



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO

POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS

FACULTAD DE CIENCIAS

ANÁLISIS ECOLÓGICO-BIOGEOGRÁFICO DE LA
DIFERENCIACIÓN FLORÍSTICA EN UN PAISAJE COMPLEJO EN EL
ISTMO DE TEHUANTEPEC, OAXACA

TESIS

QUE PARA OBTENER EL GRADO ACADÉMICO DE
DOCTOR EN CIENCIAS

P R E S E N T A

M. EN ECOL. BÁS. EDUARDO ALBERTO PÉREZ GARCÍA

DIRECTOR DE TESIS: DR. JORGE A. MEAVE DEL CASTILLO
ASESOR: DR. JOSÉ LUIS VILLASEÑOR RÍOS
ASESOR: DR. JUAN JOSÉ MORRONE LUPI

MÉXICO, D.F.

ABRIL, 2008



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.

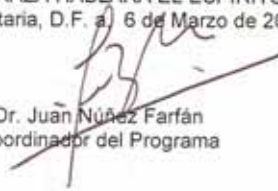
Dr. Isidro Ávila Martínez
Director General de Administración Escolar, UNAM
Presente

Me permito informar a usted que en la reunión ordinaria del Comité Académico del Posgrado en Ciencias Biológicas, celebrada el día 5 de Noviembre de 2007, se aprobó el siguiente jurado para el examen de grado de **DOCTOR EN CIENCIAS** del alumno **EDUARDO ALBERTO PÉREZ GARCÍA** con número de cuenta **87525979** con la tesis titulada: "**Análisis ecológico-biogeográfico de la diferenciación florística en un paisaje complejo en el Istmo de Tehuantepec, Oaxaca**", realizada bajo la dirección del **DR. JORGE ARTURO MEAVE DEL CASTILLO**:

Presidente:	DR. JUAN JOSÉ MORRONE LUPI
Vocal:	DR. SERGIO RAFAEL SILVESTRE CEVALLOS FERRIZ
Vocal:	DRA. MARÍA HILDA FLORES OLVERA
Vocal:	DR. GUILLERMO IBARRA MANRÍQUEZ
Secretario:	DR. JORGE ARTURO MEAVE DEL CASTILLO
Suplente:	DR. ALBERTO BÚRQUEZ MONTIJO
Suplente:	DR. JOSÉ LUIS VILLASEÑOR RIOS

Sin otro particular, me es grato enviarle un cordial saludo.

Atentamente
"POR MI RAZA HABLARA EL ESPIRITU"
Cd. Universitaria, D.F. a 6 de Marzo de 2008.


Dr. Juan Núñez Farfán
Coordinador del Programa

c.c.p. Expediente del interesado.

Agradecimientos

Al Dr. J.A. Meave del Castillo por dirigir esta tesis, por sus innumerables aportaciones y por todo su apoyo.

A los Drs. J.J. Morrone Lupi y J.L. Villaseñor Ríos por su valiosa participación como miembros del comité tutorial y por sus muy atinadas observaciones.

A los Drs. A. Búrquez Montijo, Ma.H. Flores Olvera, G. Ibarra Manríquez y S.R.S. Cevallos Ferriz quienes participaron como sinodales de este trabajo de tesis y cuyas observaciones ayudaron a mejorarla considerablemente.

A A.C. Sevilha y A. Scariot, del Laboratório de Ecologia e Conservação, Recursos Genéticos e Biotecnologia (CENARGEN) de la EMBRAPA, por las atenciones brindadas durante mi estancia en Brasilia y por el apoyo en el trabajo de campo.

Se agradece a las dependencias e instituciones que otorgaron financiamiento para la realización de este proyecto de doctorado. El trabajo de campo fue financiado por la CONABIO (L085), el fondo mixto CONACyT-SEMARNAT (C021-0267) y el PAPIIT-UNAM (IN221503-3). La DGAPA-UNAM otorgó un complemento de beca para realizar mis estudios de doctorado. La Facultad de Ciencias, a través del Departamento de Ecología y Recursos Naturales, me otorgaron una licencia con goce de sueldo para realizar el doctorado.

A todos los especialistas que determinaron el material botánico, y cuyos nombres se mencionan en el Apéndice I del Capítulo VI, mi más sincero agradecimiento por su dedicación. Un agradecimiento especial al personal del Herbario Nacional (MEXU), del Departamento de Botánica, del Instituto de Biología de la UNAM, por todo su apoyo.

A la gente de Nizanda, particularmente a la familia Reyes Manuel por toda la hospitalidad brindada durante el trabajo de campo.

A Marco A. Romero por toda su ayuda con el equipo de cómputo y con el manejo de las bases de datos. A P. Guadarrama, O. Núñez-Castillo, e I. Sánchez-Gallén, por la ayuda en la colecta de datos en el campo. Y. Martínez Orea colaboró con las traducciones al inglés.

a Ana Karina

Contenido de la tesis

Resumen.	1
Abstract	3
Capítulo I. Introducción.	5
Capítulo II. Flora and vegetation of the seasonally dry tropics in Mexico.	19
Capítulo III. Coexistence and divergence of tropical dry forests and savannas in southern Mexico.	53
Capítulo IV. Diversidad β y diferenciación florística en un paisaje complejo del trópico estacionalmente seco del sur de México.	63
Capítulo V. Floristic differentiation in continental Neotropical limestone outcrops of southern Mexico and central Brazil: a Beta diversity approach.	83
Capítulo VI. Vegetation heterogeneity and life-strategy diversity in the flora of the heterogeneous landscape of Nizanda, Oaxaca, México.	113
Capítulo VII. Afinidades biogeográficas de la flora de un paisaje del trópico estacionalmente seco del sur de México.	179
Capítulo VIII. Discusión y conclusiones generales.	209

Resumen

Se analizaron los patrones de diferenciación florística de comunidades vegetales ubicadas en un paisaje en el Istmo de Tehuantepec. En éste impera el mismo régimen climático, pero se presentan variaciones ambientales importantes que permiten explicar la distribución diferencial de las plantas. La información disponible para la región sugería que las desigualdades entre comunidades no se limitaban a su composición florística, sino que se extendían a otros niveles. Se desconocía con la magnitud de la diferenciación biológica en el sistema. Esta carencia tenía particular importancia en un sistema caracterizado por una alta diversidad vegetal (más de 900 especies en 90 km²) y ubicado en un nodo biogeográfico. El carácter de nodo está conferido principalmente por la convergencia de contingentes de plantas de los reinos Neártico y Neotropical. Las afinidades biogeográficas de la flora de Nizanda tampoco estaban cuantificadas adecuadamente. Además, se desconocían las relaciones entre las estrategias de crecimiento de las especies con las comunidades vegetales en donde habitan, y con su posible afinidad biogeográfica.

La pregunta central fue ¿en qué medida los patrones espaciales de distribución florística en un paisaje reflejan procesos de diferenciación biológica, a nivel taxonómico, de historias de vida y de afinidad biogeográfica? El objetivo general fue analizar la diferenciación florística del paisaje de Nizanda, tanto de los patrones de distribución espacial de las especies, como de algunos de sus determinantes ecológicos y biogeográficos. Se persiguieron los siguientes objetivos particulares: (1) analizar la distribución espacial de las especies de plantas vasculares en este paisaje complejo, haciendo énfasis en la diversidad beta del sistema; (2) comparar los espectros de formas de crecimiento, formas de vida y hábitos de crecimiento de las especies de plantas de la región, tanto de manera global como por tipo de vegetación, y (3) explorar las posibles afinidades biogeográficas de las especies de la región de estudio, tanto por conjuntos florísticos, derivados de los tipos de vegetación, como por sus estrategias de vida. Para abordar la pregunta central de la tesis y los objetivos particulares se desarrollaron los siguientes capítulos.

Capítulo I: Introducción. Se presenta el problema y se ubica dentro de los marcos teóricos y conceptuales, particularmente de los determinantes de la riqueza de especies y de la diversidad beta, y también se presentan los antecedentes del área de estudio. En este capítulo se plantean las hipótesis y los objetivos generales del proyecto.

Capítulo II: Flora and vegetation of the seasonally dry tropics in Mexico. E.A. Pérez-García, J.A. Meave y S.R. Cevallos Ferriz. A partir de una revisión bibliográfica, se describen las principales comunidades vegetales presentes en el área climática del trópico estacionalmente seco (TES) de México. Se plantea que la coexistencia de varios tipos de vegetación dentro de una misma región es una generalidad en el TES. Se examina la historia de la flora del TES y se concluye que su origen es complejo y antiguo, y no una derivación reciente de la flora del trópico húmedo.

Capítulo III: Coexistence and divergence of savanna and tropical dry forest in southern Mexico. *Journal of Biogeography* 33:438-447. Pérez-García, E.A. y J. Meave. Se compararon las diferencias en la flora de los dos sistemas de vegetación más extensos de Nizanda: la selva baja caducifolia y la sabana. Se analizaron tres aspectos biológicos de la diferenciación florísticas entre éstas: (1) una comparación taxonómica (incluyendo el análisis de los taxones superiores); (2) una comparación de los espectros morfológicos y de formas de vida; y (3) una comparación de la frecuencia de aparición de las especies en las muestras de vegetación. Este último análisis se

extendió a nivel de género y de familia.

