



**UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA
DE MÉXICO**

FACULTAD DE CIENCIAS

**Efecto de la heterogeneidad microtopográfica sobre
la diversidad de plantas vasculares en la cara de un
acantilado en Apoala, Oaxaca.**

T E S I S

QUE PARA OBTENER EL TÍTULO DE:

B I Ó L O G O

P R E S E N T A:

IVÁN ANTONIO HERNÁNDEZ BALTAZAR



FACULTAD DE CIENCIAS
UNAM

DIRECTOR DE TESIS: DR. CARLOS MARTORELL DELGADO

2006



Universidad Nacional
Autónoma de México

Dirección General de Bibliotecas de la UNAM

Biblioteca Central



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.

DEDICO ESTA TESIS

A mis abuelos Macario y Teófila por darme el mayor tesoro que es mi familia.

Con profundo agradecimiento y cariño a mi mamá Silvia Hernández que es la persona que más admiro, y de la que he recibido siempre cariño, apoyo, educación y ejemplo, elementos invaluableles que me permitieron llegar al punto de finalizar este trabajo.

Felizmente a mis tías Edith, Gloria, Laura, Sonia y Toña, que han sido increíblemente cariñosas, dándome siempre lo mejor de ellas: su sencillez, bondad y calor de Hogar.

A mis queridos tios Jaime y Jorge que siempre me han dado su buen ejemplo y solidaridad.

Sinceramente a mis primos Andrea, Igmarr, Mariana, Nadia, Georgina, Gerardo y Mónica que hicieron de mi infancia algo muy feliz.

Con cariño a mi hermano Luis Armando por que ser su hermano ha sido algo hermoso.

Contento, a mis sobrinos Andrea, Emiliano, Santiago, Shantia y Yidam, por recordarme con su alegría y pureza lo hermoso que es el ser humano.

Con amor a Alejandra Sandoval por tantos momentos de alegría, proyectos y aventuras compartidos, durante los cuales siempre me ha cobijado con amor y ternura.

A mi amigo Jorge Martínez, que desde mi infancia he contado con su cariño.

AGRADECIMIENTOS

A la beca Hernández Baltazar por financiar mis estudios y trabajo de campo.

A la comunidad de Apoala, Oaxaca, por permitirme estudiar la vegetación que albergan sus acantilados.

A la Facultad de Ciencias de la UNAM y especialmente al Laboratorio de Ecología.

A mi asesor Carlos Martorell ya que sus conocimientos y enseñanzas fueron fundamentales para el desarrollo de esta tesis.

A mis sinodales Eduardo Alberto Pérez, José Alejandro Zavala, Patricia Balvanera y Silvia Castillo, quienes durante y después de su revisión, han sido muy amables e hicieron valiosísimas aportaciones a este trabajo.

A Yuriana Martínez quien es un persona excepcional y también revisó esta tesis realizando atinadas sugerencias.

A Alfredo Patiño, por su amabilidad y ayuda en la determinación de las plantas colectadas durante la primera etapa del proyecto.

Al Herbario de la Facultad de Ciencias, especialmente a Ramiro Cruz, por su paciencia e importante ayuda con la determinación de las plantas.

A Bety González, por su amistad y determinación de las especies de la familia Asteraceae. A Jerónimo Reyes quien determinó las especies de las familias Cactaceae y Crassulaceae. A Sergio Reinaud por su amistad, apoyo en el campo y determinación de las especies de la familia Orchidaceae.

A Alejandra Sandoval por su cariño, ayuda y paciencia durante el trabajo de campo. A César Perez y Pavka Patiño, por su amistad y apoyo en la colecta al extremo, de ejemplares.

A Dulce María que ha sido una muy buena amiga y por su importante ayuda durante el proceso de trámites para la titulación. A Marco Antonio Romero que es una excelente persona, por su disposición y ayuda con el manejo del equipo de computo.

A mis siempre amigos Adriana, Alberto, Celia, Isel, Mario G., Mario V. y Vivette por compartirme desde el inicio de la carrera, su cariñosa amistad, así como su pasión por la biología, gusto por salir al campo e ir de pachanga. A Pavka, Ángeles y Armando que desde la Biología de campo han sido incondicionales amigos. A Sergio, apasionado de las orquídeas y de los sitios aislados.

A Carlos, Jorge, Javier, Silvia y Zenón, por su amabilidad y por compartirme sus conocimientos y espacio de trabajo. A Irene, Lalo, Marco, Oswaldo y Paty, por darme siempre buenos ánimos y consejos, además de hacer del *lab* un lugar muy agradable. Finalmente a Adina, Alejandra, Ana, Angela, Armando, Audra, Beto, Claudia, Delfín, Diego, Dulce, Gaby, Ernesto, Hugo, Ixchel, Juan Carlos, Julio, Liliana, Liz, Nancy, Sonia, Toño y Yuriana, quienes durante la convivencia diaria en el *lab*, salidas al campo, chelas y cafés me han brindado su invaluable amistad.

A una innumerable cantidad de compañeros con quienes he compartido experiencias inolvidables en montañas, rios, cuevas y paredes de roca, especialmente a mis entrañables amigos Alejandro, Bicho, Marcelo y Paquito en quienes he encontrado un sentido profundo de la amistad y con los que he compartido numerosas expediciones, donde en ocasiones el miedo, pero principalmente la alegría nos han unido. A Alejandra, David, Eduardo, Emilio, Igmarr, Israel, Jaime, Laura, Memo, María, Porfirio, Sigfrido, Teodoro y muchos amigos con los que he tenido la oportunidad de compartir la adrenalina de escalar. A Rodrigo compañero en numerosas aventuras en bici de montaña.

A César por su disposición a participar siempre en distintas locuras. A Jorge que desde *JB*, es un hermano e increíble amigo. A Karina por su incondicional amistad. A Lupita que es un ser de mucha luz.

A las chicas de *PAM*, Alama, Carla, Claudia, Itzel y Selene, que junto con los niños de la calle, hemos vivido increíbles momentos.

A Archi y Alfa, Julio y familia, así como a Rocío con quien he pasado experiencias padrísimas en Filo. A Enrique López-Duplant por su confianza y amistad. A la familia Fonseca con quien siempre he tenido una hermosa relación.

Finalmente, por falta de espacio pero no menos importantes son todos aquellos con los que gratamente he convivido en varias materias, fiestas o algún otro espacio.

La actitud y comportamiento, son las cosas que pienso se transmiten y perduran en el ser humano. Siempre se puede elegir como se quiere perdurar.

ÍNDICE

RESUMEN	x
ABSTRACT	xii
1. INTRODUCCIÓN	1
1.1. La vida en los acantilados	1
1.1.1. Condiciones ambientales	3
1.1.2. Características de la vegetación	4
1.2. Diversidad y heterogeneidad	5
1.3. Diversidad en los acantilados	8
1.4. Objetivos	9
2. ÁREA DE ESTUDIO	10
3. MÉTODOS	12
3.1. Unidad de muestreo	12
3.2. Análisis de datos	15
3.2.1. Clasificación de los parches de vegetación	16
3.2.2. Diferenciación ambiental	16
3.2.3. Especialización	17
3.2.4. Variables biológicas	17
4. RESULTADOS	19
4.1. Descripción de los parches de vegetación	19
4.2. Diferenciación ambiental	22
4.3. Especialización	27
4.4. Variables biológicas	28

5. DISCUSIÓN	30
5.1. Diversidad regional y local en los acantilados	30
5.2. Los acantilados y otras comunidades vegetales sobre roca	31
5.3. Extremos de la diferenciación ambiental	32
5.4. Grupos de parches de vegetación con baja diferenciación ambiental	34
5.5. Especialización	37
5.6. Otros posibles determinantes de la riqueza de especies	38
5.7. Heterogeneidad y diversidad	39
6. CONCLUSIONES	40
LITERATURA CITADA	41
APÉNDICE	48

ÍNDICE DE FIGURAS

Figura 1. Heterogeneidad de un acantilado	2
Figura 2. Relación de la diferenciación y la especialización con la diversidad	7
Figura 3. Ubicación de Santiago Apoala, Oaxaca	10
Figura 4. Mosaico de parches de vegetación en la cara del acantilado	11
Figura 5. Variables ambientales registradas en los parches de vegetación	13
Figura 6. Comparación de parches de vegetación con diferente exposición del suelo y forma de la cavidad	15
Figura 7. Clasificación de parches de vegetación	20
Figura 8. Valores promedio de las variables ambientales	23
Figura 9. Riqueza de especies en cada grupo de parches de vegetación	27
Figura 10. Número de especies que se distribuyen en diferente número de grupos de parches de vegetación	28

ÍNDICE DE TABLAS

Tabla 1. Membresía predicha para los grupos de vegetación mediante el análisis de discriminantes	21
Tabla 2. Especies con mayor frecuencia en cada grupo de parches de vegetación	21
Tabla 3. Diferencias ambientales entre los grupos de parches de vegetación	25
Tabla 4. Membresía predicha para los grupos de parches de vegetación utilizando las variables ambientales	26
Tabla 5. Membresía predicha por las variables ambientales cuando se disminuye de ocho a tres grupos de parches de vegetación	26
Tabla 6. Residuos ajustados de Haberman para los atributos de las especies según su abundancia en diferentes grupos de parches de vegetación	29

1. INTRODUCCIÓN

1.1 La vida en los acantilados

El término acantilado se aplica a porciones de roca que sobresalen del suelo en forma gradual o súbita, formando un ángulo de 90° con respecto a la horizontal. No obstante, este ángulo puede ser menor siempre y cuando los objetos que son arrojados de lo alto del acantilado caigan libremente antes de golpear con el suelo (Larson *et al.*, 2000). La altura mínima para que una porción de roca sea considerada como acantilado se ha establecido en 5 m (Haig *et al.*, 2000; Graham y Knight, 2004). Debido a su difícil acceso, la vegetación de los acantilados es de las menos estudiadas de entre la que se desarrolla sobre roca (Larson *et al.*, 2000). Estas comunidades se han investigado principalmente sobre derrames volcánicos relativamente recientes (Titus y Tsuyuzaki, 2003; Santibáñez, 2005), en macizos de granito o inselbergs (Porembski y Barthlott, 2000b), y más escasamente en afloramientos de roca caliza (Pérez-García, 2002).

En general, un acantilado está integrado por una porción cuya pendiente es poco pronunciada e inmediata al suelo denominada basamento, seguida de una masa de roca que se eleva en sentido vertical llamada cara del acantilado. Ésta termina en una zona menos escarpada que se denomina cresta. Sobre la cara generalmente se presenta un relieve microtopográfico heterogéneo, integrado por la presencia de repisas, extraplomos (porciones de roca con una pendiente mayor a los 90°), grietas y oquedades (Figura 1; Larson *et al.*, 2000).

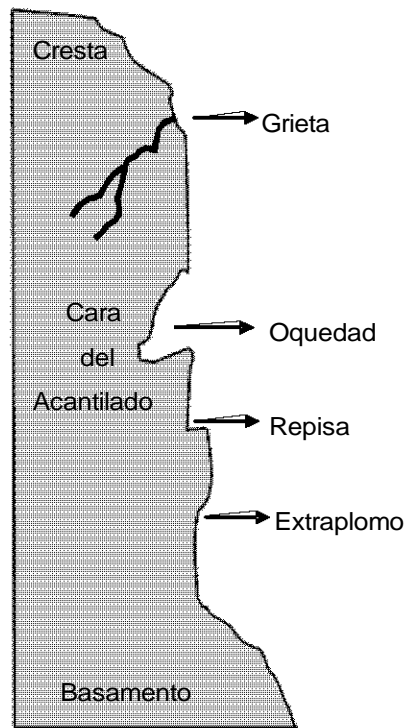


Figura 1. Heterogeneidad de un acantilado. Un acantilado está integrado por un basamento, una cara y una cresta, en las cuales a su vez se encuentran diferentes microambientes como son repisas, extraplomos, grietas y oquedades, entre otros (basado en Larson *et al.*, 2000).

A pesar de que los acantilados son vistos frecuentemente como sitios de transición o como límite para un determinado lugar, existen especies y asociaciones vegetales únicas que están restringidas a dichos sistemas (Javis, 1974; Cooper, 1997; Graham y Knight, 2004). Los acantilados son refugios para especies cuya distribución se ha reducido debido a cambios climáticos o disturbios de tipo antropogénico (Hepburn, 1943; Davis, 1951). Además, estos ambientes no suelen estar modificados por el hombre, lo que representa una oportunidad para la investigación ecológica (Larson *et al.*, 1989).

1.1.1 Condiciones ambientales

Debido a su fuerte pendiente, en los acantilados hay poca acumulación de suelo. Los ambientes donde predomina la roca desnuda tienen una limitada retención de agua y nutrientes, así como pocas posibilidades de anclaje para las plantas (Porembski y Barthlott, 2000a; Szarzynski, 2000). Esta última limitante es especialmente severa en los acantilados, ya que la gravedad tiende a desprender las plantas (Larson *et al.*, 2000). En estos sitios también aumenta la exposición al viento y disminuye la intercepción de precipitación, por lo que existe menor disponibilidad de agua y mayor desecación, dando lugar a condiciones ambientales estresantes tanto para el establecimiento como para el desarrollo de la vegetación (Hepburn, 1943; Oosting y Anderson, 1937).

