi	ARBU
<b>Fabaceae</b>						
<i>Aeschynomene pinetorum</i> Brandegee	SAB	F	A	Baro	Abi	FORB
<i>Andira inermis</i> (W. Wright) Kunth	VR	F	H	Sarc	Bio	ARBO
<i>Apoplanesia paniculada</i> C. Presl	SBCs	F	H	Pter	Abi	ARBO
<i>Eriosema crinitum</i> (Kunth) G. Don	SAB	S	A	Baro	Abi	ARBU
<i>Galactia argentea</i> Brandegee	SAB	S	A	Baro	Abi	FORB
<i>Lonchocarpus lineatus</i> Pittier	VR	F	H	Pter	Abi	ARBO
<i>Lonchocarpus longipedicellatus</i> Pittier	SBCs	F	H	Pter	Abi	ARBO
<i>Macropodium gracile</i> (Poepp. ex Benth.) Urb.	SAB	S	A	Baro	Abi	FORB
<i>Myrospermum frutescens</i> Jacq.	VR	F	H	Pter	Abi	ARBO
<i>Pterocarpus rohrii</i> Vahl	SBCr	F	H	Pter	Abi	ARBO
<i>Stylosanthes humilis</i> Kunth	SAB	S	A	Baro	Abi	FORB
<i>Tephrosia nitens</i> Benth.	SAB	S	A	Baro	Abi	ARBU
<i>Zornia megistocarpa</i> Mohlenbr.	SAB	F	H	Acan	Bio	FORB
<b>Falcourtiaceae</b>						
<i>Casearia nitida</i> (L.) Jacq.	SBCs	S	H	Sarc	Bio	ARBO
<b>Hernandiaceae</b>						
<i>Gyrocarpus mocinnoi</i> Espejo	MX, SBCr, SBCs	F	H	Pter	Abi	ARBO
<b>Hippocrateaceae</b>						
<i>Hemiangium excelsum</i> (Kunth) A. C. Sm.	VR	S	H	Pter	Abi	TREP
<b>Krameriaceae</b>						
<i>Krameria revoluta</i> O. Berg	SAB	F	H	Acan	Bio	ARBU
<b>Lauraceae</b>						
<i>Nectandra salicifolia</i> (Kunth) Nees	VR	F	A	Sarc	Bio	ARBO

Familia y especie	Comunidad	Díaspota	Dispersión			Forma de crecimiento
			1	2	3	
<b>Malpighiaceae</b>						
<i>Bunchosia strigosa</i> Schlttdl.	SBCr, SBCs	F	H	Sarc	Bio	ARBO
<i>Byrsonima crassifolia</i> (L.) Kunth	SAB	F	H	Sarc	Bio	ARBO
<i>Hiraea reclinata</i> Jacq.	VR	F	H	Pter	Abi	TREP
<i>Malpighia emarginata</i> Sessé et Moc.	SBCs	F	H	Sarc	Bio	ARBU
<i>Malpighia glabra</i> L.	SBCs	F	H	Sarc	Bio	ARBU
<i>Malpighia mexicana</i> A. Juss.	SBCs	F	H	Sarc	Bio	ARBO
<b>Malvaceae</b>						
<i>Hibiscus kochii</i> Fryxell	SBCs	S	A	Baro	Abi	ARBU
<b>Meliaceae</b>						
<i>Cedrela salvadorensis</i> Standl.	SBCs	S	H	Pter	Abi	ARBO
<b>Mimosaceae</b>						
<i>Acacia</i> aff. <i>hindsii</i> Benth.	VR	S	H	Sarc	Bio	ARBO
<i>Acacia picachensis</i> Brandegee	SBCr, SBCs	S	A	Baro	Abi	ARBO
<i>Calliandra juzepczukii</i> Standl.	SAB	S	A	Baro	Abi	ARBU
<i>Enterolobium cyclocarpum</i> (Jacq.) Griseb.	VR	F	A	Baro	Abi	ARBO
<i>Havardia campylacantha</i> (L. Rico et M. Sousa) Barneby et J. W. Grimes	SBCs	S	A	Baro	Abi	ARBO
<i>Inga vera</i> Willd.	VR	S	H	Sarc	Bio	ARBO
<i>Lysiloma divaricatum</i> (Jacq.) J. F. Macbr.	SBCs	S	A	Baro	Abi	ARBO
<i>Lysiloma microphyllum</i> Benth.	MX	S	A	Baro	Abi	ARBO
<i>Piptadenia obliqua</i> (Pers.) J. F. Macbr.	VR	S	A	Baro	Abi	ARBO
<b>Moraceae</b>						
<i>Ficus insipida</i> Willd.	VR	I	H	Sarc	Bio	ARBO
<i>Ficus petiolaris</i> Kunth.	SBCr	I	H	Sarc	Bio	ARBO
<b>Myrtaceae</b>						
<i>Calypttranthes schiedeana</i> O. Berg	VR	F	H	Sarc	Bio	ARBO
<b>Nolinaceae</b>						
<i>Beaucarnea recurvata</i> Lem.	MX, SBCr	F	H	Pter	Abi	ARBS