Capítulo V: Diversidad β y diferenciación florística en un paisaje complejo del trópico estacionalmente seco del sur de México. En: G. Halffter, J. Soberón, P. Koleff y A. Melic (Eds.). *Sobre Diversidad Biológica: el Significado de las Diversidades Alfa, Beta y Gamma*. pp. 123-142, S.E.A., Zaragoza. Pérez-García, E.A., J. Meave y J.A. Gallardo-Cruz. Se analizaron aspectos de la diferenciación florística en la región de Nizanda, particularmente algunos determinantes de la diversidad beta a nivel del paisaje, como los efectos de la distancia, los gradientes edáficos, la orientación de la ladera y la altitud. Se presenta un análisis numérico formal de la diferenciación florística de la región de Nizanda, a nivel de formas de crecimiento, de frecuencia de aparición de especies y de la jerarquía taxonómica.

Capítulo V: Floristic differentiation in continental Neotropical limestone outcrops of southern Mexico and central Brazil: a Beta diversity approach. Pérez García, E.A., A.C. Sevilha, J.A. Meave y A. Scariot. Se hizo una comparación de la vegetación de los afloramientos calcáreos de Nizanda y los de la cuenca del río Paranã, en Brasil. En particular se compararon algunos aspectos de la estructura cuantitativa, como la cobertura, el área basal y la densidad. Se hizo un análisis detallado de los arreglos espaciales de la composición florística. De manera especial, se estudiaron los efectos de la distancia y de un gradiente edáfico sobre la diversidad beta.

Capítulo VI: Vegetation heterogeneity and life-strategy diversity in the flora of the heterogeneous landscape of Nizanda, Oaxaca, México. E.A. Pérez-García, J.A. Meave y J.L. Villaseñor. A partir de más de 11 años de prospección biológica en la región de Nizanda, complementada con datos de 188 cuadros de muestreo (10 × 10 m) se elaboró la nueva lista florística para la región. El listado actualizado cuenta con 920 especies de plantas vasculares y en él se desglosan a las especies por tipo de vegetación y por forma biológica (formas de crecimiento, formas de vida, tipos de crecimiento y hábitos de crecimiento). Se presentan análisis de clasificación para las muestras, se hace una reclasificación de la vegetación de la región y se analizan los espectros biológicos de los conjuntos florísticos derivados de esta reclasificación.

Capítulo VII: Afinidades biogeográficas de la flora de un paisaje del trópico estacionalmente seco del sur de México. E.A. Pérez-García, J.A. Meave, J.L. Villaseñor y J.J. Morrone. El objetivo de este capítulo fue conocer las posibles afinidades biogeográficas de los componentes de la flora de Nizanda, en global y por tipo de vegetación. Se exploró la hipótesis de que a las distintas comunidades vegetales presentes en la región corresponden diversos orígenes biogeográficos. A partir de una base de datos de 44 localidades (incluyendo Nizanda) y más de 10,000 especies, se realizaron análisis de clasificación y un análisis de parsimonia cladista de endemidad. Se encontró una diferenciación entre las localidades con climas más secos respecto a los más húmedos. La división observada aparentemente corresponde a una diferenciación más ecológica que por efecto de la división de los reinos Neártico y Neotropical.

Capítulo VIII: Conclusiones. En este capítulo final se integra toda la información obtenida en la investigación, se evalúan las hipótesis generales y se presenta una discusión general. Se presenta la conclusión sobre la importancia de la heterogeneidad espacial como un determinante de la gran diversidad de la región de Nizanda. Un aspecto importante en esta discusión fue resaltar los aspectos biológicos que subyacen a la diversidad beta, como la diferenciación ecológica y la biogeográfica. Sobre este punto se hizo énfasis en las evidencias de que en la región de Nizanda el complejo vegetacional está constituido por plantas con diferentes afinidades biogeográficas.

Abstract

Patterns of floristic differentiation between communities in a complex landscape of the Isthmus of Tehuantepec were analyzed. Although the same climatic regime prevails across the entire landscape, plants show differential distributions in response to environmental heterogeneity. Previous information from this region suggested that species-level floristic differences between communities could be reflected at other biological levels. Nonetheless, the magnitude of such differentiation was unknown. This information limitation was particularly important in this system, because it has a high plant diversity (over 900 species in 90 km²), and is located on a biogeographic node. The biogeographic character of this area is given by the likely convergence of plants from the Nearctic and Neotropical realms. The biogeographic relationships of the Nizanda flora had not been quantified with accuracy. Moreover, the relationships between the growth strategies of the regional species and the plant communities in which they inhabit had not been determined, and the relationships of their growth strategies with their possible biogeographic affinities were unclear.

The central question of this thesis was to what extent the floristic distributional patterns within a complex landscape could reflect processes of biological differentiation, both at various taxonomic levels, and in relation to life histories and biogeographic affinities. The main objective was to analyze the floristic differentiation that occurs in Nizanda's landscape, since the distributional patterns of individual species, to the examination of their ecological and biogeographic determinants. The particular objectives were: (1) to analyze the distributional patterns of the vascular plants in the complex landscape of Nizanda, emphasizing the beta diversity of the system; (2) to compare the growth form, life form and growth habit spectra of the plants of this region, both in globally and by vegetation type; and (3) to explore the possible biogeographic affinities of the species of this flora, both for floristic sets corresponding to the different vegetation types, and for groups defined by life strategies. To attempt to answer the central question, the thesis was organized in the following chapters.

Chapter I: Introduction. In this chapter the aim of the study was presented and the problem was put into a theoretical and conceptual framework; in particular, the theory related to the determinants of species richness and beta diversity were revised. Also, previous information for the study area and that derived from previous research conducted there were synthesized. Finally, the hypotheses and the general objectives were established.

Chapter II: Flora and vegetation of the seasonally dry tropics in Mexico. E.A. Pérez-García, J.A. Meave and S.R.S. Cevallos Ferriz. Based on literature review, the main plant communities that occur in the Mexican seasonally dry tropics (SDT) climatic area were described. It was stated that the coexistence of several vegetation types within the same region may be generalized for the SDT. In addition, the history of the SDT flora was examined. It was determined that this flora possesses a complex and antique origin, and thus it is not a recent derivation of the flora typical of the humid tropics.

Chapter III: Coexistence and divergence of savanna and tropical dry forest in southern Mexico. *Journal of Biogeography* 33:438-447. Pérez-García, E.A. and J. Meave. The differences between the two most extended vegetation systems of the Nizanda's region, namely tropical dry forest and savanna, were examined. Three biological components of the differentiation between these two communities were analyzed: (1) a taxonomic comparison (including a higher taxa analysis); (2) a comparison of the morphological and life form spectra; and (3) a comparison of the species

frequencies in the vegetation samples. This latter analysis was extended to the genus and family levels.

Chapter IV: Diversidad β y diferenciación florística en un paisaje complejo del trópico estacionalmente seco del sur de México. In: G. Halffter, J. Soberón, P. Koleff and A. Melic (Eds.). *Sobre Diversidad Biológica: el Significado de las Diversidades Alfa, Beta y Gamma*. pp. 123-142, S.E.A., Zaragoza. Pérez-García, E.A., J. Meave and J.A. Gallardo-Cruz. Determinants of plant beta diversity at the landscape level, such as the effect of distance, soils gradients, slope aspect, and altitude, were explored. A formal numerical analysis of the floristic differentiation in the region was performed, at three levels: growth strategy, species frequency, and taxonomic hierarchical levels.

Chapter V: Floristic differentiation in continental Neotropical limestone outcrops of southern Mexico and central Brazil: a Beta diversity approach. Pérez García, E.A., A.C. Sevilha, J.A. Meave and A. Scariot. The limestone vegetation of Nizanda and that of the Paranã river watershed in central Brazil were compared. The comparison focused on the components of the quantitative structure, such as cover, basal area, and density. An accurate analysis of the spatial arrangement of the floristic composition was performed, and the effects of distance and edaphic gradient over beta diversity were examined.

Chapter VI: Vegetation heterogeneity and life-strategy diversity in the flora of the heterogeneous landscape of Nizanda, Oaxaca, México. E.A. Pérez-García, J.A. Meave and J.L. Villaseñor. Based on more than 11 years of biological prospection in the region of Nizanda, supplemented with data from 188 sampling units (10 × 10 m), an updated checklist of the vascular plants for the region was prepared. The present list includes 920 species of vascular plants. Additional information on the distribution by vegetation type for each species is given, as well as a characterization of their biological forms (growth form, life form, growth type and growth habit). A classification analysis of the samples allowed to reclassify the vegetation types occurring at Nizanda; also, an analysis of the biological spectra for the floristic sets derived from this reclassification was performed.

Chapter VII: Biogeographical affinities of the flora from a seasonally dry tropics landscape from south Mexico. E.A. Pérez-García, J.A. Meave, J.L. Villaseñor and J.J. Morrone. The aim of this chapter was to identify the possible biogeographic affinities in the flora of Nizanda, both globally (for the entire flora) and by vegetation type. It was hypothesized that the different vegetation types of the region encompass different biogeographic origins. By using a data base of 44 localities in Mexico (including Nizanda) and over 10,000 species, classification analyses were performed together with a parsimony analysis of endemism (PAE). A strong differentiation between localities from drier climates and those from moister habitats was found. Apparently this differentiation reflects an ecological specialization rather than an effect of the distinction between the Neotropical and the Nearctic realms.