La gran variedad de elementos microtopográficos presentes en la cara de los acantilados genera diferentes condiciones ambientales que disminuyen el estrés edáfico e hídrico característico de estos sistemas, con lo cual se facilita el establecimiento de la vegetación (Haig *et al.*, 2000; Larson *et al.*, 2000). Un ejemplo claro son las repisas, donde la escasa pendiente de la roca permite la retención de una considerable cantidad de suelo, y por consiguiente generan un ambiente con mayor capacidad para la acumulación de agua y minerales. La propia topografía de la roca propicia que algunas zonas se encuentren más sombreadas que otras, con la consiguiente disminución de la pérdida de humedad (Alves y Kolbek, 1993). Otro caso son las grandes fracturas sobre la roca que permiten a las raíces de arbustos y árboles tener acceso al agua acumulada en cavidades más profundas (Larson *et al.*, 2000). Lo anterior da lugar a que en los acantilados las plantas se distribuyan en parches bien delimitados.

1.1.2 Características de la vegetación

Las condiciones ambientales en las diferentes zonas de un acantilado imponen limitantes a las plantas que pueden crecer en ellos. Sobre la roca desnuda existen especies pioneras como líquenes y musgos (Osting y Anderson, 1937), mientras que sobre suelos muy someros existen plantas vasculares generalmente con forma de vida camefita y a menudo suculentas como aquellas pertenecientes a las familias Agavaceae, Bromeliaceae, Cactaceae y Orchidaceae (Luttge, 1997). La suculencia permite tolerar el estrés hídrico causado por la escasez de suelo (Larson *et al.*, 1989; Coates y Kirkpatrick, 1992). Por el contrario, microambientes más sombreados como grietas y oquedades, o bien las porciones horizontales del acantilado tales como las repisas, albergan especies con ciclos de vida anuales y fanerofitas carentes de adaptaciones para desarrollarse en las zonas más expuestas (Jackson y Sheldon, 1949; Escudero, 1996).

Respecto a la relación entre el tipo de dispersión y la composición de la vegetación en los acantilados no se han realizado estudios. Sin embargo, Booth y Larson (1998) han encontrado que las diásporas de varias especies no encuentran condiciones ambientales que permitan su germinación o establecimiento. Como resultado, muchas especies parecen recurrir a la propagación clonal para perpetuarse (Pérez-García y Meave, 2004).

Así pues, tanto las condiciones ambientales como las especies vegetales cambian fuertemente en los diferentes microambientes del acantilado. El estudio de esta heterogeneidad parece entonces indispensable para comprender el fenómeno de la diversidad biológica en las paredes rocosas del mundo (Larson *et al.*, 1989; Escudero, 1996).

1.2 Diversidad y heterogeneidad

Los ecólogos han descubierto que el número de especies presentes en una localidad depende de su latitud (Latham y Ricklefs, 1993), clima (Currie, 1991), historia evolutiva (Pianka, 1966), productividad (Tilman y Pacala, 1993), heterogeneidad del hábitat, disturbio (Connell y Orias, 1964), tamaño y distancia de islas (MacArthur y Wilson, 1967), entre otros. Sin embargo es difícil precisar cuál de estos factores es el más importante en la regulación de la riqueza de especies (Hawkins *et al.*, 2003). No obstante, es ampliamente aceptado que la heterogeneidad espacial es un factor importante en el mantenimiento de la diversidad en las comunidades (McLaughlin y Roughgarden, 1993). El incremento de la diversidad producto de la heterogeneidad espacial se puede observar a distintas escalas. Por ejemplo, se puede encontrar esta relación a una escala global como la que se presenta al dirigirse de los polos hacia los trópicos donde existe un incremento general en la diversidad de especies quizá como resultado de una mayor complejidad del ambiente (Krebs, 1978; aunque hay otros factores además de la heterogeneidad que pudieran ser responsables de este patrón, como lo discute Rohde, 1992). En el otro extremo, a escala local se ha encontrado, por ejemplo, que en distintas profundidades del suelo acumulado sobre la roca desnuda se encuentran diferentes tipos de vegetación (Madeline *et al.*, 1964).

La heterogeneidad ambiental es la variación espacial y/o temporal en recursos o factores. Ambas formas de variación pueden presentarse juntas o de manera independiente (Wilson, 2000). De acuerdo con su origen, la heterogeneidad ambiental puede ser tanto de tipo abiótico como biótico. La primera consiste en la variación en factores como topografía, pendiente, orientación, temperatura diaria, precipitación y las partículas del substrato, mientras que la segunda es causada por los organismos (Wilson, 2000). La heterogeneidad espacial resulta tanto de la variación intrínseca del ambiente abiótico, como de las

interacciones entre la distribución espacial de los diferentes ambientes y la respuesta diferencial de los organismos a éstos (Gurevitch *et al.*, 2002).

La relación entre diversidad y heterogeneidad se ha explicado por dos mecanismos. En primer lugar, la heterogeneidad incrementa el intervalo de condiciones ambientales que hay en un sitio, permitiendo el ingreso de especies que tienen diferentes requerimientos. En segundo lugar, la teoría de la competencia ha señalado que la heterogeneidad espacial puede promover la coexistencia si las especies ocupan diferencialmente la variación ambiental, disminuyendo de esta manera la competencia interespecífica. Esto impide que una sola especie agote los recursos disponibles en el ambiente y que lleve a la extinción a las demás especies. Al no ocurrir este fenómeno, conocido como exclusión competitiva, es posible un incremento en la diversidad de la comunidad (Gurevitch *et al.*, 2002).

La heterogeneidad espacial puede ser utilizada por las especies de manera diferencial, e incluso les permite especializarse en la explotación de sitios con condiciones específicas. Así, podemos reconocer dos fenómenos diferentes relacionados con la heterogeneidad: la diferenciación, la cual se presenta cuando distintas especies ocupan ambientes diferentes, mientras que la especialización se presenta cuando las especies ocupan sólo unos pocos de los ambientes disponibles (Figura 2). Entonces, entre más diferenciadas y especializadas se encuentren las especies dentro de una comunidad, la competencia interespecífica deberá ser menor, ya que los organismos ocupan distintos espacios. Esto se ejemplifica en la figura 2, donde se puede apreciar cómo, al disminuir la heterogeneidad espacial eliminando ambientes en cada uno de los escenarios, la diversidad de especies disminuye más fuerte y consistentemente en el escenario donde las especies están más diferenciadas y especializadas. Por el contrario, en el escenario donde no existe

diferenciación y especialización la diversidad de especies no se ve afectada por la pérdida de heterogeneidad.

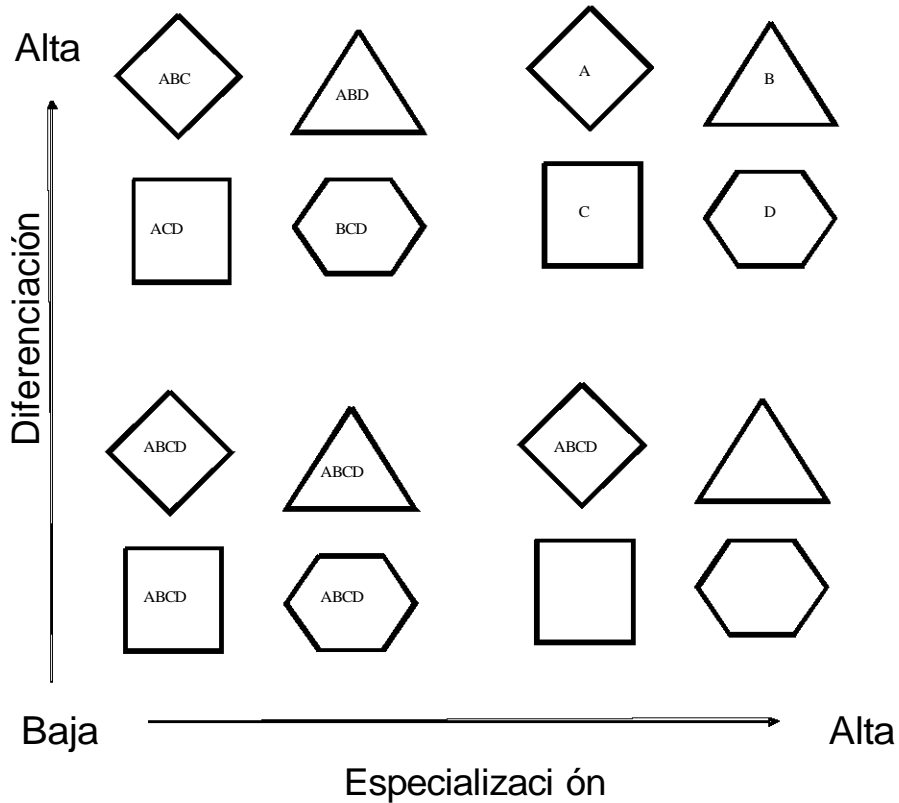


Figura 2. Relación de la diferenciación y la especialización con la diversidad. En este esquema, las figuras geométricas representan diferentes tipos de ambientes como podrían ser repisas, oquedades o fracturas. Cada letra representa una distinta especie. Se muestran cuatro escenarios con diferentes niveles de diferenciación y especialización. Cuando estos niveles son altos la separación de los nichos es máxima dando lugar a la coexistencia de especies, y existe una relación uno a uno entre la diversidad y la heterogeneidad.

1.3 Diversidad en los acantilados

La mayor variación biológica en los acantilados se presenta a lo largo del gradiente que existe entre el basamento, la cara y la cresta de los acantilados. Generalmente la mayor riqueza se presenta en la cresta seguida del basamento, y el menor número de especies se presenta en la cara de éstos (Larson *et al.*, 1989).

Desde la primera mitad del siglo pasado (Osting y Anderson, 1937) se ha señalado que en la cara de los acantilados existen condiciones particulares que permiten la presencia de una amplia diversidad de especies vegetales. Esto abre la posibilidad de que las plantas presenten diferenciación y/o especialización respecto a las heterogeneidades físicas sobre la roca desnuda. La relación entre las condiciones ambientales y la diversidad vegetal sólo ha sido examinada cuantitativamente en dos estudios (Coates y Kirkpatrick, 1992; Escudero, 1996), donde se ha encontrado que diferentes plantas crecen en diferentes microambientes. Esto implica que existe cierta diferenciación y quizá especialización, pero no se ha examinado si ambos fenómenos están presentándose o en qué grado (Coates y Kirkpatrick, 1992; Nuzzo, 1996; Escudero, 1996).

Por otra parte, la mayor parte de la investigación sobre la diversidad en los acantilados se ha desarrollado principalmente en las zonas templadas de Australia, en Europa y en Norteamérica. Sin embargo, el fenómeno de la diversidad biológica en estas regiones es muy diferente del encontrado en los trópicos, donde se encuentran los países con mayor diversidad florística, como Brasil, Colombia y México (Terradas, 2001). De éstos, México destaca por ser uno de los territorios cuya superficie se encuentra entre las más accidentadas de la Tierra, por lo que alberga numerosos acantilados (Rzedowski, 1981).

El estudio de los acantilados en zonas tropicales puede ayudarnos a entender los factores que permiten la coexistencia de las especies en estos sistemas biológicos poco o nada estudiados.

RESUMEN

Los acantilados son sitios que albergan tanto especies restringidas a este tipo de geomorfología como especies provenientes de la vegetación circundante. La variación en la topografía de la roca genera diferentes condiciones ambientales, lo que se ha sugerido influye en la conformación de un mosaico de vegetación en la cara del acantilado. Por ello, para comprender los mecanismos que permiten la coexistencia de especies vegetales en los acantilados, es importante determinar si en su distribución se observa diferenciación (cuando distintas especies ocupan ambientes diferentes) y especialización (cuando las especies ocupan sólo unos cuantos de los ambientes disponibles) relacionadas con la heterogeneidad ambiental. Esta relación aún no ha sido abordada de manera cuantitativa. En este trabajo se determinó si la heterogeneidad espacial tiene un efecto positivo en la diversidad de plantas vasculares en la cara de un acantilado a través de la diferenciación y la especialización, y se exploró si los atributos particulares de las especies determinan el tipo de microambiente en el que se encuentran.

Este estudio se realizó en un acantilado en Apoala, Oaxaca, donde se establecieron cinco transectos verticales de la base a la cresta del mismo. Se registraron las especies presentes y se tomaron datos de la microtopografía y del suelo en todos los parches de vegetación (PV) en los transectos. Se realizó un análisis de clasificación, a partir del cual se obtuvieron ocho grupos de parches de vegetación (GPV). Se comprobó mediante un análisis de discriminantes que el 94.4% de los PV se encuentran bien clasificados en estos ocho GPV.

Comparando las variables ambientales de los GPV se encontró que los GPV A y H difirieron entre ellos en todas las variables, representando los extremos en los cuales las condiciones ambientales fueron más contrastantes. Los GPV ubicados entre los GPV A Y H, presentaron sólo algunas diferencias entre ellos. A partir de un modelo nulo se determinó que la distribución de las especies no es aleatoria, y que varias especies se presentaron en pocos microambientes, mientras que sólo una se presentó en todos. Esto implica la presencia de varias

especies especialistas, pero apenas una generalista. Finalmente se determinó que en varios de los GPV existe una mayor abundancia que la esperada al azar de especies con atributos particulares.