Familia y especie	Comunidad	Díaspora	Dispersión			Forma de crecimiento
			1	2	3	
<b>Orchidaceae</b>						
<i>Cyrtopodium paniculatum</i> (Ruiz et Pavon) Garay	MX, SBCr	S	H	Espo	Abi	FORB
<i>Encycla parviflora</i> Regel	MX	S	H	Espo	Abi	FORB
<i>Encyclia nizandensis</i> Pérez-García et Hágsater	MX	S	H	Espo	Abi	FORB
<b>Plumbaginaceae</b>						
<i>Plumbago scandens</i> L.	VR	F	H	Ixoc	Bio	FORB
<b>Poaceae</b>						
<i>Bouteloua chondrosioides</i> (Kunth) Benth.	SAB	F	H	Pogo	Abi	GRAM
<i>Bouteloua repens</i> (Kunth) Scribner et Merr.	SAB	F	H	Pogo	Abi	GRAM
<i>Digitaria hitchcockii</i> (Chase) Stuck.	SAB	F	H	Asco	Abi	GRAM
<i>Lasiacis ruscifolia</i> (Kunth) Hitchc.	SBCs	F	A	Baro	Abi	GRAM
<i>Panicum parcum</i> Hitchc. et Chase	VR	F	A	Baro	Abi	GRAM
<i>Paspalum pectinatum</i> Nees	SAB	F	H	Pogo	Abi	GRAM
<i>Schizachyrium brevifolium</i> (Sw.) Nees ex Buse	SAB	F	H	Pogo	Abi	GRAM
<i>Thrasya robusta</i> Hitchc. et Chase	SAB	F	H	Pogo	Abi	GRAM
<i>Trachypogon spicatus</i> (L. f.) Kuntze	SAB	F	H	Pogo	Abi	GRAM
<b>Polygalaceae</b>						
<i>Polygala longicaulis</i> Kunth	SAB	S	A	Baro	Abi	FORB
<i>Polygala serpens</i> S. F. Blake	SAB	S	A	Baro	Abi	FORB
<i>Polygala variabilis</i> Kunth	SAB	S	A	Baro	Abi	FORB
<b>Polygonaceae</b>						
<i>Coccoloba barbadensis</i> Jacq.	VR	F	A	Baro	Abi	ARBU
<b>Rubiaceae</b>						
<i>Arachnothryx leucophylla</i> (Kunth) PLanch	VR	S	A	Baro	Abi	ARBU
<i>Spermacoce suaveolens</i> G. Mey.	SAB	S	A	Baro	Abi	FORB
<b>Rutaceae</b>						
<i>Pilocarpus racemosus</i> Vahl var. <i>Racemosus</i>	VR, SBCs	S	A	Baro	Abi	ARBO

Familia y especie	Comunidad	Díaspora	Dispersión			Forma de crecimiento
			1	2	3	
<b>Sapindaceae</b>						
<i>Thouinia villosa</i> DC.	SBCs	F	H	Pter	Abi	ARBO
<i>Thounidium decandrum</i> (Bonpl.) Radlk.	VR	F	H	Pter	Abi	ARBO
<b>Simarubaceae</b>						
<i>Reechia connaroides</i> (Loes. et Soler) Standl.	SBCs	F	H	Sarc	Bio	ARBO
<b>Solanaceae</b>						
<i>Solandra nizandensis</i> Matuda	MX	F	H	Sarc	Bio	TREPA
<b>Sterculiaceae</b>						
<i>Guazuma ulmifolia</i> Lam.	VR	F	H	Sarco	Bio	ARBO
<b>Theophrastaceae</b>						
<i>Jacquinia macrocarpa</i> Cav.	VR	F	A	Baro	Abi	ARBU
<b>Turneraceae</b>						
<i>Turnera diffusa</i> Willd.	SAB	S	A	Baro	Abi	ARBU
<b>Zygophyllaceae</b>						
<i>Guaiacum coulteri</i> A. Gray	SBCr	S	H	Sarc	Bio	ARBO