Chapter VIII: Conclusion. In this chapter all the information gathered for this study was integrated, the general hypotheses are assessed, and a general discussion is presented. It was concluded that spatial heterogeneity is an overriding factor promoting a large diversity of this region. An important topic in this discussion was to highlight the biological features that underlie the beta diversity, such as the ecological and biogeographic differentiation. In particular, much emphasis was put on the evidence for the mixed biogeographic affinities among plants occurring in the vegetation complex that characterizes Nizanda's region.

Capítulo I. Introducción

La riqueza de especies de un determinado lugar depende tanto de fenómenos ecológicos como históricos (Endler, 1982; Vargas, 1993, Lortie, 2004). Ambos conjuntos de fenómenos no son mutuamente excluyentes (Gaston, 2000) y las consecuencias de cada uno de ellos sobre la diversidad de especies en una localidad son difíciles de discriminar (Cruzan y Templeton, 2000). La distribución y la abundancia actual de las especies en escalas espaciales pequeñas está controlada por fenómenos ecológicos, como las historias de vida de cada especie, el entorno comunitario, y la complejidad del medio físico (White y Hood, 2004). Por otro lado, los efectos históricos (i.e. los procesos evolutivos y biogeográficos) generalmente son detectados en una mayor escala espacial (Pielou, 1979; Ricklefs y Schluter, 1993; Briggs, 1995; MacDonald, 2003).

El paisaje, definido en términos de mesoescala (Turner, 1989; Durán *et al.*, 2002), es una unidad espacial que permite evaluar la contribución relativa de dichos determinantes de la diversidad local (i.e. los fenómenos ecológicos y los biogeográficos). Esta evaluación es más relevante en paisajes donde confluyen organismos de diferentes orígenes biogeográficos. En este sentido, la situación geográfica de México permite la convergencia de especies de dos diferentes reinos biogeográficos, el Neotropical y el Neártico (Pielou, 1979; Rzedowski, 1991; Wendt, 1998), o si se prefiere, del Holártico y del Sudamericano (Cox, 2001). Cabría señalar que esta afirmación, aunque tiene gran aceptación, no ha sido adecuadamente cuantificada y de hecho hace falta revalorarla a la luz de las nuevas evidencias del registro fósil (Cevallos-Ferriz y Ramírez, 2004; Cevallos-Ferriz y González-Torres, 2005) y de las moleculares (Pennington *et al.* 2003, Becerra, 2005).

Desde el punto de vista biogeográfico, el Istmo de Tehuantepec es interesante porque es una de las tres zonas de contacto de vegetación tropical de tierras bajas entre las dos principales vertientes oceánicas del continente americano. De esta manera, en los paisajes de Istmo los cambios en la composición florística entre distintos parches de vegetación podrían deberse a procesos ecológicos locales, pero a la vez podrían reflejar diferencias biológicas más profundas, como divergencias filogenéticas (en origen taxonómico), de estrategias de vida (formas de crecimiento, formas de vida y hábitos de crecimiento) y de orígenes biogeográficos.

Este razonamiento se sustenta en que la especiación es un proceso de divergencia entre taxones, mediante la diferenciación de caracteres morfológicos, moleculares, conductuales, etc. Así, un mayor tiempo de divergencia puede reflejarse a niveles taxonómicos superiores (Mayr 1965); no obstante, dependiendo de las fuerzas evolutivas involucradas, esta separación puede ser más o menos rápida. De esta manera, una divergencia muy fuerte a nivel morfológico que no esté acompañada de una separación a nivel taxonómico podría ser indicador de selección natural reciente. Por el contrario, una diferenciación taxonómica elevada entre comunidades, aun sin una

gran diferenciación morfológica, podría sugerir posibles orígenes biogeográficos distintos (pero con convergencias morfológicas), o al menos un gran tiempo de especiación.

El origen biogeográfico de una determinada especie puede estar relacionado con su forma de crecimiento y, por ello, con la habilidad para colonizar ciertos ambientes. Por ejemplo, Chiappy-Jhones *et al.*, 2001 encontraron que entre el componente laurásico de la vegetación de los substratos calcáreos de la Península de Yucatán y de Cuba predominan las formas arbustivas. Este resultado contradice la hipótesis de que la mayor parte de la flora laurásica que migró hacia el sur estaba compuesta principalmente de árboles del dosel (Gentry, 1982 citado en Chiappy-Jhones *et al.*, 2001). Este resultado incluye dos puntos interesantes: el primero se relaciona justamente con el hecho de que exista un componente Holártico importante en un ambiente tropical, el cual es asociado típicamente a la flora Neotropical. El segundo punto está relacionado con el hecho de que la forma de crecimiento puede ser un atributo fitogeográfico susceptible de ser seleccionado ecológicamente en un determinado ambiente. Por ello, una propiedad comunitaria, como la fisonomía (que está influenciada por la predominancia de una determinada forma de crecimiento), podría reflejar un origen biogeográfico heterogéneo para los distintos tipos de vegetación establecidos en una misma localidad.

El arreglo espacial de la diversidad biológica

El estudio de la distribución de las especies en el espacio se puede abordar bajo diferentes enfoques. Uno de los más utilizados consiste en desglosar a sus componentes en términos jerárquicos de su área de distribución, a través de los conceptos de diversidades alfa, beta y gamma (Whittaker, 1960, 1972; Balvanera *et al.*, 2002; Mac Nally *et al.*, 2004). De éstas, el marco conceptual de la diversidad beta es el más indicado para abordar los aspectos de diferenciación florística, a pesar de que existen numerosas formas de medirla e interpretarla (Wilson y Shmida, 1984; Loreau, 2000; Crist *et al.*, 2003; Mac Nally *et al.*, 2004; Schoereder *et al.*, 2004). El concepto original de diversidad beta mide las diferencias que existen entre la riqueza de especies a nivel local (alfa) respecto del nivel regional (gama; Whittaker, 1960, 1972). El concepto de diversidad beta puede adecuarse a la escala de un paisaje y permitir evaluar numéricamente las diferencias en la composición de especies, ya sea a través del índice original de Whittaker o a través de índices de similitud (Balvanera, 2002; Pérez-García, 2002; Crist *et al.*, 2003).

Para cuantificar la diversidad beta se utilizan de manera más frecuente datos binarios de presencia-ausencia (Wilson y Shmida, 1984), aunque se puede utilizar también información sobre la abundancia o biomasa de las especies (Balvanera, 1999). Las medidas de diversidad beta más usadas corresponden al recambio de especies a lo largo de gradientes ambientales (Whittaker, 1960; Wilson y Shmida, 1984; Balvanera, 1999), los cuales pueden ser altitudinales (Rau-Jamie

et al., 1998), edáficos (Smit *et al.*, 1997; Heijnis *et al.*, 1999), latitudinales o longitudinales (Mourelle y Ezcurra, 1997; Qian *et al.*, 1998), de precipitación pluvial (Bowman, 1996), o de profundidad (Gray, 2000), entre otros. Asimismo, las pendientes de las curvas de acumulación de especies en la relación que éstas guardan con el área se utilizan como medidas de la diversidad beta (Rosenzweig, 1997; Kitayama, 1996). Existen también planteamientos que contrastan el carácter multiplicativo (o de escalamiento) respecto al aditivo de la diversidad beta (Crist *et al.*, 2003; Kiflawi y Spencer, 2004).

A pesar de que la definición original de la diversidad beta incorporaba de manera explícita el efecto espacial (Whittaker, 1960), este concepto ha sido utilizado también para evaluar el efecto temporal sobre la composición de especies en una misma área, como los cambios en la composición por efecto de la estacionalidad (DeVries *et al.*, 1997) o en una dinámica sucesional (Kappelle *et al.*, 1995). De igual forma, los índices de diversidad beta se han utilizado para evaluar el efecto de los disturbios antropogénicos sobre la composición de especies (Mehta *et al.*, 1997; Zhang, 1998). Debido a la variedad de formas de medir la diversidad beta y de la manera en que ésta es conceptualizada, es conveniente plantear que en este trabajo se utiliza a dicho concepto como una manera de medir el grado de diferenciación florística en el espacio. Este planteamiento laxo del concepto permite explorar algunos de los factores que explican la diversidad beta, por ejemplo, los gradientes ambientales (edáficos o altitudinales) y la separación espacial.