Los resultados mostraron la presencia de diferenciación ambiental entre las especies que integraron a los PV, existiendo una fuerte diferenciación florística en aquellos que se presentaron en las condiciones ambientales más contrastantes. Entre estos extremos, las diferencias ambientales fueron menos perceptibles, conformando un gradiente entre ambientes áridos y húmedos. Se encontró que había especialización, aparentemente relacionada con especies que estaban restringidas a los microambientes menos estresantes. La diferenciación ambiental estuvo asociada a los atributos de las especies. La succulencia, la talla pequeña y la dispersión anemócora parecen conferirle a ciertas especies la capacidad de habitar los microambientes más áridos. Los resultados muestran que la variación topográfica y del suelo influye de manera importante en la composición de cada uno de los PV, generando distintos microambientes en los cuales especies con diferentes características están diferenciadas y especializadas. De esta manera la heterogeneidad espacial promueve la diversidad de plantas vasculares en la cara del acantilado.

ABSTRACT

Cliffs are inhabited by species that are restricted to them as well as by others that inhabit the surrounding vegetation. The patchy vegetation in these environments has been suggested to be caused by the rock's topographic variation, which results in a mosaic of different environmental conditions. Thus, in order to understand the mechanisms that allow the coexistence of plant species on cliffs, it is important to determine whether their distribution presents differentiation (if different species occur under different conditions) and specialization (if species are found only in a subset of the different environments found on the cliff) related to environmental heterogeneity. This relationship has not yet been quantitatively described. In this study it was determined whether the spatial heterogeneity has a positive impact on diversity through differentiation and specialization, and if the attributes of each species determine the type of environment where they occur.

This study was conducted on a cliff in Apoala, Oaxaca, where five vertical transects encompassing the entire cliff's face were randomly placed. In every vegetation patch (VP) along the transects, I recorded the species present, as well as the microtopographic and soil characteristics. Through a classification analysis I recognized eight vegetation patch groups (VPG). A discriminant analysis showed that 94.4% of the VPs were correctly classified.

By comparing the environmental variables of the VPGs, I found that VPGs A and H differed among them in every variable, representing the two extremes in which the environment is most contrasting. The VPGs found between them showed only some differences among them. From a null model it was determined that species distribution is not random, and that several species occurred in only a few microenvironments, while only one was found in all of them. This means that there were several specialists but only one generalist. Finally, it was found that in each GPV there was a larger than expected abundance of species with certain attributes.

The results showed the presence of environmental differentiation among species, and that there was a strong floristic differentiation among the patches having the most contrasting conditions. Between these extremes, the differences became more tenuous, representing a gradient of arid to mesic patches. I found that there was specialization, apparently as a result of some species being restricted to the less stressful environments. Environmental differentiation was associated to species attributes. Succulence, small size and anemochorous dispersal seem to confer species with the aptitude to colonize the more arid sites. The results show that topographic and soil variation affect importantly the composition of each VP, generating different microenvironments into which species with different attributes are differentiated and specialized. Thus, spatial heterogeneity was found to promote vascular plant diversity on the cliff's face.

1.4 Objetivos

Este estudio se centró en determinar si la heterogeneidad espacial tiene un efecto positivo en la diversidad de plantas vasculares en la cara de un acantilado a través de la diferenciación y especialización. La contribución de estos dos fenómenos a la diversidad en ambientes heterogéneos no ha sido estudiada explícitamente en el pasado. También exploramos si el ambiente en el que las diferentes especies se encuentran está relacionado con atributos de las mismas tales como su forma de vida, la presencia de succulencia y síndrome de dispersión.

2. ÁREA DE ESTUDIO

El presente estudio se realizó en un acantilado ubicado a 1 km al este del poblado de Santiago Apoala ($17^{\circ} 38' N$, $97^{\circ} 08' O$), a 1950 m s.n.m. en el noroeste del estado de Oaxaca, dentro de la subprovincia fisiográfica Montañas y Valles del Occidente de Oaxaca (Ortiz-Pérez *et al.*, 2004. Figura 3). Este acantilado forma parte del cañón que corre paralelo al río Apoala, tiene una exposición sureste, una altura promedio de 85 m y está constituido por un macizo de roca caliza.

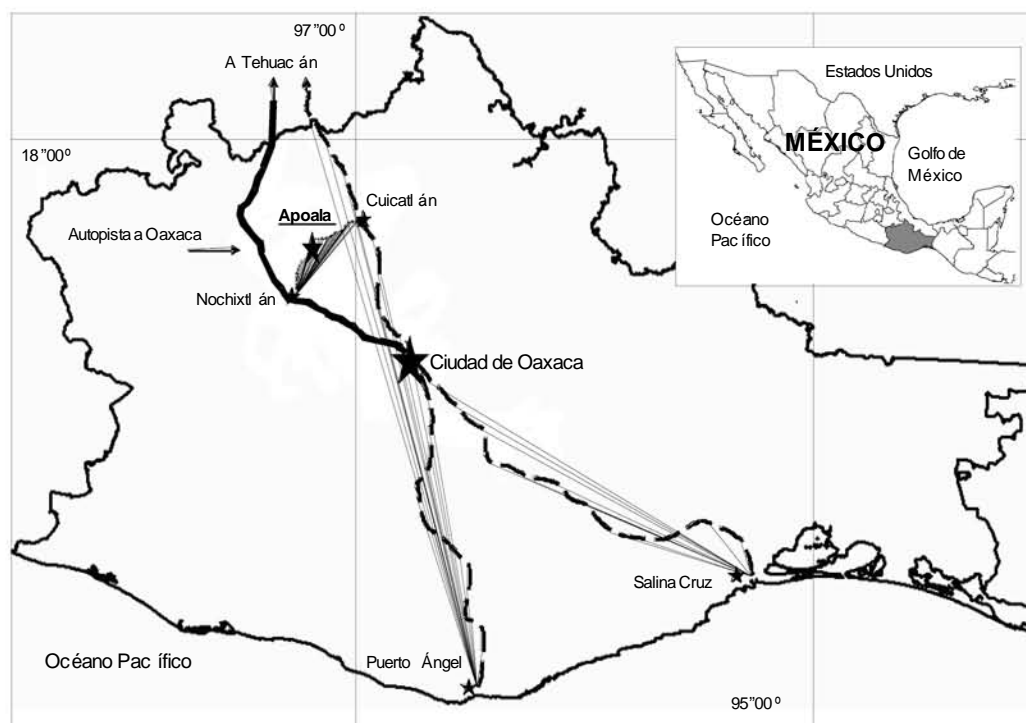


Figura 3. Ubicación de Santiago Apoala, Oaxaca.

La precipitación media anual en Apoala es de 682.5 mm y la temperatura media anual es de $16.4^{\circ}C$ (Servicio Meteorológico Nacional s/f). El Clima en esta zona es de tipo

templado subhúmedo con lluvias en verano, y es el más seco de los subhúmedos (Cw₀; García, 1988).

En la cresta del acantilado existe una flora arbórea integrada principalmente por las especies *Cedrela dugesi*, *Pistacia mexicana* y *Ptelea trifoliata*. Sobre la cresta existe una planicie donde se desarrolla un bosque de encinos, mientras que en el pie de monte la vegetación está integrada principalmente por elementos afines a la selva baja caducifolia. La vegetación en la cara del acantilado se distribuye principalmente sobre grietas, repisas y oquedades inmersas en una matriz de roca desnuda. Dicha vegetación es predominantemente herbácea aunque también existen algunos arbustos y árboles aislados (Figura 4).



Figura 4. Mosaico de parches de vegetación presentes en la cara del acantilado. Como referencia de tamaño puede verse al autor en el tercio inferior de la foto.

MÉTODOS

3.1 Unidad de muestreo

La unidad de muestreo se denominó como parche de vegetación (PV), el cual definimos como espacio generalmente cóncavo con plantas rodeado por la roca desnuda que conforma la cara del acantilado, tal como los son grietas, repisas y agujeros.

Se muestrearon los PV ubicados a lo largo de cinco transectos verticales. En cada PV se tomaron datos ambientales referentes a características de la cavidad y del suelo acumulado, y se registraron las especies presentes. A partir de la consulta de diversas fuentes bibliográficas (Rzedowski y Rzedowski, 1979; Campos *et al.*, 1992; Davidse *et al.*, 1995) se determinó la identidad taxonómica de cada especie, así como los atributos biológicos correspondientes a cada una. Dichos atributos fueron la forma de vida, presencia de suculencia y tipo de síndrome de dispersión. Las categorías utilizadas para la forma de vida fueron fanerofita, camefita, criptofita, hemicriptofita o terofita de acuerdo a la clasificación de Raunkiaer. Para la suculencia se determinó si esta se presenta en hojas, tallo, raíz o está ausente. Las especies se clasificaron como zoócoras, anemócoras o barócoras a partir de las características de sus diásporas siguiendo los criterios de Van der Pijil (1982).

En la cara de los acantilados la vegetación está sujeta a limitaciones edáficas e hídricas. Debido a ello prestamos más atención a las características del PV que pueden atenuar estas condiciones estresantes, tales como la exposición, área, pendiente y profundidad del suelo, así como la apertura de la cavidad y posición de la misma. Las cavidades más grandes permiten acumular una mayor cantidad de suelo, con lo que aumenta la superficie disponible para el arribo y establecimiento de plantas. Por otro lado,

la mayor retención de humedad puede presentarse, en suelos profundos, con pendientes poco pronunciadas, en cavidades cerradas o poco expuestas. Las zonas más bajas en la cara del acantilado reciben menos insolación que las zonas más altas y pueden tener acceso a agua de percolación, por lo que probablemente son más húmedas (Larson *et al.*, 2000).

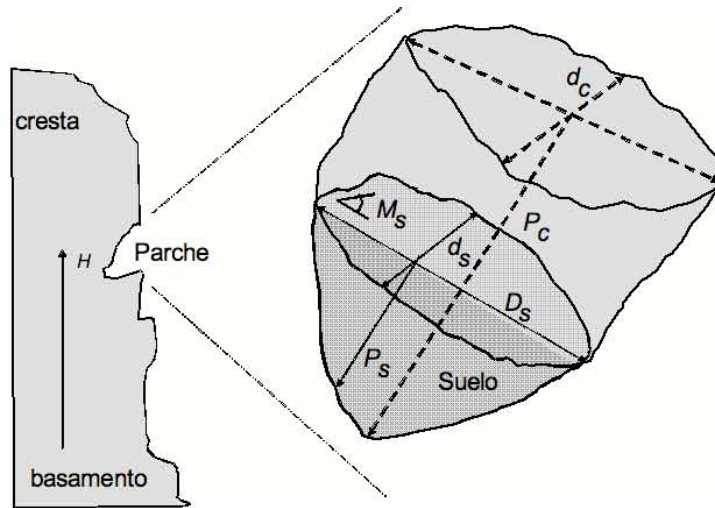


Figura 5. Variables ambientales registradas en los parches de vegetación. Los siguientes datos ambientales se tomaron para cualquier tipo de microtopografía, como pueden ser grietas, repisas u oquedades: H : posición del parche en la cara del acantilado; D_c : diámetro mayor y d_c : diámetro menor de la cavidad; D_s : diámetro mayor y d_s : diámetro menor del suelo en la cavidad; P_c : profundidad de la cavidad; P_s : profundidad del suelo en la cavidad; M_s : pendiente del suelo en la cavidad.

Para describir cada PV en dichos términos, se tomaron en cada uno datos de diámetro mayor y menor y profundidad de la cavidad rocosa, así como diámetro mayor, menor y profundidad del suelo acumulado. La profundidad se midió enterrando en forma perpendicular a la superficie del suelo una varilla de acero. La pendiente del suelo en la cavidad se midió en grados con respecto a la horizontal utilizando un clisímetro. La posición del PV se registró respecto a la zona más baja de la cara del acantilado (Figura 5).

El área del suelo en la cavidad (A_s) se obtuvo suponiendo que la forma del parche es semejante a una elipse:

$$A_s = \frac{\pi D_s d_s}{4} \quad (1)$$

donde D_s = diámetro mayor del suelo en la cavidad y d_s = diámetro menor del suelo en la cavidad.

La exposición del suelo (E) se refiere a qué tan expuesto o protegido de la desecación por sol o viento se encuentra el suelo presente en una cavidad. El suelo que está al fondo de una cavidad estará menos expuesto con relación a aquel que se asoma a la superficie de la misma (Figura 6a). Esto se midió mediante la división del volumen de suelo en la cavidad entre el volumen total de ésta:

$$E = \frac{D_s d_s P_s}{D_c d_c P_c} \quad (2)$$

donde P_s = profundidad del suelo en la cavidad, D_c y d_c son los diámetros mayor y menor de la cavidad, y P_c es la profundidad de la misma. Entre mayor sea el resultado de la división, el suelo acumulado en la cavidad del PV estará más expuesto a la desecación.

La forma de la cavidad (F) indica si la apertura de ésta es abierta o cerrada (Figura 6b). Esta variable se obtuvo mediante la división del área de la cavidad entre la profundidad de la misma

$$F = \frac{\pi D_c d_c}{4 P_c} \quad (3)$$

Entre menor sea el resultado de esta división, la forma de esta cavidad será más cerrada brindando mayor protección contra la pérdida de agua por evaporación.