Esta tesis centró en el estudio de los arreglos espaciales de la diversidad florística en un paisaje complejo del sur de México. En este paisaje se ha registrado una fuerte diferenciación fisonómica que se catalogó en siete tipos de vegetación primaria, basados en que la morfología de las especies dominantes es muy contrastante entre estas comunidades (Pérez-García *et al.*, 2001, Pérez-García y Meave, 2006). Por ello, en esta investigación se buscó responder la siguiente pregunta central: **en qué medida los patrones espaciales de distribución florística en un paisaje pueden reflejar procesos de diferenciación biológica, tanto a niveles taxonómico, de historias de vida, como de afinidad biogeográfica.**

Antecedentes

El Istmo de Tehuantepec, además de ser una zona de contacto de diversos contingentes de especies, también cuenta con un componente endémico notable (Pérez-García *et al.*, 2001, García Mendoza, 2004). No obstante de su función como punto de encuentro de especies, este istmo también es una considerable barrera para organismos de alta montaña (Peterson *et al.*, 1999). El Istmo de Tehuantepec no sólo es el sitio más estrecho de Norteamérica entre los océanos Atlántico y Pacífico, sino que además es el único corredor de baja altura entre estas dos vertientes

en la región. De hecho, sólo existen otros dos puntos equivalentes en todo el continente americano, el Istmo de Panamá y el del Papagayo (Nicaragua).

En el Istmo de Tehuantepec una de las regiones más interesantes desde el punto de vista biológico, por su gran riqueza y particular composición de especies, lo constituye la región de Nizanda (Pérez-García *et al.*, 2001). Nizanda se sitúa en una región conocida como “Paso de Chivela”, debido al flujo importante de viento que tiene lugar ahí (Romero-Centeno y Zavala-Hidalgo, 2003), y marca la transición entre la Serranías Centrales del Istmo y la Planicie Costera de Tehuantepec (Williams, 1939). La región de Nizanda se ubica en la vertiente del Pacífico del Istmo de Tehuantepec, en el Distrito de Juchitán (Oaxaca). Su clima es cálido, subhúmedo y marcadamente estacional (Pérez-García *et al.*, 2001). En esta región el paisaje está dominado por lomeríos de filitas de baja altitud (< 200 m s.n.m.), pero se presentan algunos afloramientos calcáreos dentro de la matriz de rocas metamórficas (Pérez-García y Meave, 2004). La heterogeneidad ambiental generada por las variaciones en la litología, el relieve, la profundidad del suelo, el drenaje y la disponibilidad de agua, así como por los diferentes regímenes de disturbio, explican en gran medida la variabilidad en la vegetación regional. En la región de estudio existe una gran variación de comunidades vegetales, las cuales se pueden catalogar al menos de siete tipos de vegetación primaria, aunque algunas de ellas se encuentran muy restringidas y presentan pocas especies. En claro contraste, la selva baja caducifolia, que es el tipo de vegetación más extendido, presenta el mayor número de especies y la mayor variación entre comunidades de un mismo tipo vegetacional (Pérez-García *et al.*, 2001).

Meave y Pérez-García (2000) describieron una clara diferenciación florística entre las comunidades estudiadas y encontraron que ninguna de las 740 especies, registradas en ese momento, se distribuía en todos los tipos de vegetación reconocidos. Otro estudio realizado en la misma región, pero restringido a la vegetación de los afloramientos calcáreos, mostró que las diferencias florísticas van acompañadas de diferencias notables en atributos de la vegetación (Pérez-García y Meave, 2004). Por ejemplo, se encontró que en los sitios desprovistos de suelo predominan las plantas crasicaules espinosas y las suculentas rosetófilas; además, se encontró que la riqueza y la abundancia de monocotiledóneas es mayor en estos sitios, mientras que grandes grupos florísticos están ausentes de ellos, como las hierbas graminoides (Poaceae y Cyperaceae) y las leguminosas herbáceas y rastreras (Pérez-García, 2002; Pérez-García y Meave, 2004).

En claro contraste, López-Olmedo (2001) encontró que en las sabanas de la región, ubicadas a unas cuantas centenas de metros de los afloramientos calcáreos, las hierbas graminoides son las plantas dominantes. La presencia de plantas de lento crecimiento, la existencia de un gran contingente de especies exclusivas, las cuales no se comparten ni siquiera con la vegetación secundaria, así como ecotonos con la vegetación circundante relativamente constantes en el tiempo permiten considerar a las sabanas como un tipo de vegetación primario en la región. Análisis preliminares de la fitogeografía de la sabana ha mostrado que ésta presenta

más afinidad con la Depresión Central de Chiapas y con el Valle de Tehuacán que con las vertientes del Atlántico (Veracruz, Tabasco y Belice) y del Pacífico (Guerrero y Jalisco; López-Olmedo *et al.*, 2001). Por el contrario, Lebrija-Trejos (2001) señaló la afinidad de las especies de la vegetación ribereña de Nizanda con la de selvas húmedas de la vertiente atlántica, aunque reconoció que muchas de las especies de su sistema de estudio son exclusivas de ambientes ribereños, adaptadas a condiciones de inundación frecuente.

La información florística recabada en Nizanda indica que existe una gran diferenciación florística en el espacio (Pérez-García *et al.*, 2001, Gallardo-Cruz *et al.*, 2005; Pérez-García *et al.*, 2005). Por ello, es razonable esperar que la caracterización de los componentes de cada comunidad vegetal permita identificar algunos de los procesos ecológicos involucrados en la diferenciación entre comunidades, particularmente en la segregación de atributos vegetativos y de linaje. Esta segregación puede reflejar la existencia de historias evolutivas diferentes, lo cual puede inferirse en términos de sus relaciones biogeográficas y de los espectros morfológicos de las especies presentes en los distintos tipos de vegetación. Basados en estas consideraciones teóricas y en las particularidades que ofrece este sistema de estudio, el presente proyecto tiene como **objetivo general** analizar la diferenciación florística del paisaje de Nizanda, tanto de los patrones de distribución espacial de las especies y algunos de sus determinantes ecológicos, como de algunos aspectos históricos y del linaje. Para alcanzar este objetivo general se perseguirán los siguientes objetivos particulares:

- 1.- Analizar la distribución espacial de las especies de plantas vasculares en el paisaje complejo de Nizanda, haciendo énfasis en la diversidad beta del sistema.
- 2.- Evaluar las diferencias taxonómicas a nivel jerárquico (especies, géneros y familias) entre las comunidades vegetales presentes en la región de estudio.
- 3.- Comparar los espectros de formas de crecimiento, formas de vida y hábitos de crecimiento para las especies de plantas de la región de Nizanda.
- 4.- Determinar si existen diferencias en la afinidad biogeográfica entre los distintos conjuntos florísticos del sistema de estudio.

Hipótesis

Como hipótesis general se planteó que entre más distintas sean las comunidades respecto a su fisonomía los espectros de formas biológicas de sus especies serán más distintos y por lo tanto las discrepancias en las historias evolutivas serán mayores. De esta manera, se espera que exista una diferenciación que corresponda a distintos niveles de la jerarquía taxonómica, lo que a su vez

podría reflejarse también en diferentes afinidades fitogeográficas para cada conjunto florístico de la región de Nizanda.

De manera más particular, con respecto a la similitud fitogeográfica se espera que las comunidades más mesofíticas tengan mayor afinidad con localidades de la vertiente atlántica, mientras que la selva baja caducifolia la tendrá con regiones ubicadas en la costa del Pacífico mexicano (Lott y Atkinson, 2002). Para las sabanas es difícil hacer una predicción clara, pero si su flora es Neotropical, se puede esperar una mayor similitud con la vertiente atlántica y con Centroamérica. Para las comunidades xerofíticas se espera una marcada similitud con regiones semiáridas del centro de México. Si esto último ocurre, se tendrán más elementos para sustentar la hipótesis de que existió una región árida más extensa que conectaba a estas últimas regiones con el Istmo vía la cuenca del Río Tehuantepec (Acosta-Castellanos, 1992).

Contenido de la tesis

Además de este capítulo introductorio (Capítulo I), la tesis contiene siete más. Los primeros seis capítulos tienen formato de artículo científico, con su propia introducción, métodos y discusión. Si bien en cada uno de ellos se aborda un tema específico, todos estarán relacionados con el objetivo central de la tesis. A continuación se enumeran los capítulos de la tesis y se hace una breve descripción de su contenido.

Capítulo II: Flora and vegetation of the seasonally dry tropics in Mexico. E.A. Pérez-García, J.A. Meave y S.R. Cevallos Ferriz. A partir de una revisión bibliográfica, se revisan las principales comunidades vegetales presentes en el área climática del trópico subhúmedo, señalando la presencia de numerosos tipos de vegetación que coexisten en una misma región como una generalidad en el trópico estacionalmente seco (TES). Se examina la historia de la flora del TES y se concluye que su origen es complejo y antiguo, y no una derivación reciente de la flora del trópico húmedo. Por otro lado, se analiza el origen de la flora de las zonas a partir de ancestros que vivieron en el TES.

Capítulo III: Coexistence and divergence of savanna and tropical dry forest in southern Mexico. *Journal of Biogeography* 33:438-447. Pérez-García, E.A. y J. Meave: Se compararon las diferencias en la flora de los dos sistemas más extensos de la región de Nizanda, la selva baja caducifolia y la sabana. Se analizaron tres aspectos biológicos de la diferenciación entre estas dos comunidades: (1) una comparación taxonómica (incluyendo el análisis de los taxones superiores); (2) una comparación de los espectros morfológicos y de formas de vida; y (3) una comparación de la frecuencia de aparición de las especies en las muestras de vegetación. Este último análisis se extendió a nivel de género y de familia.

Capítulo IV: Diversidad β y diferenciación florística en un paisaje complejo del trópico estacionalmente seco del sur de México. En: G. Halffter, J. Soberón, P. Koleff y A. Melic (Eds.). *Sobre Diversidad Biológica: el Significado de las Diversidades Alfa, Beta y Gamma*. pp. 123-142, S.E.A., Zaragoza. Pérez-García, E.A., J. Meave y J.A. Gallardo-Cruz. Se analizaron aspectos de la diferenciación florística en la región de Nizanda. Se exploraron algunos determinantes de la diversidad beta a nivel del paisaje, como los efectos de la distancia, los gradientes edáficos, la orientación de la ladera y la altitud, sobre la diferenciación florística. Se presenta un análisis numérico formal de la diferenciación florística de la región de Nizanda, a nivel de formas de crecimiento, de frecuencia de aparición de especies y de la jerarquía taxonómica.

Capítulo V: Floristic differentiation in continental Neotropical limestone outcrops of southern Mexico and central Brazil: a Beta diversity approach. Pérez García, E.A., A.C. Sevilha, J.A. Meave y A. Scariot. Se hizo una comparación de la vegetación de los afloramientos calcáreos de Nizanda y los de la cuenca del río Paranã. En particular se compararon algunos aspectos de la estructura cuantitativa, como la cobertura, el área basal y la densidad. Se hizo un análisis detallado de los arreglos espaciales de la composición florística y, de manera especial, se estudiaron los efectos de la distancia y de un gradiente edáfico sobre la diversidad beta. Un aspecto importante que se buscó a través de esta comparación fue establecer grados de generalidad en la diferenciación biológica en distintas comunidades del trópico estacionalmente seco de la región Neotropical.

Capítulo VI: Vegetation heterogeneity and life-strategy diversity in the flora of the heterogeneous landscape of Nizanda, Oaxaca, México. E.A. Pérez-García, J.A. Meave, J.L. Villaseñor, J.A. Gallardo-Cruz y E. Lebrija-Trejos. A partir de más de 11 años de prospección biológica en la región de Nizanda, complementada con datos de 188 cuadros de muestreo (10×10 m) se elaboró la nueva lista florística para la región. El listado actualizado cuenta con 920 especies de plantas vasculares y en él se desglosan a las especies por tipo de vegetación y por forma biológica (formas de crecimiento, formas de vida, tipos de crecimiento y hábitos de crecimiento). Se presentan análisis de clasificación para las muestras, se hace una reclasificación de la vegetación de la región y se analizan los espectros biológicos de los conjuntos florísticos derivados de esta reclasificación.

Capítulo VII: Afinidades biogeográficas de la flora de un paisaje del trópico estacionalmente seco del sur de México. E.A. Pérez-García, J.A. Meave, J.L. Villaseñor y J.J. Morrone. El objetivo de este capítulo fue conocer las posibles afinidades biogeográficas de los componentes de la flora de Nizanda, en global y por tipo de vegetación. Se exploró la hipótesis de que a las distintas comunidades vegetales presentes en la región corresponden diversos orígenes biogeográficos. A partir de una base de datos de 44 localidades (incluyendo Nizanda) y más de 10,000 especies, se hicieron análisis de clasificación (Método de Ward con distancias

euclidianas) y un análisis de parsimonia cladista de endemidad (PAE). Se encontró una diferenciación entre las localidades con climas más secos respecto a los más húmedos. La división observada aparentemente corresponde a una diferenciación más ecológica que por efecto de la división de los reinos Neártico y Neotropical.

Capítulo VIII: Discusión y conclusiones generales. En este capítulo se presenta una integración de la información recabada, se evaluaron las hipótesis y los objetivos planteados en la introducción. Se discute la importancia de la heterogeneidad espacial como un determinante de la gran diversidad de la región de Nizanda. Un aspecto importante en esta discusión fue resaltar los aspectos biológicos que subyacen a la diversidad beta, como la diferenciación ecológica y la biogeográfica, y se hace un cuestionamiento sobre la pertinencia de la separación de la flora de Nizanda en lo particular, y de la mexicana en general, en dos reinos biogeográficos diferentes.

Literatura citada

- Acosta-Castellanos, S. 1992. *La Parte Alta de la Cuenca del Río Tehuantepec, Oaxaca: Flora, Comunidades y Relaciones Fitogeográficas*. Tesis de Maestría en Ciencias, Escuela Nacional de Ciencias Biológicas, Instituto Politécnico Nacional. México, D.F. 82 pp.
- Balvanera, P. 1999. *Diversidad Beta, Heterogeneidad Ambiental y Relaciones Espaciales en una Selva Baja Caducifolia*. Tesis de Doctorado en Ecología. UACPyP, Universidad Nacional Autónoma de México, México, D.F. 119 pp.
- Balvanera, P., E. Lott, G. Segura, C. Siebe y A. Islas. 2002. Patterns of β -diversity in a Mexican tropical dry forest. *Journal of vegetation Science* 13:145-158.
- Becerra, J.X. 2005. Timing the origin and expansion of the Mexican tropical dry forest. *Proceedings of the Natural Academy of Sciences USA* 102: 10919-10923.
- Bowman, D.M. 1996. Diversity patterns of woody species on a latitudinal transect from the monsoon tropics to desert in the Northern Territory, Australia. *Australian Journal of Botany*, 44:571-580.
- Briggs, J.C. 1995. *Global Biogeography. Developments in Palaeontology and Stratigraphy* 14. Elsevier. Amsterdam. 453 pp.
- Cedano, M. y M. Harker. 2000. Listado florístico preliminar del volcán Ceboruco, Nayarit, México. *Boletín del Instituto de Botánica*, 8(1-2):137-168.
- Cerros-Tlatilpa, R. y A. Espejo-Serna. 1998. Contribución al estudio florístico de los cerros El Sombrerito y Las Mariposas (Zoapapalotl) en el municipio de Tlayacapan, Morelos, México. *Polibotánica* 8: 29-46.
- Cevallos-Ferriz, S.R. y E.A. González-Torres. 2005. Geological setting and phytodiversity in Mexico. En: Vega F.J., T.G. Nyborg, M.C. Perrilliat, M. Montellano-Ballesteros, S.R. Cevallos-Ferriz y S.A. Quiroz-Barroso. *Studies on Mexican Paleontology*. Págs. 1-18. Springer. Amsterdam.
- Cevallos-Ferriz, S.R. y J.L. Ramírez. 2004. Bosquejo de la evolución florística. En: García Mendoza, A.J., M.J. Ordóñez y M. Briones-Salas (eds.). *Biodiversidad de Oaxaca*. Pp. 87-104. Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México, Fondo Oaxaqueño para la Conservación de la Naturaleza y World Wildlife Fund. México, D.F.

- Chiappy-Jhones, C., V. Rico-Gray, L. Gama y L. Giddings. 2001. Floristic affinities between the Yucatán Peninsula and some karstic areas of Cuba. *Journal of Biogeography* 28:535-542.
- Colwell, R.K. 2001. EstimateS, Version 6.0b1. Programa de cómputo. University of Connecticut. <http://viceroy.eeb.uconn.edu/estimates>
- Crist, T.O., J.A. Veech, J.C. Gering y K.S. Summerville. 2003. Partitioning species diversity across landscapes and regions: A hierarchical analysis of α , β , and γ diversity. *The American Naturalist* 162:734-743.
- Cox, C.B. 2001. The biogeographic regions reconsidered. *Journal of Biogeography* 28:5121-523.
- Cruzan, M.B. y A.R. Templeton. 2000. Paleoecology and coalescence: phylogeographic analysis of hypotheses from the fossil record. *Trends in Ecology and Evolution* 15:491-496.
- DeVries, P.J., D. Murray y R. Lande. 1997. Species diversity in vertical, horizontal and temporal dimensions of a fruit-feeding butterfly community in an Ecuadorian rainforest. *Biological Journal of the Linnean Society*, 62:343-364.
- Diego-Pérez, N. 2000. *Estudios Florísticos de Guerrero No. 10. Lagunas Playa Blanca, El Potosí, Salinas del Cuajo y zonas circundantes*. N. Diego-Pérez y R. Fonseca (Editores). Facultad de Ciencias, UNAM. México. 33 pp.
- Diego-Pérez, N. y L. Lozada-Pérez. 1994. *Estudios Florísticos de Guerrero No. 3. Laguna de Tres Palos*. N. Diego-Pérez y R. Fonseca (Editores). Facultad de Ciencias, UNAM. México. 29 pp.
- Durán, E., L. Galicia, E. Pérez-García y L. Zambrano. 2002. El paisaje en ecología. *Ciencias* 67:44-50.
- Endler, J.A. 1982. Problems in distinguishing historical from ecological factors in Biogeography. *American Zoology* 22:441-452.
- Fernández, R., C. Rodríguez, M.L. Arreguín, A. Rodríguez. 1988. Listado florístico de la Cuenca del Río Balsas, México. *Polibotánica* 9:1-151.
- Fonseca, R.M. y L. Lozada-Pérez. 1993. *Estudios Florísticos de Guerrero No. 1. Laguna de Coyuca*. N. Diego-Pérez y R. Fonseca (Editores). Facultad de Ciencias, UNAM. México. 23 pp.
- Gallardo, C. 1996. *Estudios Florísticos de Guerrero No. 8. Parque Ecológico La Vainilla*. N. Diego-Pérez y R. Fonseca (Editores). Facultad de Ciencias, UNAM. México. 61 pp.
- Gallardo-Cruz, J.A., J.A. Meave y E.A. Pérez-García. 2005. Estructura, composición y diversidad de la selva baja caducifolia del Cerro Verde, Nizanda (Oaxaca), México. *Boletín de la Sociedad Botánica de México* 76:19-35.
- Gaston, K.J. 2000. Global patterns in biodiversity. *Nature* 405:220-227.
- García-Mendoza, A.J. 2004. Integración del conocimiento florístico del estado. En: A.J. García-Mendoza, M.J. Ordóñez y M. Briones-Salas (eds.). *Biodiversidad de Oaxaca*. Pp. 305-325. Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México, Fondo Oaxaqueño para la Conservación de la Naturaleza y World Wildlife Fund. México, D.F.
- Gray, J.S. 2000. The measurement of marine species diversity, with an application to the benthic fauna of the Norwegian continental shelf. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 250:23-49.
- Gual, M. 1995. *Estudios Florísticos de Guerrero No. 6. Cañón del Zopilote (Área Ventana Vieja)*. N. Diego-Pérez y R. Fonseca (Editores). Facultad de Ciencias, UNAM. México. 39 pp.
- Heijnis C.E., A.T. Lombart, R.M. Cowling y P.G. Desmet. 1999. Picking up the pieces: a biosphere framework for a fragmented landscape: the coastal lowlands of the Western Cape, South Africa. *Biodiversity and Conservation*, 8:471-496.