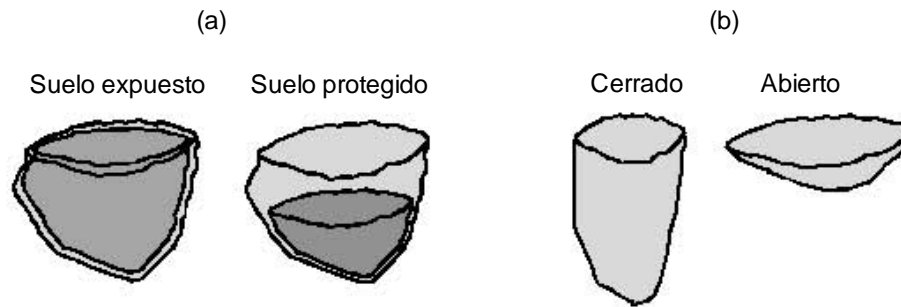


Figura 6. Comparación de parches de vegetación con diferente (a) exposición del suelo y (b) forma de la cavidad. En gris claro se muestra la roca y en oscuro el suelo.

3.2 Análisis de datos

Para determinar la presencia de diferenciación y especialización ambiental en las especies que habitan los PV, clasificamos primero a la vegetación presente en los PV muestreados para obtener grupos de parches de vegetación (GPV) con similar composición específica. Posteriormente evaluamos si los GPV presentaban diferencias en las características ambientales de los sitios donde se encuentran. De esta manera, si los GPV difirieran en composición específica y en las variables ambientales, entonces se puede suponer que sus especies presentan diferenciación ambiental. También se construyó un modelo nulo en donde se comparó el número de especies que se distribuyen en diferente número de GPV con lo que se podría esperar si las especies se distribuyeran al azar. En este modelo si las especies se distribuyen en menos GPV de los esperados al azar estarán más especializadas mientras que si se distribuyen en todos o casi todos los GPV, estas especies estarán menos especializadas siendo más generalistas.

Finalmente, para establecer si existen atributos de las especies que les permiten habitar de manera diferencial ciertos ambientes, se determinó cuál o cuáles de los atributos de las especies son los que dominan en cada GPV.

3.2.1 Clasificación de los parches de vegetación

El método de clasificación utilizado fue el método de Ward empleando distancias euclidianas. Para correr el análisis se construyó una matriz con los datos de presencia y ausencia de las especies ubicadas en cada uno de los 339 PV que se muestrearon. Solamente se consideraron para el análisis las especies cuya frecuencia fue ≥ 2 individuos. Para este análisis se utilizó el programa MVSP versión 3.1. (Kovach, 1998). Para confirmar la confiabilidad de la clasificación y del número de grupos formados, se realizó un análisis de discriminantes empleando las especies en SPSS versión 10.0 (SPSS 1999).

3.2.2 Diferenciación ambiental

Para establecer si existe diferenciación ambiental entre las especies que conforman la vegetación de los parches en la cara del acantilado se determinó si entre los GPV obtenidos a partir del análisis de clasificación existen diferencias significativas entre las seis variables definidas previamente (Área, profundidad, pendiente y exposición del suelo, así como forma y posición de la cavidad). A partir de pruebas de Kruskal-Wallis se determinó si había diferencias significativas en cada una de las variables entre GPV. En las variables que presentaron diferencias significativas se realizó un análisis pareado mediante la prueba de Mann-Whitney para determinar qué pares de GPV difirieron significativamente entre sí. Ya que se hicieron numerosas comparaciones se aplicó la corrección de Bonferroni. Debido a que el empleo previo de una prueba de Kruskal-Wallis garantiza que el valor global de α es menor a 0.05, ésta es una aproximación conservadora. Por lo tanto, se muestran los resultados de las pruebas con y sin la corrección mencionada.

Como una segunda prueba para evaluar la diferenciación se hizo un análisis de discriminantes empleando las variables ambientales con la finalidad de evaluar si éstas

permiten separar adecuadamente los GPV. En tal caso los GPV se distribuirían consistentemente en ambientes diferentes. El paquete de cómputo utilizado para estos análisis fue el SPSS versión 10.0 (SPSS 1999).

3.2.3 Especialización

Para determinar si existe especialización en las especies presentes en los PV se determinó el número de especies que se distribuyen en diferente número de GPV, lo cual se comparó con lo que se podría esperar si las especies se distribuyeran al azar. Para obtener la distribución al azar de las especies se construyó un modelo nulo. Para ello se mantuvo constante la probabilidad de que un individuo dispersándose al azar caiga en cada uno de los GPV. Esta probabilidad se calculó a partir de la frecuencia de PV que integraron a cada GPV. También se mantuvo constante el número total de individuos de cada especie, los cuales se sortearon doscientas veces entre los GPV obteniendo el número de GPV en los cuales cada especie estaba presente en cada sorteo, y se obtuvo la media de estos doscientos sorteos. A partir de la distribución de frecuencias generada por el modelo se obtuvo el intervalo de confianza de dicha media, a partir del cual podemos asegurar que los datos observados fuera de este intervalo tienen el 95% de probabilidad de no deberse al azar.

3.2.4 Variables biológicas

Para establecer si las especies que colonizan distintos tipos de PV difieren en términos de sus características biológicas, se tomaron en cuenta aquellas que pueden ser adaptativas en los acantilados, tales como forma de vida (fanerofita, camefita, criptofita, hemicriptofita o terofita) y órganos con succulencia (hojas, tallo, raíz o ninguno). Otro aspecto que también puede determinar la presencia de ciertas especies en algún tipo de parche es la capacidad

que las diásporas de una especie tengan para arribar o permanecer en parches con características ambientales distintas. Por tanto, se consideró el tipo de síndrome de dispersión (zoócora, anemócora o barócora).

Para determinar si existen diferencias en la frecuencia con la que se presentan individuos con dichos atributos en diferentes GPV se realizó una prueba de χ^2 de independencia. En las variables donde se encontraron diferencias significativas se determinó cuál o cuáles de estos atributos son los que se predominan o tienden a estar ausentes en cada GPV mediante un análisis de Residuos Ajustados de Haberman (Haberman, 1973).

4. RESULTADOS

4.1 Descripción de los parches de vegetación

Se muestrearon un total de 339 parches de vegetación (PV) en los cuales se registraron 64 especies de plantas vasculares, las cuales pertenecen a 40 familias. Muchas especies tuvieron una frecuencia menor a 5 individuos, por lo que la mayor abundancia se concentró en pocas especies. Las familias en donde se presentaron más especies fueron Asteraceae, Bromeliaceae, Cactaceae, Crassulaceae y Orchidaceae; las familias con mayor número de individuos fueron Bromeliaceae, Urticaceae, Crassulaceae, Asteraceae y Cactaceae.

Considerando el análisis de clasificación se reconoció la formación de ocho grupos de parches de vegetación (GPV) similares en su composición específica. Éstos se obtuvieron empleando una distancia euclidiana de trece en el dendrograma (Figura 7) El análisis de discriminantes mostró que de acuerdo a la presencia o ausencia de especies el 94.4% de los PV se encuentran bien clasificados en estos ocho GPV (Tabla 1).

La especie con mayor frecuencia fue *Tillandsia fasciculata*, la cual se presentó principalmente en el GPV A. Los GPV B y C comparten esta especie y sólo difirieron esencialmente por la presencia de *Echeveria pulvinata* en el primero y *Pilea microphylla* en segundo. Los GPV D y E, además de las últimas dos especies, se caracterizaron por *Mammillaria polyedra* (D) y *Oxalis tetraphylla* (E). En los GPV F y H fueron donde se presentaron los mayores números de especies con una frecuencia menor a 5 individuos. Éstos comparten la presencia de *Zapoteca portoricensis* pero difirieron en la presencia de *Echeandia durangensis*, *Peniocereus serpens*, *Commelina coelestis* y *Senecio praecox* en el GPV H, y *Malvaviscus lanceolatus*, *Agave chiapensis*, *Agave ghiesbreghtii*, *Tillandsia* sp. *Berberis hartwegii*, *Vitis* sp., *Boerhavia* sp. en el GPV F (Tabla 2).

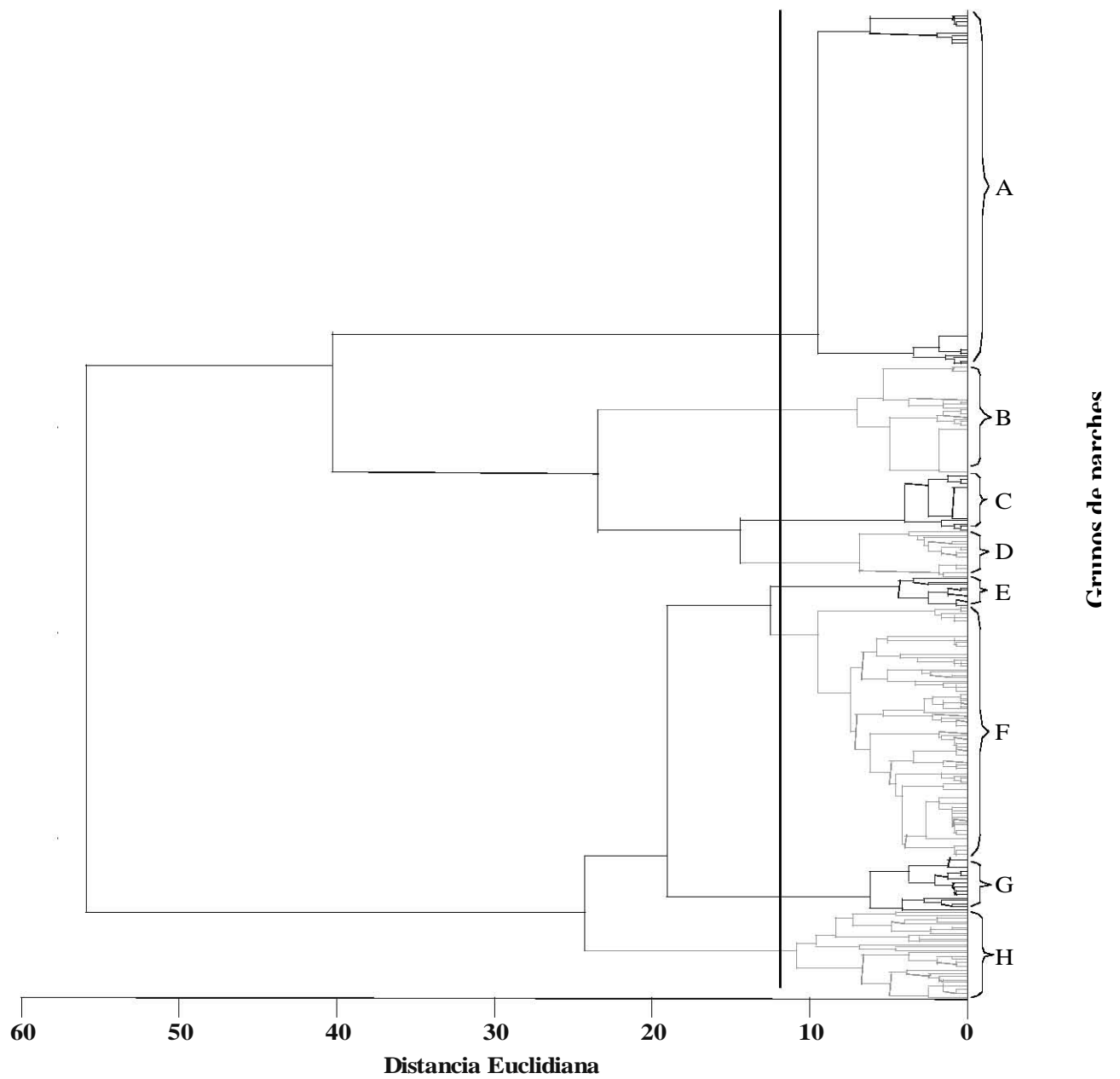


Figura 7. Clasificación de los parches de vegetación. Utilizando el método de Ward con datos de presencia o ausencia de especies se reconoció la formación de ocho grupos de parches de vegetación a una distancia de euclidiana de trece.

Tabla 1 Membresía predicha para los grupos de parches de vegetación mediante el análisis de discriminantes. El porcentaje de PV de cada GPV que fueron correctamente clasificados mediante el método de Ward (grupo original) se señala subrayado.

Grupo original	Membresía predicha para los grupos							
	A	B	C	D	E	F	G	H
A	<u>95</u>	3.3	0.8			0.8		
B	2.7	<u>97.3</u>						
C			<u>100</u>	0				
D				<u>100</u>				
E					<u>100</u>			
F	3.5		4.7			<u>90.7</u>	1.2	
G						5.3	<u>94.7</u>	
H		3.3			3.3		3.3	<u>90</u>

Tabla 2. Especies con mayor frecuencia en cada grupo de parches de vegetación. Sólo se muestran las especies con frecuencia mayor o igual a cinco individuos presentes.

Especies	Grupo de Parches de Vegetación							
	A	B	C	D	E	F	G	H
<i>Tillandsia fasciculata</i>	120	20	21			7	8	6
<i>Echeveria pulvinata</i>		35		17				
<i>Pilea microphylla</i>			20	17	40	11		9
<i>Mammillaria polyedra</i>				5			18	
<i>Oxalis tetraphylla</i>					11			
<i>Agave ghiesbreghtii</i>						9	8	
<i>Echandia durangensis</i>								14
<i>Peniocereus serpentinus</i>								10
<i>Commelina coelestis</i>								21
<i>Senecio praecox</i>								9
<i>Zapoteca portoricensis</i>						8		5
<i>Malva viscus lanceolatus</i>						9		
<i>Agave chiapensis</i>						13		
<i>Tillandsia sp.</i>						12		
<i>Berberis Hartwegii</i>						6		
<i>Vitis sp.</i>						6		
<i>Boerhavia sp.</i>						7		
<i>Cheilanthes crassifolia</i>						5		
<i>Eupatorium nelsonii</i>						5		

4.2 Diferenciación ambiental

Los resultados de las pruebas de Kruskal-Wallis mostraron que entre los GPV existen diferencias significativas en todas las variables analizadas, como área del suelo ($\chi^2 = 135.92$, $P < 0.001$), pendiente del suelo ($\chi^2 = 120.02$, $P < 0.001$), profundidad del suelo ($\chi^2 = 139.31$, $P < 0.001$), exposición del suelo ($\chi^2 = 21.82$, $P = 0.003$), forma de la cavidad ($\chi^2 = 101.39$, $P < 0.001$) y posición de la cavidad ($\chi^2 = 20.09$, $P = 0.005$).