- Ibarra-Manríquez, G., J.L. Villaseñor, R. Durán y J.A. Meave. 2002. Biogeographical analysis of the tree flora of the Yucatan Peninsula. *Journal of Biogeography*, 29:17-29.
- Kappelle, M., P.A. Peer y R.A. De Vries. 1995. Changes in diversity along a successional gradient in a Costa Rican upper montane *Quercus* forest. *Biodiversity and Conservation*, 4:10-34.
- Kent M. y Coker P. 2003. *Vegetation Description and Analysis: A Practical Approach*. John Wiley & Sons. Nueva York.
- Kiflawi M. y M. Spencer. 2004. Confidence intervals and hypothesis testing for beta diversity. *Ecology*, 85:2895-2900.
- Kitayama, K. 1996. Patterns of species diversity on an oceanic versus a continental island mountain. A hypothesis on species diversification. *Journal of Vegetation Science*, 7:879-888.
- Lebrija-Trejos, E.E. 2001. *Análisis Estructural de la Vegetación Ribereña en la Región de Nizanda, Oaxaca, México*. Tesis de Licenciatura en Biología. Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México. México, D.F. 133 pp.
- López-Olmedo, L.I. 2001. *Estructura y Composición Florística de las Sabanas de la Región de Nizanda y Chivela, Istmo de Tehuantepec (Oaxaca), México*. Tesis de Licenciatura en Biología. Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México. México, D.F. 74 pp.
- López-Olmedo, L.I.; A. Osnaya; J. Meave y E.A. Pérez-García. 2001. Análisis estructural y fitogeográfico de las sabanas de la región de Nizanda-Chivela, Oaxaca, México. XV Congreso Mexicano de Botánica, Querétaro.
- Loreau, M. 2000. Are communities saturated? On the relationship between α , β and γ diversity. *Ecology Letters* 3:73-76.
- Lortie, C.J., R.W. Brooker, P. Choler, Z. Kikvidze, R. Michalet, F.I. Pugnaire y R.M. Callaway. 2004. Rethinking plant community theory. *Oikos*. 107:433-438.
- Lott, E.J. 1985. *Listados Florísticos de México III. La Estación de Biología Chamela, Jalisco*. Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México, México D.F.
- Lott, E.J. 1993. Annotated checklist of the vascular flora of the Chamela Bay region, Jalisco, Mexico. *Occasional Papers of the California Academy of Sciences*, 148:1-60.
- Lott, E.J. y T.H. Atkinson. 2002. Biodiversidad y Fitogeografía de Chamela-Cuitxmala, Jalisco. En: F.A. Nogera, J. Vega y M. Quesada (Eds.). *Historia Natural de Chamela*. Instituto de Biología. Universidad Nacional Autónoma de México, México, D.F. Págs. 83-97.
- Lozada, L. 1994. *Estudios Florísticos de Guerrero No. 2. Laguna de Mitla*. N. Diego-Pérez y R. Fonseca (Editores). Facultad de Ciencias, UNAM. México. 44 pp.
- MacDonald, G. 2003. *Biogeography. Introduction to Space, Time and Life*. John Wiley & Sons, Inc. E.U.A. 518 pp.
- Mac Nally, R., E. Fleishman, L.P. Bulluck y C.J. Betrus. 2004. Comparative influence of spatial scale on beta diversity within regional assemblages of birds and butterflies. *Journal of Biogeography* 31: 917-929.
- Magurran, A.E. 1988. *Ecological Diversity and Its Measurement*. Princeton University Press. Princeton. 179 pp.
- Mayr, E. 1965. What is a fauna? *Zool. Jb. Syst.* 92:473-486.
- Meave, J. y E.A. Pérez-García. 2000. *Estudio de la diversidad florística de la región de Nizanda, Istmo de Tehuantepec, Oaxaca (Proyecto L085)*. Informe final inédito presentado a la CONABIO. Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México. México, D.F.

- Mehta, J.P., S.C. Tiwari y B.S. Bhandari. 1997. Phytosociology of woody vegetation under different management regimes in Garhwal Himalaya. *Journal of Tropical Forest Science*, 10:24-34.
- Mourelle, C. y E. Ezcurra. 1997. Differentiation diversity of Argentine cacti and its relationship to environmental factors. *Journal of Vegetation Science*, 8:547-558.
- Mueller-Dombois, D. y H. Ellenberg. 1974. *Aims and Methods of Vegetation Ecology*. John Wiley & Sons. Nueva York. 547 pp.
- Pennington, R.T., D.E. Prado y C.A. Pendry. 2000. Neotropical seasonally dry forest and Quaternary vegetation changes. *Journal of Biogeography*, 27:261-273.
- Pennington, R.T., M. Lavin, C. Pendry, C. Skema y D. Prado. 2003. The biogeographic history of neotropical savannas and seasonally dry forests: Insights from molecular phylogenies. Libro de resúmenes del congreso internacional "Tropical Savannas and Seasonally Dry Forests: Ecology, Environment and Development". ECTF-Royal Botanic Garden Edinburgh-University of Edinburgh. Edimburgo, Escocia. Págs. 37-38.
- Peralta, S. 1995. *Estudios Florísticos de Guerrero No. 5. Cañón del Zopilote (Área Papalotepec)*. N. Diego-Pérez y R. Fonseca (Editores). Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México. México, D.F. 37 pp.
- Peralta-Gómez, S., N. Diego-Pérez y M. Gual-Díaz. 2000. *Listados Florísticos de México XIX. La Costa Grande de Guerrero*. Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México. México, D.F. 44 pp.
- 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 en Ecología Básica. Universidad Nacional Autónoma de México. México, D.F. 154 pp.
- Pérez-García, E.A. y J.A. Meave. 2004. Heterogeneity of xerophytic vegetation of limestone outcrops in a tropical deciduous forest region. *Plant Ecology* 175:147-163.
- Pérez-García, E.A. y J.A. Meave. 2006. Coexistence and divergence of tropical dry forests and savannas in southern México. *Journal of Biogeography* 33:438-447.
- Pérez-García, E.A., J. Meave y C. Gallardo. 2001. Vegetación y flora de la región de Nizanda, Istmo de Tehuantepec, Oaxaca. *Acta Botanica Mexicana* 56:19-88.
- Pérez-García, E.A., J.A. Meave y J.A. Gallardo-Cruz. 2005. Diversidad β y diferenciación florística en un paisaje complejo del trópico estacionalmente seco del sur de México. En: G. Halffter, J. Soberón, P. Koleff y A. Melic. *Sobre Diversidad Biológica: el Significado de las Diversidades Alfa, Beta y Gamma*. Pp. 123-142. Sociedad Entomológica Aragonesa y CONABIO. Zaragoza.
- Peterson, A.T., J. Soberón, y V. Sánchez-Cordero. 1999. Conservatism of ecological niches in evolutionary time. *Science* 285:1265-1267.
- Pielou, E.C. 1979. *Biogeography*. John Wiley & Sons. Nueva York. 352 pp.
- Puig, H. 1972. La sabana de Huimanguillo, Tabasco, México. *Memorias de Symposia del I Congreso Latinoamericano y V Mexicano de Botánica*. Pp. 389-411.
- Qian, H., K. Klinka y G.J. Kayahara. 1998. Longitudinal patterns of plant diversity in the North American boreal forest. *Plant Ecology*, 138:161-178.
- Rau-Jamie, R., C. Zuleta, A. Gantz, F. Saiz, A. Cortés, L. Yates, A. Spotorno y E. Couve. 1998. Biodiversity of arthropods and terrestrial vertebrates of the Chile's Norte Grande. *Revista Chilena de Historia Natural*, 71:527-554.

- Reyes-García, A. y M. Sousa. 1997. *Listados Florísticos de México XVII. Depresión Central de Chiapas: La Selva Baja Caducifolia*. Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México. México, D.F., 41 pp.
- Ricklefs, R.E. y D. Schluter 1993. Species diversity: Regional and historical influences. En: R.E. Ricklefs y D. Schluter (Ed.). *Species Diversity in Ecological Communities: Historical and Geographical Perspectives*. Pp. 350-363. The University of Chicago Press. Chicago.
- Romero-Centeno R. y Zavala-Hidalgo J. 2003. Isthmus of Tehuantepec wind climatology and ENSO signal. *Journal of Climate* 16:2628-2638.
- Rosenzweig, M.L. 1997. *Species diversity in space and time*. Cambridge University Press. Cambridge. 436 pp.
- Rzedowski, J. 1991. Diversidad y orígenes de la flora fanerogámica de México. *Acta Botanica Mexicana* 14:3-21.
- Santana-Michel, F.J., B.F. Benz., E.J. Cevallos, M.E. Muñoz y A.J.J. Rosales. 1996. *Diversidad y riqueza florística de un bosque tropical subcaducifolio de la reserva de la biosfera "Sierra de Manantlán", Jalisco, México*. Resúmenes, V Reunión nacional sobre investigaciones etnobotánicas en selva baja caducifolia en México. 21-24 de febrero, Tuxtla Gutiérrez, Chiapas. 4
- Schoereder, J.H., C. Galbiati, C.R. Ribas, T.G. Sobrinho, C.F. Sperber, O. DeSouza y C. Lopes-Andrade. 2004. Should we use proportional sampling for species-area studies? *Journal of Biogeography* 31:1219-1226.
- Smit, C.M., G.J. Bredenkamp, N. van Rooyen, A.E. van Wyk y J.M. Combrinck. 1997. Vegetation of the Witbank Nature Reserve and its importance of threatened Rocky Highveld Grassland. *Koedoe*, 40:85-104.
- Téllez, O. y Cabrera. 1987. *Listados Florísticos de México VI. Flórmula de la isla de Cozumel, Q. R.* Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México. México, D.F.
- Téllez, O., G. Flores, A. Martínez, R.E. González, G. Segura, R. Ramírez, A Domínguez e I. Calzada. 1995. *Listados Florísticos de México XII. Flora de la Reserva Ecológica Sierra de San Juan, Nayarit, México*. Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México, México, D.F.
- Torres-Colín, R., L. Torres-Colín, P. Dávila-Aranda y J.L. Villaseñor-Ríos 1997. *Listados Florísticos de México XVI. Flora del Distrito de Tehuantepec, Oaxaca*. Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México. México, D.F. 68 pp.
- Turner, M.G. 1989. Landscape ecology: the effect of pattern on process. *Annual Review of Ecology and Systematics* 20:171-197.
- Vargas, J.M. 1993. Siete pecados capitales en Biogeografía. *Zoologica baetica* 4:39-56.
- Verduzco, C., y L.C. Rodríguez. 1995. *Estudios Florísticos de Guerrero No. 4. El Rincón de la Vía*. N. Diego-Pérez y R. Fonseca (Editores). Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México. México, D.F. 43 pp.
- Wendt, T. 1998. Composición, afinidades florísticas y orígenes de la flora arbórea del dosel de los bosques tropicales húmedos de la vertiente mexicana del Atlántico. En T.P., Ramamoorthy, R. Bye, A. Lot y J. Fa (compiladores). *Diversidad biológica de México. Orígenes y distribución*. Pp. 581-664. Universidad Nacional Autónoma de México. México D.F.
- Williams, L. 1939. Árboles y arbustos del Istmo de Tehuantepec, México. *Lilloa* 4:137-171.
- Wilson, M.V. y A. Shmida. 1984. Measuring beta diversity with presence-absence data. *Journal of Ecology* 72:1055-1064.

- White, D.A. y C.S. Hood. 2004. Vegetation patterns and environmental gradients in tropical dry forests of the northern Yucatan Peninsula. *Journal of Vegetation Science* 15:151-160.
- Whittaker, R.H. 1960. Vegetation of the Siskiyou Mountains, Oregon and California. *Ecological Monographs* 30:279-338.
- Whittaker, R.H. 1972. Evolution and measurement of species diversity. *Taxon* 21:213-251.
- Zhang, W. 1998. Changes in species diversity and canopy cover in steppe vegetation in Inner Mongolia under protection from grazing. *Biodiversity and Conservation*, 7:1365-1381.

Capítulo II. Flora and vegetation of the seasonally dry tropics in Mexico

Eduardo A. Pérez-García, Jorge A. Meave and Sergio R. S. Cevallos-Ferriz

Circumscription of the seasonally dry tropics

The term ‘seasonally dry tropics’ (SDTs) is usually applied to those low elevation intertropical regions (< 1400 m a.s.l.) where the existence of a well defined dry season is observed (Mooney et al., 1995; Gentry, 1995). SDTs are present in all continents with tropical regions and they cover a larger area than the wet tropics (Mooney et al., 1995). The length of the dry season in the SDTs is highly variable, normally extending between four and six months. Total annual precipitation generally ranges from 500 to 1800 mm (Gentry, 1995), although values as low as 300 mm have been reported (Trejo, 1996, 1998), and it displays a large inter-annual variability. Rainfall is strongly concentrated in summer months due to the over-heating of the land relative to the adjacent sea, eventually causing the reversal of wind flow patterns (García, 1988). In India this phenomenon is known as ‘monsoon’ (or monsoon regime), but this term has also been used in similar ecosystems in the rest of the world (Bowman, 1996). In SDTs sub-zero temperatures are lacking; their minimum mean annual bio-temperature is 17°C (Murphy and Lugo, 1995), and it ranges between 18 and 26°C, but being most frequently within the much narrower range of 22–24°C (Trejo, 1996, 2005). In Mexico, prevailing climates in the SDTs region are Aw, Am, Cwa, BSh, and BW (Miranda and Hernández-X., 1963; Rzedowski, 1978; García, 1988; Trejo, 1996).

Circumscription of SDTs is not always straightforward, despite the apparently simple above-stated criterion. This is mainly so because the farther away one site is from the equator, the stronger is its seasonality. Any low-elevation site located within the intertropical belt, but sufficiently distant from the equator, is bound to form part of the SDTs. Similarly, some areas located near to the intertropical region may experience some of the typical SDTs environmental characteristics. For example, typical SDTs vegetation in Mexico may extend beyond the limits of the tropical regions, as far north as 28° N in San Javier, Sonora (Martínez-Yrizar et al., 2000, Búrquez and Martínez-Yrizar, 2004). A similar phenomenon is observed with respect to elevation, particularly in the drier areas (Arriaga and León, 1989; Rundel and Boonpragob, 1995), and in environments with continental climates, for example in the Bajío region of Central Mexico (Trejo, 1996). In Mexico, typical SDTs vegetation has been reported for elevations as high as 1500 m (Cerros-Tlatilpa and Espejo-Serna, 1998; Camacho-Rico et al., 2006) or even above 2000 m a.s.l. (Trejo, 1996).

Setting the boundaries of the SDTs in terms of the presence of foliage in plants is also troublesome, since the limits between varying degrees of deciduousness are arbitrary and difficult

to assess in the field (Scariot and Sevilla, 2005). Besides, leaf fall is known to be very sensitive to the total amount and distribution of the rain in a given year (Martínez and Galindo-Leal, 2002). Nonetheless, even for the most equatorial tropical systems it is generally possible to distinguish between a humid (moist/rain) forest and a dry (deciduous) forest, as it is equally easy to differentiate between lowland and montane vegetation. Therefore, attempting to establish a distinction between these two major ecosystems seems reasonable, even while admitting that no single variable of the physical environment will ever allow to unequivocally set a natural, clear-cut limit between them.

Species densities in SDTs are typically lower than in tropical humid forests (Bongers et al., 1988; Gentry, 1995; Valle-Doménech, 2000). Species richness in SDTs peaks near the equator and gradually decreases towards higher latitudes (Gentry, 1995; Gaston, 2000). However, at some localities, mostly in the deciduous forest region of western Mexico, species richness may be particularly large, having a large endemic component (Lott, 1985, 1993; Lott and Atkinson, 2002). This biogeographic feature justifies by itself not treating the SDTs flora as a depauperate subset of the flora of the humid tropics (Toledo Rizzini, 1997; Gentry, 1995; Becerra, 2005). This assertion is further supported by the fossil record, which suggests that the more humid tropical systems pre-date those sub-humid ones. It may therefore be expected that observations based on extant and fossil plants will allow identifying relevant attributes of the SDTs flora of the Neotropics, particularly in its Mexican portion.

Some studies conducted in the Mexican SDTs have analysed vegetation types that are not really typical of a tropical climate. This has been so because several of these studies are confined to politically delimited areas or by using physiographic criteria (for example, a volcano, [Cedano and Harker, 2000], or a river basin [Camacho-Rico et al., 2006]). The inclusion of several non-tropical vegetation types (*e.g.* temperate pine and oak forests) in the lists, and of typical coastal plant communities (mangroves and halophyllous vegetation), makes between-locality comparisons difficult, particularly if the goal is to examine species/area relationships, or when attempting to provide an estimate of total number of species in the Mexican SDTs.