De acuerdo con los resultados de la prueba de Mann-Whitney, y aplicando la corrección de Bonferroni, en las variables área y profundidad de suelo los GPV A y H difirieron significativamente de casi todos los demás GPV. En el primero se presentaron los valores menores de área y profundidad del suelo. En las variables pendiente de suelo y forma de la cavidad el valor más alto se observó en el GPV A, el cual únicamente no difirió del GPV C (Figura 8c, d). La forma de la cavidad más cerrada se observó en los GPV E y H, los cuales difirieron significativamente de la mayoría de los GPV (Figura 8d). En las variables exposición de suelo y posición del parche fue donde se encontraron menos diferencias significativas entre los GPV (Figura 8e, f). En cuanto a la exposición del suelo, ésta presentó su mayor valor en el GPV A, el cual difirió significativamente de casi todos los demás GPV, los valores de la exposición del suelo que fueron significativamente menores se presentaron en los GPV D, E, F y H (Figura 8e). Respecto a la posición del parche, los GPV A y G se ubicaron en zonas significativamente más altas que los GPV D y H (Figura 8f).

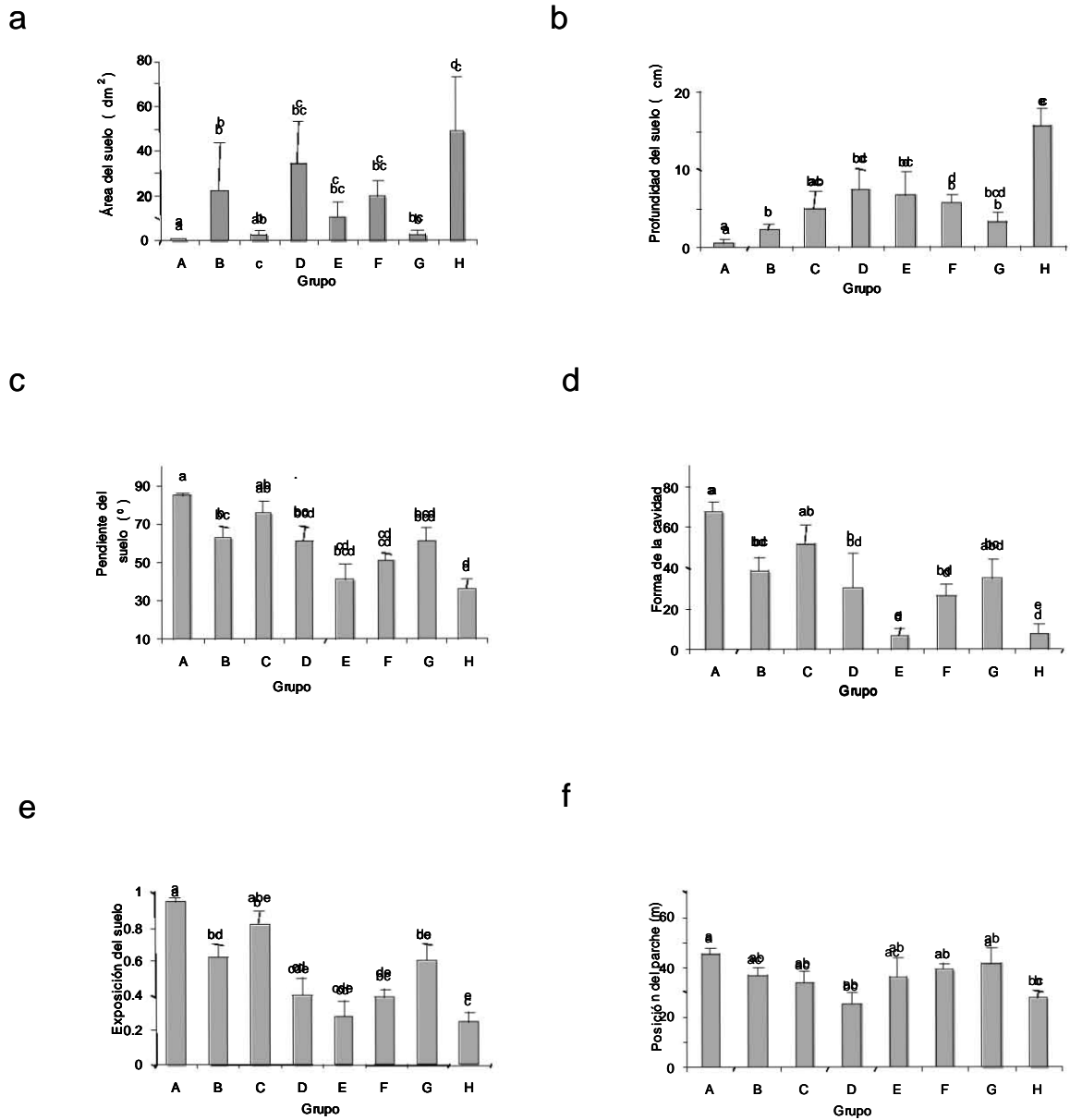


Figura 8. Valores promedio de las variables ambientales. (a) área; (b) profundidad y; (c) pendiente del suelo; (d) forma de la cavidad; (e) exposición del suelo y; (f) posición del parche. Se muestra el error estándar. La misma letra sobre las barras señala que no hubo diferencias significativas de acuerdo con la prueba de Mann-Whitney con $\alpha = 0.0018$ obtenida tras la corrección de Bonferroni.

De acuerdo con los resultados de la prueba de Mann-Whitney, y si no se aplica la corrección de Bonferroni, existieron diferencias significativas entre casi todos los GPV en al menos alguna de las variables ambientales. De esta manera los GPV que entre ellos no difirieron fueron el GPV B de los GPV C, y G y el GPV F del GPV D (Tabla 3). De los ocho GPV comparados entre sí, en el GPV A se presentaron los valores más extremos y se encontró un mayor número de diferencias significativas entre las variables ambientales con respecto a los otros GPV. Así, presentó la menor área, profundidad, mayor exposición y pendiente, y la cavidad más abierta de todos los grupos. El siguiente GPV con mayor número de diferencias significativas y valores extremos fue el GPV H, donde se observaron valores opuestos a los presentes en el GPV A. Así en el grupo H se encontró la mayor área, y profundidad de suelo, menor exposición, pendiente, así como la forma de la cavidad más cerrada de todos los GPV.

Después de realizar el Ajuste de Bonferroni se encontró que los GPV A y H difieren entre ellos en todas las variables. Sin embargo los GPV ubicados entre los GPV A Y H presentaron pocas diferencias significativas entre ellos, por lo que representan condiciones intermedias no claramente discernibles (Tabla 3).

Tabla 3. Diferencias ambientales entre los grupos de parches de vegetación. Se indican con letras las variables ambientales que difirieron significativamente entre grupos según los resultados de la prueba de Mann-Whitney. Se indica con letras mayúsculas que la variable del grupo correspondiente a la columna es significativamente mayor que la misma variable del grupo comparado en el renglón. La letra que corresponde a cada variable ambiental es (A) área de suelo en la cavidad, (M) pendiente del suelo en la cavidad, (P) profundidad del suelo en la cavidad, (E) exposición del suelo en la cavidad, (F) forma de la cavidad y (H) posición del parche. Las letras subrayadas muestran las variables significativas después del Ajuste de Bonferroni

	B	C	D	E	F	G	H
A	<u>A</u> <u>M</u> <u>P</u> <u>E</u> <u>f</u> ·	A · P e · ·	<u>A</u> <u>M</u> <u>P</u> <u>e</u> <u>F</u> <u>H</u>	<u>A</u> <u>M</u> <u>P</u> <u>e</u> <u>F</u> ·	<u>A</u> <u>m</u> <u>P</u> <u>e</u> <u>F</u> ·	<u>A</u> <u>m</u> <u>P</u> <u>e</u> <u>f</u> ·	<u>A</u> <u>M</u> <u>P</u> <u>e</u> <u>F</u> <u>H</u>
B		· · · · ·	A · P · · ·	a <u>M</u> <u>P</u> · <u>F</u> ·	a <u>m</u> <u>P</u> e · ·	· · · · ·	<u>A</u> <u>M</u> <u>P</u> <u>e</u> <u>F</u> ·
C			A · · <u>E</u> <u>F</u> ·	<u>A</u> <u>M</u> <u>P</u> <u>e</u> <u>F</u> ·	<u>A</u> <u>m</u> <u>P</u> e <u>E</u> ·	· m · · · ·	<u>A</u> <u>M</u> <u>P</u> <u>e</u> <u>E</u> ·
D				· · · · <u>F</u> ·	· · · · ·	· · · · · <u>H</u>	<u>A</u> <u>M</u> <u>P</u> · <u>F</u> ·
E					· · · · <u>F</u> ·	· · · · <u>F</u> ·	A · P · · ·
F						· · · <u>E</u> · ·	<u>A</u> <u>m</u> <u>P</u> · <u>F</u> ·
G							<u>A</u> <u>m</u> <u>P</u> <u>e</u> <u>F</u> <u>H</u>

El análisis de discriminantes mostró que de acuerdo a las variables ambientales únicamente el 38.3% de los PV se encuentran correctamente clasificados en los ocho GPV (Tabla 4). Una gran cantidad de errores de clasificación ocurren con PV que, de acuerdo con sus características ambientales, deberían corresponder al GPV A. Igualmente, puede apreciarse que los PV de ciertos grupos tienden a estar mal clasificados, lo que concuerda con GPV que no mostraron diferencias significativas en el análisis estadístico. Sin embargo al unir dichos GPV el porcentaje de PV correctamente clasificados se incrementa. Esto se muestra en la tabla 5 donde se observa que mediante la fusión de los GPV 1, 2 y 3 en un grupo, los GPV 4 y 6 en otro y los GPV 5 y 8 en otro, se obtiene que el 63% de los PV se encuentran bien clasificados.

Tabla 4. Membresía predicha para los grupos de parches de vegetación utilizando las variables ambientales. Se muestra subrayado el porcentaje de PV de cada GPV que están bien agrupados según la clasificación original

Grupo original	Membresía predicha para los grupos							
	A	B	C	D	E	F	G	H
A	<u>69.4</u>	5	11.6	4.1		3.3	5	1.7
B	37.8	<u>5.4</u>	5.4	16.2	18.9	10.8	2.7	2.7
C	45		<u>30</u>		5	5		15
D	31.3			<u>31.3</u>	12.5	6.3	6.3	12.5
E	10	10		10	<u>50</u>	10		10
F	20.9	3.5	5.8	16.3	25.6	<u>14</u>	4.7	9.3
G	26.3	10.5	5.3	10.5	21.1	10.5	<u>15.8</u>	
H	6.7	3.3		10	23.3	13.3		<u>43.3</u>

Tabla 5 Membresía predicha por las variables ambientales cuando se disminuye de ocho a tres grupos de parches de vegetación. Se muestra subrayado el porcentaje de PV de cada GPV que están bien agrupados.

Grupo Original	Membresía predicha para los grupos		
	A,B,C	D,F,G	E,H
A,B,C	<u>81</u>	11	8
D,F,G	32	<u>36</u>	32
E,H	13	22	<u>65</u>

La menor riqueza de especies se observó en los GPV A, B, C, que cuyas condiciones ambientales fueron las más estresantes. Por el contrario la mayor riqueza se presenta en los GPV con menos limitaciones ambientales como las que se presentan en los GPV F y H (Figura 9).). El número de (PV) en cada GPV fue de 121 en A, 37 en B, 20 en C, 16 en D, 10 en E, 86 en F, 19 en G y 30 en H.

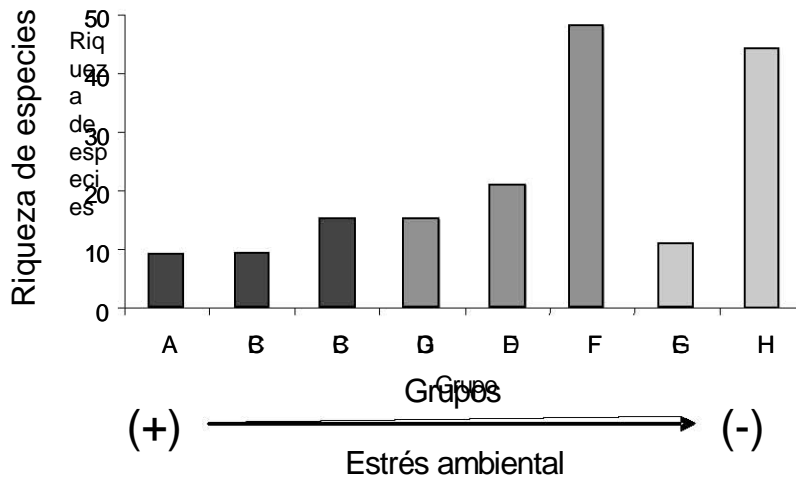


Figura 9. Riqueza de especies en cada grupo de parches de vegetación. Se muestra el número de especies en cada grupo de parches de vegetación y su relación con el gradiente ambiental. La diferencia en tono en las barras muestran los tres grupos obtenidos a través del análisis de discriminantes.

4.3 Especialización

Se encontró que existen diferencias significativas entre los datos observados y lo que se esperaría si las especies se distribuyeran al azar. Hay más especies que son especialistas de lo predicho por el modelo nulo y hay pocas generalistas. Existen 4 y 8 especies presentes en sólo dos y tres GPV respectivamente, significativamente más de las esperadas. Sin embargo, cabe señalar que no se encontró ninguna especie que se distribuyera únicamente en un GPV. Encontramos que sólo una especie, *Tillandsia fasciculata*, estuvo distribuida en los ocho GPV, siendo sumamente generalista. Este resultado es menor a lo esperado en el modelo nulo donde se predecía la presencia en promedio cuatro especies en los ocho grupos. El número de especies distribuidas en cuatro, cinco, seis y siete GPV de acuerdo al modelo nulo presentan una distribución aleatoria. (Figura 10).

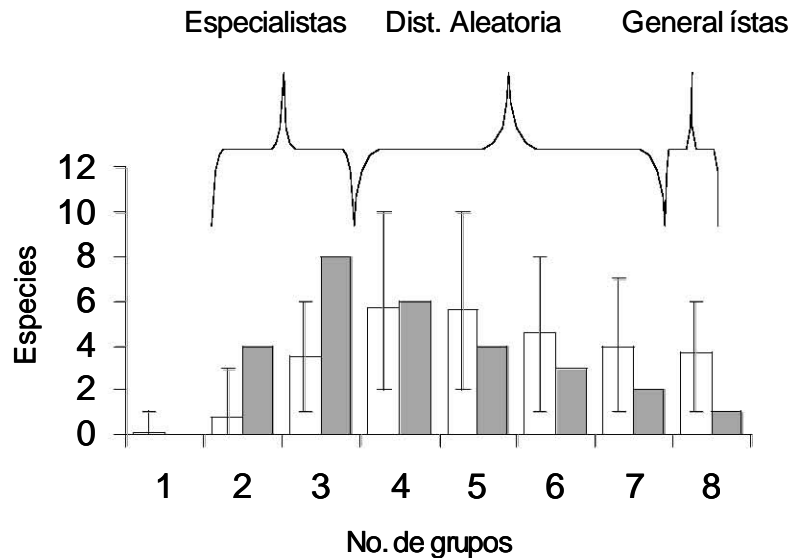


Figura 10. Número de especies que se distribuyen en diferente número de grupos de parches de vegetación. Las barras grises muestran los datos observados, mientras que las barras blancas muestran el resultado promedio del modelo nulo con su intervalo de confianza del 95%.

4.4 Variables biológicas

Los resultados de la prueba χ^2 de independencia mostraron que existen diferencias significativas entre GPV en las variables forma de vida ($\chi^2 = 364.49$, $P < 0.0001$), órganos con succulencia ($\chi^2 = 384.86$, $P < 0.0001$) y síndrome de dispersión ($\chi^2 = 171.79$, $P < 0.0001$). En los GPV A, B, C y G se presentó una mayor abundancia de camefitas, en el GPV F fue donde se presentaron con más frecuencia las fanerofitas, mientras que las terofitas, criptofitas y hemicriptofitas son muy abundantes en el GPV H. En este último GPV fue donde se presentó el mayor número de formas de vida (Tabla 6a). La succulencia se presentó en los GPV B y D en las hojas, en los GPV C, D, y E en el tallo, y en el GPV H en raíz. Los GPV F y G la succulencia se presentó con menor frecuencia de la esperada al azar (Tabla 6b). La dispersión anemócora se presentó en los GPV A, B y C, la dispersión

zoócora en el GPV G y la barócora en el GPV E. Los dos últimos tipos de dispersión se presentaron en los GPV F y H (Tabla 6c).

Tabla 6. Residuos ajustados de Haberman para los atributos de las especies según su abundancia en diferentes grupos de parches de vegetación. Se indica con un signo (+) (a) las formas de vida, (b) órganos con succulencia y (c) el síndrome de dispersión que se presentan en un grupo de parches de vegetación con una frecuencia mayor que la esperada al azar, mientras que el signo (-) señala las celdas con frecuencia menor a la esperado al azar en un grupo de parches de vegetación. Las celdas vacías indican la ausencia de diferencias significativas.

(a)						(b)					(c)			
Grupo	Fanero fita	Carne fita	Hemicriptofita	Criptofita	Terofita	Grupo	Hojas	Tallo	Raíz	Ninguno	Grupo	zoócoras	Anemócoras	Barócoras
A	-	+	-	-	-	A	-	-	-	+	A	-	+	-
B	-	+			-	B	+			-	B		+	-
C	-	+				C		+			C	-	+	-
D						D	+	+		-	D			
E	-	-		+		E		+		-	E		-	+
F	+	-			+	F				+	F	+	-	+
G		+				G		-		+	G	+	-	
H		-	+	+	+	H			+	-	H	+	-	+

5. DISCUSIÓN

5.1 Diversidad regional y local en los acantilados

En el acantilado estudiado se registraron 64 especies de plantas vasculares mientras que otros estudios realizados sobre este mismo tipo de ambiente en latitudes mayores se ha reportado un menor número de especies. Esto se observa en los acantilados del Niágara, donde Larson *et al.* (1989) reportaron 18 especies de plantas vasculares y en los acantilados de Tasmania donde Coates y Kirkpatrick (1992) registraron 55 especies. De acuerdo con esta comparación, la riqueza de especies en los acantilados coincide con lo encontrado en numerosos sistemas donde la diversidad de especies aumenta de los polos hacia el ecuador (Rohde, 1992). No obstante, no tenemos suficientes datos para concluir que exista un patrón de diversidad latitudinal en los acantilados.

En el acantilado observamos que existen muchas especies con una frecuencia menor a 5 individuos, las cuales se presentan principalmente en el grupo H, esto es, sobre sitios grandes con poca pendiente, suelos profundos y cavidades cerradas tales como hoyos y repisas. Este mismo patrón se ha encontrado en otros acantilados donde se señala que especies provenientes de las zonas aledañas que no están adaptadas a la vida rupícola pueden establecerse en los ambientes más mésicos (Escudero, 1996). Estas especies poco adaptadas a las condiciones estresantes pueden formar parte de una flora regional que sólo esporádicamente se encuentra sobre las paredes rocosas. De esta manera, la alta diversidad regional que caracteriza a Oaxaca, y al Valle de Tehuacán-Cuicatlán, donde se encuentra Apoala (Dávila *et al.*, 2002; Méndez-Larios *et al.*, 2004), podría contribuir al aumento de especies en la cara del acantilado. Esto concuerda con la hipótesis que predice que cuando

existe un número elevado de especies a nivel regional, éste puede influir en la riqueza local (Ricklefs, 1987).

5.2 Los acantilados y otras comunidades vegetales sobre roca.

En el acantilado estudiado las familias que presentaron una mayor relevancia ya sea por el número de especies o por su abundancia son las familias Cactaceae, Crassulaceae, Asteraceae, Urticaceae, Bromeliaceae, Orchidaceae, Commelinaceae, Liliaceae y Agavaceae. Al comparar el acantilado con los inselbergs (afloramientos de roca granítica; Porembski y Barthlott, 2000a) y los enclaves sobre roca caliza (Pérez-García y Meave, 2004), encontramos que, independientemente de sus características ambientales particulares (altura y pendiente de la roca), la presencia las familias Bromeliaceae, Orchidaceae, Cactaceae y Asteraceae es igualmente relevante. Estas familias presentan adaptaciones tales como la presencia de reproducción vegetativa (Pérez-García y Meave, 2004) y succulencia (Barthlott y Porembski, 2000). Sin embargo, una comparación más amplia de las comunidades vegetales presentes en los acantilados con otras comunidades sobre roca donde la pendiente y la altura no son tan pronunciadas es necesaria para esclarecer si la flora de las paredes rocosas presenta adaptaciones distintivas.

Entre estos tres sistemas también existen diferencias. Un ejemplo de esto se da en las familias Cyperaceae y Poaceae, las cuales constituyen un elemento importante en los inselbergs, mientras que en el acantilado y en los enclaves estas familias son inconspicuas. Es de resaltar que a nivel de especies existen similitudes entre el acantilado y los enclaves ya que en ambos se presentan *Pilea microphylla* y *Agave ghiesbreghtii*. Es muy probable que esto se deba a que los dos sistemas tienen una ubicación geográfica relativamente

cercana, ambos están conformados por roca caliza y se encuentran rodeados por el mismo tipo de vegetación (selva baja caducifolia).

5.3 Extremos de la diferenciación ambiental

El análisis de discriminantes mostró que el 94.4% de los PV clasificado en ocho GPV a partir de la presencia o ausencia de especies, se encuentran bien agrupados. Esto confirma que cada uno de los ocho GPV presenta una composición florística distintiva. Ésta se corresponde con cierta diferenciación ambiental, como se aprecia en los GPV A y H, que se desarrollan en ambientes muy contrastantes. Las características ambientales de estos GPV difirieron significativamente aún después del ajuste de Bonferroni (Tabla 3), y su composición específica es de las más diferenciadas (Tabla 2)

El GPV A se ubica en las zonas más altas del acantilado, donde la insolación no llega a ser bloqueada por el acantilado ubicado al otro lado del río. Además, este GPV presenta suelos poco profundos y muy expuestos, así como una pendiente cercana a los 90°. Estos atributos sugieren que en este GPV existen condiciones que limitan la intercepción, absorción y retención de humedad (Ayal *et al.*, 2005), así como también reducen la posibilidad de anclaje para la vegetación. Por consiguiente en el GPV A se presentan las condiciones ambientales más estresantes del acantilado.

Por el contrario en el GPV H fue donde se presentó el suelo más profundo y poco expuesto, ubicado en cavidades muy cerradas y con poca pendiente. Esto permite la mejor captación y retención del agua que escurre o se percola desde las zonas más altas. Dichos atributos también brindan sombra y protección del viento, lo cual disminuye la desecación tanto del suelo como de la vegetación, permitiendo además el acceso a más nutrientes.

Todo lo anterior sugiere que en este GPV existen las condiciones más místicas y por lo tanto menos estresantes para la vegetación.

La presencia de estos extremos ambientales tiene especial importancia en los acantilados, ya que parece reflejar una distribución diferencial del agua, un recurso particularmente limitante en dichos ambientes (Larson *et al.*, 2000). De acuerdo con Yair y Danin (1980), la redistribución del agua en sitios donde ésta es escasa, depende en gran medida de las características del sustrato y de la microtopografía de cada parche. Como resultado, las especies que habitan estos dos GPV presentan características biológicas muy contrastantes.

En el GPV A dominó la forma de vida camefita. Las especies con este tipo de forma de vida presentan un tamaño reducido y no se separan mucho del suelo, oponiendo de esta manera menos resistencia tanto a la gravedad como a las corrientes de aire. Por ello, esta forma de vida puede representar un mecanismo que evita el desprendimiento donde el anclaje para la vegetación es nulo. En este GPV no se encontró succulencia, pero se presentó una alta frecuencia de *Tillandsia fasciculata*, la cual tolera la escasez de agua en el suelo gracias a la absorción y acumulación de agua a través de las hojas (Luttge, 1997). Esta característica trae consigo un menor peso, lo que cobra importancia en sitios que con poco soporte.

En el GPV H fue donde se presentó la mayor variedad de formas de vida. Lo mismo se ha encontrado en otros acantilados (Coates y Kirkpatrick, 1992). Esto se observa en la mayor abundancia de especies terofitas, criptofitas y hemicriptofitas. El mayor volumen de suelo provee un sitio de almacén para el banco de semillas de las especies anuales (Larson *et al.*, 2000), ya que mueren al término de la temporada de lluvias y dependen completamente del banco de semillas para su persistencia. La mayor humedad y nutrientes

en el suelo permiten la germinación de las semillas de las especies anuales y su rápido desarrollo. Las especies criptofitas y hemicriptofitas tales como *Echeandia durangensis* y *Commelina coelestis* aprovechan principalmente el suelo profundo donde permanecen enterradas en la época desfavorable. La mayor abundancia de este tipo de formas de vida en este GPV coincide con estudios donde se ha señalado que los sitios más sombreados generalmente albergan especies herbáceas que no pueden establecerse en las zonas expuestas a la desecación (Escudero, 1996).

5.4 Grupos de parches de vegetación con baja diferenciación ambiental

Los restantes GPV difirieron entre sí en distintas variables ambientales así como en distinto número de ellas, pero entre muchos de ellos existieron diferencias significativas en al menos alguna de las variables ambientales evaluadas si consideramos un $\alpha = 0.05$. Esto sugiere que entre casi todos ocho GPV existen características ambientales distintas. Sin embargo después del ajuste de Bonferroni se encontró poca diferenciación ambiental entre los GPV B, C, D E y F, lo cual concuerda con los resultados del análisis de discriminantes.

El análisis de discriminantes permitió distinguir que los GPV B y C se encuentran ambientalmente más ligados al GPV A mientras que el GPV E es más parecido al H, dejando en medio a los GPV D y F. Es posible que exista entre los GPV un gradiente ambiental donde la variación en los extremos es alta, mientras que en los demás GPV la variación ambiental es menos perceptible.

Los GPV B y C no difieren entre ellos en los atributos del suelo y la microtopografía. En general se asemejan al GPV A, y al unirlos el análisis de discriminantes los clasifica correctamente en el 81% de los casos. Estas características ambientales limitan su posibilidad para captar y retener humedad. Biológicamente, estos dos GPV comparten la

presencia de plantas suculentas (*Echeveria pulvinata* en el GPV B y *Pilea microphylla* en el GPV C). La presencia de suculencia las permite tolerar el estrés hídrico presente en estos GPV. Por otro lado, en ambientes adversos como éstos es común que se presenten mecanismos de facilitación (Terradas, 2001; Menge, 2000; Bruno *et al.*, 2003). Es posible que una o varias especies promuevan la formación de un ambiente más favorable para otras. Los GPV A, B y C comparten la presencia de *Tillandsia fasciculata*, la cual acumula una gran cantidad de detritos entre sus hojas, sobre los cuales se observaron plántulas de las otras especies. Así, *T. fasciculata* parece facilitar la colonización de *E. pulvinata* y *P. microphylla*.

De esta forma la composición de los GPV A, B y C podría estar mayormente determinada por la heterogeneidad biótica generada por la variación en tamaño y acumulación de detritos de *T. fasciculata* más que por la microtopografía. Sin embargo, los tres GPV difirieron ambientalmente de la mayoría de los demás, lo que es evidencia de diferenciación ambiental.

Los GPV D y F tampoco difirieron entre ellos en cuanto a las variables ambientales, aún con un $\alpha = 0.05$. De acuerdo a la clasificación modificada a partir del análisis de discriminantes y de los valores observados para las seis variables ambientales (Figura 8), estos GPV se encuentran en medio de los extremos ambientales. Sin embargo, de acuerdo con sus características biológicas, el GPV F se caracterizó por su gran abundancia de fanerofitas con dispersión zoócora y barócora, así como ausencia de suculencia, mientras que el GPV D presentó las características opuestas (suculencia con mayor frecuencia de la esperada al azar, y no está dominado por las mismas formas de vida o dispersión que el F). Por lo tanto, ambos GPV no sólo difieren en cuanto a su composición de especies, sino

también en los atributos de las mismas a pesar de ser muy semejantes en sus condiciones ambientales. Esto es distinto de lo que se esperaba encontrar.

Los mecanismos detrás de este patrón pueden ser varios. Por ejemplo, la composición de especies en estos GPV puede estar mayormente determinada por el orden aleatorio de arribo de las especies. Yodzis (1978) señala que la presencia de determinadas especies en un parche depende de su historia de colonización. Esto se da cuando las especies que llegan primero impiden la entrada de otras. De esta manera, la composición de especies puede ser distinta aun en ambientes que son similares pero están separados en el espacio.

Otra posibilidad es que la ausencia de diferenciación ambiental medida en estos GPV no es aquella a la que estas especies son sensibles. Por ejemplo, es posible que dentro de las cavidades de estos GPV se presenten fracturas que no fue posible detectar al enterrar la varilla en el suelo, de tal manera que no las tomamos en cuenta. Larson *et al.* (2000) han reportado que a través de este tipo de fracturas es posible que las raíces de árboles y arbustos alcancen el agua que se encuentra atrapada en el interior de la roca como producto de la percolación. De tal manera, la presencia arbustos como *Zapoteca portoricensis*, *Malvaviscus lanceolatus* y *Berberis hartwegii* en el GPV F podría estar mayormente influenciada por estas fracturas.

Entonces, encontramos que la composición de algunos GPV es el resultado de la diferenciación ambiental entre las especies que los integran, especialmente en aquellos GPV que se presentaron en los extremos del gradiente ambiental. A pesar de que en otros casos la diferenciación no es tan consistente, sí hay evidencia de que existe diferenciación en las especies en la cara del acantilado de Apoala. Además, podemos señalar que esta diferenciación ambiental está asociada a los atributos de las especies. En consecuencia,

diferentes especies presentan adaptaciones que les permiten habitar diferencialmente el gradiente de microambientes áridos y másicos que hay en Apoala. Esto es consistente con la teoría, en la cual se señala que las adaptaciones individuales que las especies presentan, combinadas con la variación ambiental, permiten a las plantas subdividir el ambiente del acantilado de varias maneras, posibilitando la coexistencia de una gran variedad de especies (Gurevitch *et al.*, 2002).

En la mayoría de estudios se ha señalado que en la cara de los acantilados existe un conjunto de especies con distintos atributos. Sin embargo, hasta donde sabemos, en ningún estudio en acantilados se había comprobado de manera cuantitativa que exista una relación entre el ambiente y las adaptaciones de las especies que en él viven.

5.5 Especialización

A partir de comparar la distribución que cada especie presentó en los ocho GPV contra la distribución que se podría esperar si estas especies se distribuyeran al azar, podemos decir, en general, que varias especies se encuentran restringidas a unos pocos ambientes (Figura 9). Estas especies son especialistas, aunque no en extremo, puesto que no encontramos ninguna que se distribuyera únicamente en uno de los ocho GPV. La especialización es, entonces, un fenómeno que ocurre en la zona de estudio. En contraste, sólo la especie *T. fasciculata* se presentó en todos los microambientes disponibles por lo que consideramos a esta especie como la más generalista.

Es interesante señalar que las 13 especies especialistas (aquellas que se presentaron sólo en dos y tres GPV, y cuya distribución difirió significativamente de la esperada al azar), 11 se encontraron creciendo en el GPV H, es decir, aquel características menos estresantes (ver apéndice). Estas especies carecen en general de las adaptaciones típicas de

las especies rupícolas, lo que sugiere que en la cara del acantilado la especialización está determinada por la incapacidad de éstas para colonizar los ambientes más estresantes. Por el contrario, la rupícola *Tillandsia fasciculata* ocupa todo el gradiente ambiental que va de árido a húmedo, aunque en éstos últimos sitios su abundancia es baja, quizá por que no puede competir con las especies ahí encontradas.

5.6 Otros posibles determinantes de la riqueza de especies

La riqueza más baja se presentó en los GPV A, B y C donde se registró la menor cantidad del recurso suelo, así como la mayor posibilidad de disturbio causada por el viento. Por el contrario, la mayor riqueza ocurrió en los GPV F y H donde encontramos menores restricciones edáficas así como menos disturbios. La presencia de estos últimos microambientes contribuye de manera importante a aumentar el número de especies en la cara del acantilado. Sin embargo, no en todos los GPV cuyas condiciones ambientales son menos estresantes registramos una alta riqueza de especies. Los GPV pobres en especies D y E no difieren ambientalmente de los más ricos F y H, respectivamente. Este resultado, al igual que la presencia diferencial de especies en GPV con condiciones ambientales similares, apoya la hipótesis de que en ambientes donde los recursos se distribuyen en parches la especie que llega primero a un sitio puede inhibir la presencia de otras especies. No contamos con evidencia suficiente para afirmar esto último, pero puede plantear una pregunta de investigación interesante para ser puesta a prueba en estudios futuros.

5.7 Heterogeneidad y diversidad.

La heterogeneidad espacial en la cara del acantilado genera distintos microambientes en los cuales las especies están diferenciadas y especializadas. Esta división del ambiente puede explicarse por la presencia de adaptaciones diferentes en cada especie. También puede ser el resultado de la competencia, ya que ésta puede eliminar a una especie de algunos GPV, restringiendo su distribución espacial (es decir, aumentando su especialización) y diferenciándola (ya que las buenas competidoras no coexistirán con las demás). A pesar de que la competencia pueda jugar un papel importante, si cada especie es la mejor competidora en un microambiente diferente, dominará en éste, pero no en todos. Así se evita que agote los recursos disponibles en todo el acantilado llevando a la extinción a las demás especies, tal como lo advierte el principio de exclusión competitiva (Tilman y Pacala, 1993). De este modo, la diferenciación y la especialización pueden contribuir a la coexistencia de especies, con el consiguiente incremento en la diversidad de la comunidad (Begon *et al.*, 1990, Gurevitch *et al.*, 2002). Además de que la heterogeneidad influye de manera importante en la composición de cada uno de los parches de vegetación, ésta tiene un efecto positivo en la diversidad de plantas vasculares que se presentan en Apoala.

Algunos trabajos han encontrado que la heterogeneidad espacial en la cara de los acantilados genera diferentes tipos de microambientes como grietas, repisas o cavidades, en las cuales existen distintas especies (Nuzzo, 1996; Coates y Kirkpatrick, 1992). En esta tesis se comprobó cuantitativamente esta relación, contribuyendo a comprenderla mejor a través de la diferenciación y la especialización microambiental, así como desentrañando el papel que juegan en ello las adaptaciones de cada especie al ambiente extremo del acantilado.

6. CONCLUSIONES

- La presencia de heterogeneidad espacial en la cara del acantilado permite la diferenciación y especialización de la vegetación, y consecuentemente tiene un efecto positivo sobre la diversidad de plantas vasculares.
- Las adaptaciones particulares que presentan las plantas vasculares del acantilado les permiten ocupar diferencialmente distintos microambientes.
- La especialización de algunas especies está relacionada con su incapacidad para colonizar los sitios con mayor estrés ambiental.
- Las plantas en los acantilados comparten con otras comunidades vegetales sobre roca la presencia de adaptaciones para tolerar las limitaciones edáficas e hídricas características de estos sistemas
- La riqueza de especies en el acantilado es mayor en microambientes menos estresantes.
- La Flora regional de plantas vasculares posiblemente influye en la diversidad vegetal de los acantilados, especialmente mediante el aporte esporádico de especies a los microambientes más mésicos del acantilado.
- En los microambientes del acantilado con menor diferenciación ambiental, tanto la interacciones como el arribo estocástico de diásporas parecen contribuir al aumento de la diversidad vegetal.

APÉNDICE.

Lista de especies encontradas en 339 parches de vegetación en la cara de un acantilado en Apoala, Oaxaca. Se muestra la familia* a la que pertenece cada especie, el total de individuos registrados de cada una y el número de individuos registrados en cada uno de los ocho grupos de parches de vegetación (GPV), los cuales se representan con letras.

Especies	Familia	Total	A	B	C	D	E	F	G	H
<i>Tillandsia fasciculata</i> Swartz	Bromeliaceae	188	120	20	21	3	3	7	8	6
<i>Pilea microphylla</i> (L.) Liebm.	Urticaceae	98	1		20	17	40	11		9
<i>Echeveria pulvinata</i> Rose	Crassulaceae	68	4	35	3	17	2		4	3
<i>Mammillaria polyedra</i> Mart.	Cactaceae	32		1	1	5		4	18	3
<i>Commelina coelestis</i> Willd.	Commelinaceae	26	1	3		1				21
<i>Echeandia durangensis</i> (Greenm.) Cruden	Liliaceae	25	1		4	1	2	1	2	14
<i>Agave ghiesbreghtii</i> Lem. ex Jacobi	Agavaceae	24	4	1		2		9	8	
<i>Senecio praecox</i> (Cav.) DC.	Asteraceae	22	3		3	3		4		9
<i>Tillandsia</i> sp.	Bromeliaceae	19				1		12	2	4
<i>Peniocereus serpentinus</i> (Lag. & Rodr.) N.P. Taylor	Cactaceae	18		4			2	2		10
<i>Oxalis tetraphylla</i> Cav.	Oxalidaceae	16		1			11			4
<i>Zapoteca portoricensis</i> (Jacq.) H.M. Hern.	Fabaceae	15	1			1		8		5
<i>Agave chiapensis</i> Jacobi	Agavaceae	15						13		2
<i>Malvaviscus lanceolatus</i> Rose	Malvaceae	13				3		9		1
<i>Vitis</i> sp.	Vitaceae	13	1	1		1	2	6		2
Coaxana sp.	Apiaceae	12	4			1		1	3	3
<i>Eupatorium nelsonii</i> B.L. Rob.	Asteraceae	11				2		5		4
<i>Boerhavia</i> sp.	Nyctagynaceae	10		1	1			7	1	
<i>Schizocarpum filiforme</i> Schrad.	Cucurbitaceae	10					1	2		7
<i>Berberis hartwegii</i> Benth.	Berberidaceae	9						6		3
<i>Muhlenbergia</i> sp.	Poaceae	9			1		2	4		2
<i>Acourtia s.c. alamanii</i> (D.C) Ravel & King	Asteraceae	8		1		1		2	1	3
<i>Cheilanthes crassifolia</i> Mickel & Beitel	Pteridaceae	7						5	1	1
<i>Sedum dendroideum</i> Moc. & Sessé ex DC.	Crassulaceae	6	1					2		3
<i>Cedrela dugesii</i> S.Watson	Meliaceae	6		1				2		3
<i>Anredera ramosa</i> (Moq.) Eliasson	Basellaceae	5				1		4		
<i>Cnidocolus</i> sp.	Euphorbiaceae	5		4						1
<i>Epidendrum falcatum</i> Lindl.	Orchidaceae	5				3		1	1	
<i>Sedum versadense</i> C.H. Thompson	Crassulaceae	5	2					1		2
<i>Amyris belizensis</i> Lundell	Rutaceae	4						3		1
<i>Byrsonima crassifolia</i> (L.) Kunth	Malpighiaceae	4						1	1	2
<i>Ptelea trifoliata</i> L.	Rutaceae	4					1	1		2
<i>Senecio</i> sp.	Asteraceae	4						4		
<i>Eupatorium mairetianum</i> DC.	Asteraceae	3						2		1
<i>Ageratina</i> sp.	Asteraceae	3				1		2		
<i>Anoda lanceolata</i> Hook. & Arn.	Malvaceae	3							1	2
<i>Fuchsia thymifolia</i> Kunth	Onagraceae	3						2		1
<i>Gnaphalium</i> sp.	Asteraceae	3						3		
<i>Maurandya barclayana</i> Lindl.	Scrophulariaceae	3						3		
<i>Pistacia mexicana</i> Kunth	Anacardiaceae	3						3		

Especies	Familia	Total	A	B	C	D	E	F	G	H
<i>Salvia melissodora</i> Lag.	Lamiaceae	3		1					1	1
<i>Tecoma stans</i> (L.) Juss. ex Kunth	Bignoniaceae	3						3		
<i>Valeriana sorbifolia</i> Kunth	Valerianaceae	3	1					1		1
<i>Bomarea hirtella</i> (Kunth) Herb.	Liliaceae	2					1	1		
<i>Artemisa ludoviciana</i> Nuff. subsp. mexicana	Asteraceae	2			1			1		
<i>Senecio salignus</i> DC.	Asteraceae	2						2		
<i>Tillandsia butzii</i> Mez	Bromeliaceae	2								2
<i>Aegopogon tenellus</i> (DC.) Trin.	Poaceae	1								1
<i>Anthurium</i> sp.	Araceae	1						1		
<i>Eupatorium glabratum</i> Kunth	Asteraceae	1						1		
<i>Helianthus annuus</i> L.	Asteraceae	1						1		
<i>Dahlia pinnata</i> Cav.	Asteraceae	1								1
<i>Dioscorea spiculiflora</i> Hemsl.	Dioscoreaceae	1								1
<i>Euchile citrina</i> (La Llave & Lex.) Withner	Orchidaceae	1								1
<i>Galium uncinatum</i> DC.	Rubiaceae	1						1		
<i>Ipomoea suaveolens</i> (Mart. & Gal.) Hemsl.	Convolvulaceae	1								1
<i>Metastelma angustifolium</i> Turcz.	Asclepiadaceae	1							1	
<i>Nopalea karwinskiana</i> (Salm-Dyck) K. Schum.	Cactaceae	1		1						
<i>Parietaria</i> sp.	Urticaceae	1				1				
<i>Peperomia deppeana</i> Schldl. & Cham.	Piperaceae	1						1		
<i>Phaseolus pedicellatus</i> Benth.	Fabaceae	1				1				
<i>Polypodium</i> sp.	Polypodiaceae	1								1
<i>Spiranthes eriophora</i> Rob. & Greenm	Orchidaceae	1		1						
<i>Sprekelia formosissima</i> (L.) Herb.	Amaryllidaceae	1						1		

*Sigue la nomenclatura de Cronquist (1998).

LITERATURA CITADA

- Alves, R.J. y Kolbek, J. 1993. Penumbra rock communities in campo rupestre sites in Brazil. *Journal of Vegetation Science* 4: 357-366.
- Ayal, Y., Gary, A., Lubin, Y. y Goldberg, D. 2005. How can high animal diversity be supported in low-productivity deserts? The role of macrodetritivory and habitat physiognomy. En: Shachak, M., Gosz, J., Pickett, S. y Perevolotsky, A. (eds.) *Biodiversity in drylands*, pp. 15-29. Oxford University Press, Nueva York, E.U.A.
- Barthlott, W. y Porembski, S. 2000. Vascular plants on inselbergs: systematic overview. En: Porembski, S. y Barthlott, W. (eds.) *Biotic diversity of isolated rock outcrops in tropical and temperate regions*, pp. 103-116. Springer, Berlín, Alemania.
- Begon, M., Harper, L.J. y Townsend, R.C. 1990. *Ecology: individuals, populations, and communities*. 2a ed. Blackwell, Cambridge, R.U.
- Booth, B.D. y Larson, D.W. 1998. The role of seed rain in determining the assembly of a cliff community. *Journal of Vegetation Science* 9: 657-658.
- Bruno, J.F., Stachowicz, J.J. y Bertness, M.D. 2003. Inclusion of facilitation into ecological theory. *Trends in Ecology and Evolution* 18: 119-125.
- Campos, V.A., Reyes, S.G., Cortés, A.L., Toviz, A.G., Dávila, A.P., Torres, C.L., García, M.A. y Torres, C.R. 1992. *Plantas y flores de Oaxaca*. Instituto de Biología-UNAM, México D.F., México.
- Coates, E. y Kirkpatrick, J.B. 1992. Environmental relations and ecological responses of some higher plant species on rock cliffs in northern Tasmania. *Australian Journal of Ecology* 17: 441-449.

- Connell, J.H. y Orias, E. 1964. The ecological regulation of species diversity. *The American Naturalist* 98: 339-414.
- Cooper, A. 1997. Plant species coexistence in cliff habitats. *Journal of Biogeography* 24: 483-494.
- Cronquist, A. 1988. *The evolution and classification of flowering plants*. 2a ed. The New York botanical garden Bronx. Nueva York, U.S.A.
- Currie, D.J. 1991. Energy and large-scale patterns of animal and plant species richness. *The American Naturalist* 137: 27-49.
- Davidse, G., Sousa, M. y Knapp, S. 1995. *Flora Mesoamericana*. Universidad Nacional Autónoma de México, Missouri Botanical Garden y The Natural History Museum (London), México D.F., México.
- Dávila, P., Arizmendi, M.C., Valiente-Banuet, A., Villaseñor, J.L., Casas, A. y Lira, R. 2002. Biological diversity in the Tehuacán-Cuicatlán Valley, Mexico. *Biodiversity and Conservation* 11: 421-442.
- Davis, P.H. 1951. Cliff vegetation in the western Mediterranean. *Journal of Ecology* 39: 63-93.
- Escudero, A. 1996. Community patterns on exposed cliffs in a Mediterranean calcareous mountain. *Vegetatio* 125: 90-110.
- García, E. 1988. *Modificaciones al sistema de clasificación de Koppen*. Editado por la autora, México D.F., México.
- Graham, L. y Knight, R.L. 2004. Multi-scale comparisons of cliff vegetation in Colorado. *Plant Ecology* 170: 223-234.

- Gurevitch, J., Scheiner, S.M. y Fox, G.A. 2002. *The Ecology of plants*. Sinauer, Massachuset, E.U.A.
- Haberman, S.J. 1973. The analysis of residuals in cross-clasified tables. *Biometrics* 29: 205- 220.
- Haig, A.R., Matthes, U. y Larson, D.W. 2000. Effects of natural habitat fragmentation on the species richness, diversity, and composition of cliff vegetation. *Canadian Journal of Botany* 78: 786-797.
- Hawkins, A.B., Field, R., Cornell, V.H., Currie, J.D., Guégan, J., Kaufman, M.D., Kerr, T.J., Mittelbach, G.G., Oberdorff, T., O'Brien, M.E., Porter, E.E. y Turner, G.R. 2003. Energy, water, and broad-scale geographic patterns of species richness. *Ecology* 84: 3105-3117.
- Hepburn, I. 1943. A study of the vegetation of sea-cliff in north Cornwall. *Journal of Ecology* 31: 30-9.
- Jackson, G. y Sheldon, J. 1949. The vegetation of magnesian limestone cliffs at Markland Grips near Sheffield. *Journal of Ecology* 37: 38-50.
- Javis, S.C. 1974. Soil factors affecting the distribution of plant communities of the cliffs of Craig Breidden, Montgomeryshire. *Journal of Ecology* 62: 721-733.
- Krebs, J.C. 1978. *Ecology. The experimental analysis of distribution and abundance*. 2a ed. Harper y Row, Nueva York, E.U.A.
- Kovach, W.L. 1998. MVSP, a multivariate statistical package for Windows. Version 3.1. Kovach Computing Services. Pentraeth. R.U.

- Larson, D.W., Matthes-Sears, U. y Kelly, P.E. 2000. *Cliff ecology pattern and process in cliff ecosystems*. Cambridge University Press, Cambridge, R.U.
- Larson, D.W., Spring, S.H., Matthes-Sears, U. y Bartlett, R.M. 1989. Organization of the Niagara escarpment cliff community. *Canadian Journal of Botany* 67: 2731-2742.
- Latham, R.E. y Ricklefs, R.E. 1993. Global patterns of tree species richness in moist forest: energy-diversity theory does not account for variation in species richness. *Oikos* 67: 1-30.
- Luttge, U. 1997. *Physiological ecology of tropical plants*. Springer, Berlín, Alemania
- MacArthur, R.H. y Wilson, E.O. 1967. *The Theory of Island Biogeography*. Princeton University Press, Princeton, E.U.A.
- Madeline, P., Burbank, P. y Robert.P.B. 1964. Granite outcrop communities of the piedmont plateau in Georgia. *Ecology* 45: 292-305.
- McLaughlin, J.F. y Roughgarden, J. 1993. Species interactions in space. En: Ricklefs, R.E. (ed.) *Species diversity in ecological communities*, pp. 89-98. University of Chicago Press, Chicago, E.U.A.
- Méndez-Larios, I., Ortiz, E. y Villaseñor, J.L. 2004. Las Magnoliophyta endémicas de la provincia florística del Valle de Tehuacán-Cuicatlán, México. *Anales del Instituto de biología-UNAM, Serie Botánica* 75: 1-22.
- Menge, B.A. 2000. Testing the importance of positive and negative effects on community structure. *Trends in Ecology and Evolution* 15: 46-47.
- Nuzzo, V.A. 1996. Structure of cliff vegetation on exposed cliffs and the effect of rock climbing. *Canadian Journal of Botany* 74: 607-617.

- Ortiz-Pérez, M.A., Hernández Santana, J.R. y Figueroa Mah-Eng, J.M. 2004. Reconocimiento fisiográfico y geomorfológico. En: García-Mendoza, A.J., Ordóñez, M.J. y Briones-Salas, M. (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., México. .
- Osting, O.T. y Anderson, L.E. 1937. The vegetation of a barefaced cliff in western North Carolina. *Ecology* 18: 280-292.
- 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. Universidad Nacional Autónoma de México, México D.F., México.
- Pérez-García, E.A. y Meave, J.A. 2004. Heterogeneity of xerophytic vegetation of limestone outcrops in a tropical deciduous forest region in southern México. *Plant Ecology* 175: 147-163.
- Pianka, E.R. 1966. Latitudinal gradients in species diversity: a review of concepts. *American Naturalist* 100: 33-46.
- Porembski, S. y Barthlott, W. 2000a. *Biotic Diversity of Isolated Rock Outcrops in Tropical and Temperate Regions*. Springer, Berlín, Alemania
- Porembski, S. y Barthlott, W. 2000b. Granitic and gneissic outcrops (inselbergs) as centers of diversity for desiccation-tolerant vascular plants. *Plant Ecology* 151: 19- 28.
- Ricklefs, R.E. 1987. Community diversity: relative roles of local and regional processes. *Science* 235: 167-171.
- Rohde, K. 1992. Latitudinal gradients in species diversity: the search for the primary cause. *Oikos* 65: 330-339.

- Rzedowski, G.C. y Rzedowski, J. 1979. *Flora fanerogámica del Valle de México*. 2a ed. Instituto de Ecología-UNAM, Michoacán, México
- Rzedowski, J. 1981. *Vegetación de México*. Limusa, México D.F., México.
- Santibañez, G. 2005. *Caracterización de la heterogeneidad ambiental en la reserva del pedregal de San Ángel*. Tesis de licenciatura. Universidad Nacional Autónoma de México, México D.F., México.
- Servicio Meteorológico Nacional. <http://smn.cna.gob.mx/productos/normales/estación/oax>.
- SPSS. 1999. SPSS Base 10.0. Application Guide. SPSS Inc., Chicago, I.L.
- Szarzynski, J. 2000. *Xeric islands: environmental conditions on inselbergs*. En: Porembski, S. y Barthlott, W. (eds.) *Biotic diversity of isolated rock outcrops in tropical and temperate regions*, pp. 37-69. Springer, Berlín, Alemania.
- Terradas, J. 2001. *Ecología de la Vegetación*. Omega, Barcelona, España.
- Tilman, D. y Pacala, S. 1993. The maintenance of species richness in plant communities. En: Ricklefs, R. (ed.) *Species diversity in ecological communities*, pp. 13-25. University of Chicago, Chicago, E.U.A.
- Titus, H.J. y Tsuyuzaki, S. 2003. Distribution of plants in relation to microsites on recent volcanic substrates on Mount Koma, Hokkaido, Japan. *Ecological Research* 18: 91-98.
- Van der Pijl, L. 1982. Principles of seed dispersal in higher plants. 3a ed. Springer, Berlín, Alemania.

Wilson, S.D. 2000. Heterogeneity, diversity, and scale in plant communities. En: Hutchings, M.J., John, E.A. y Stewart, A.J.A. (eds.) *The ecological consequences of enviromental heterogeneity*, pp. 53-69. Blackwell, Cambridge, R.U.

Yair, A. y Danin, A. 1980. Spatial variation in vegetation as related to the soil moisture regime over an arid limestone hillside, northern Negev, Israel. *Oecologia* 47: 83-88.

Yodzis, P. 1978. *Competition for space and the structure of ecological communities*. Springer, Berlín, Alemania.