Overview of vegetation types in the Mexican SDTs

Perhaps the most striking feature about SDTs is the large number and variety of plant communities, or vegetation types, that they encompass, sometimes under similar climatic conditions (Table 1). Typical SDTs vegetation may be dominated by trees, shrubs, and even herbs. Vegetation types do not show a clear correlation with precipitation (Gillespie et al., 2000, Trejo y Dirzo, 2002). The environmental heterogeneity resulting from variations in lithology, relief, soil depth and texture, drainage and water availability, together with various disturbance regimes are the main factors responsible for the local vegetation variability in the Mexican SDTs

(Miranda and Hernández-X., 1963, Rzedowski, 1978; Gentry, 1995; Menaut et al., 1995, Trejo, 1996; Pérez-García et al., 2001). The study of several vegetation palaeo-types, including xeric and mesic ones, suggests that the physiography resulting from the geological evolution in Mexico was a key factor for different biological processes, as they are still at present (Cevallos-Ferriz and González-Torres, 2005; Castañeda-Posadas, 2007). The time of formation, origin and constituent elements of the Western and Eastern Madre Sierras are different for each of them, and knowing their history is essential if we are ever to understand the biogeography of plants living in them at present. Clearly, the geologic histories of the Yucatan and Baja California peninsulas are basic in understanding how the floristic components were selected during the evolution of the different vegetation types (Cevallos-Ferriz and González-Torres, 2005).

The vegetation of the SDTs may be clearly deciduous, such as the widespread **tropical deciduous forest** (TDF; Miranda and Hernández-X., 1963; Rzedowski, 1978) or decidedly evergreen due to proximity to water sources (Rzedowski, 1978; Bonesso et al., 2000; Lebrija-Tejos, 2001, Camacho-Rico et al., 2006). Moreover, in SDTs the phenologies of many pachycaulous, sclerophyllous or succulent species do not match those commonly displayed by deciduous plants, which is particularly noticeable in the xerophytic vegetation associated to rocky environments (Toledo Rizzini, 1997; Pérez-García and Meave, 2004). Table 1 synthesizes standardized information on the main vegetation types recorded in several Mexican SDTs locations; this information supplements the set of studies listed by Gentry (1995) for the Neotropical Realm.

The **tropical dry forests** (TDF), frequently referred to in Mexico as *selva baja caducifolia* (low stature deciduous forest) or *bosque tropical caducifolio* (tropical caducifolious forests) is dominated by short (< 15 m) trees, with a few emergents, with flat crowns. The majority of the trees of the TDF shed foliage entirely during the dry season (Miranda and Hernández-X., 1963). In this community, herbaceous and thin woody climbers are common, but epiphytes and thick lianas tend to be less abundant and less diverse than in humid forests (Challenger, 1998, Pineda et al., 2007). Multi-stemmed tree density is also higher in dry than in humid forests (Dunphy et al., 2000), and the former are characterized by a wider range of life forms and leaf phenological patterns (Medina, 1995). Canopy may reach cover values over 350% and no well defined strata can be distinguished in it (Gallardo-Cruz et al., 2005). Diversity is generally high and there is no clear dominance by any species, to the point that many of them are rare (Durán et al., 2006). In certain localities some species are very conspicuous, and are representative of Mexican TDF, as *Jacaratia mexicana* A.DC., *Lysiloma divaricatum* (Jacq.) J.F.Macbr. or *Plumeria rubra* L. In Mexican TDF communities, emergent columnar cacti are common, a fact that confers a particular physiognomy to them; perhaps the most noticeable cactus species in this regard is *Pachycereus pecten-aboriginum* (A.Berger) Britton et Rose. Similarly, the abundance of trees with exfoliating, bright coloured barks (e.g. those in the genera *Bursera* and *Jatropha*) are characteristic. The presence of slow-growing and long-lived plants, such as succulent

cacti, suggests that this vegetation is not normally subjected to perturbation by fire. Despite these common features, this vegetation type is highly variable in structure and composition across the country due to its large area and the diversity of specific habitats where it occurs. This situation has led to the recognition of several community sub-types. In some cases the differences are very important at the physiognomic level, but in others these are rather of a floristic nature, or a combination of both (Trejo and Dirzo, 2002), even within a small areas (Pérez-García and Meave, 2004; Pérez-García et al., 2005; Durán et al., 2006).

In Mexican SDTs, there is no doubt that the TDF is the best studied vegetation type. Available studies encompass a wide variety of approaches ranging from floristic analyses and structural descriptions (Trejo, 1996; 1998, 2005; Trejo and Dirzo, 2002; Gallardo-Cruz et al., 2005; Pineda-García et al., 2007, see Table 1), through the examination of species spatial patterns (Pérez-García and Meave, 2004; Gallardo-Cruz et al., 2005; Durán et al., 2006 Padilla-Velarde et al., 2006). Another studies of TDF includes diverse topics as their biogeographic relationships (Lott and Atkinson, 2006, Cué-Bär et al. 2006), degree of biological differentiation (Lott and Atkinson, 2006, Balvanera 1999, Balvanera et al., 2002; Pérez-García and Meave, 2006), functioning (Martínez-Yrizar et al., 2000.), successional patterns (Lebrija-Trejos 2004, Lebrija-Trejos et al., in press), or evolutionary history of Its flora (Becerra, 2005).

For several SDTs regions in Mexico, particularly on the mountains, the existence of a **sub-tropical scrub** (*matorral subtropical*) has been reported; however, there are doubts whether this is a natural or an anthropogenic community type (Rzedowski and Calderón, 1987). In other SDTs areas this country there also exist communities dominated by spiny, short trees. This communities are usually grouped under the denomination ‘**spiny low stature tropical forest**’ (*selvas bajas espinosas*), although they actually form a heterogeneous group, as they may be evergreen or deciduous (Miranda and Hernández-X., 1963). This vegetation type groups communities ranging from *Prosopis*-dominated ones (mezquital) to scrub vegetation which is transitional to semi-arid zones (Miranda and Hernández-X., 1963; Challenger, 1998, Sánchez-Mejía *et al.* 2007). In these forests leguminous species with small leaves, hard-wooded and deciduous are widespread, particularly *Parkinsonia florida* (Benth. ex A. Gray) S. Watson, *Lysiloma divaricatum* (Jacq.) J.F.Macbr., and *Prosopis glandulosa* Torr. (Sánchez-Mejía *et al.* 2007). Common genera in these communities are *Acacia*, *Amphipterygium*, *Bursera*, *Chloroleucon*, *Croton*, *Jatropha*, and *Tabebuia* among others (Miranda and Hernández-X., 1963, Sánchez-Mejía *et al.*, 2007). In the Isthmus of Tehuantepec region of Oaxaca State a low spiny tropical forest exists with has a very characteristic floristic composition (Torres-Colín et al., 1997), although structural data supporting its segregation from the TDF are lacking.

Moist forest or **Medium stature tropical forests** (*selvas medianas*; canopy height between 15 and 30 m) in SDTs may be **subdeciduous** or **semievergreen** (Miranda and Hernández-X., 1963). Medium deciduous forest was not included in the classification scheme of

Miranda and Hernández-X. (1963), apparently because of the limited distribution of this vegetation type. In areas where rainfall is higher or better distributed throughout the year, **tall stature semi-evergreen** (> 25 m) or **sub-deciduous forests** may be present. Medium stature forests are important in some regions in the Pacific Coastal region (Miranda and Hernández-X., 1963; Gallardo, 1996; Peralta-Gómez et al., 2000), as well as in the Atlantic watershed from Hidalgo and Tamaulipas states to the Yucatan Peninsula, having its larger extent in the latter region (Ibarra-Manríquez et al., 1995; Martínez and Galindo-Leal, 2002). This vegetation type also covers significant areas in Central America (Janzen and Liesner, 1980). Epiphytes in medium stature forests are neither as diverse nor as abundant as in humid forests. In the region of Huatulco, Oaxaca, a **medium stature deciduous forest** was described based on the height and phenology of dominant trees (Salas-Morales, 2002; Salas-Morales et al., 2003). Medium stature forests have the largest species richness in SDTs because they receive the largest levels of precipitation in the region (Gentry, 1995). Nonetheless, in descriptions of medium stature forests, gallery vegetation is usually included (Miranda and Hernández-X., 1963; Pérez-García et al., 2001), and these communities may be very diverse, although similar to the **sub-deciduous** or the **semi-evergreen forests**. This category may also include relatively less diverse gallery forest (Rzedowski, 1978; Lebrija-Trejos, 2001; Camacho-Rico et al., 2006).

In comparing upland vegetation to riparian vegetation it is noted that the latter usually harbours greater plant species richness (Lott et al., 1987; Gentry, 1995). Some typical medium stature forest species are common in riparian vegetation, such as *Brosimum alicastrum* Sw., *Enterolobium cyclocarpum* (Jacq.) Griseb., *Ficus insipida* Willd., *Hymenaea courbaril* L., *Inga vera* Willd. *Sideroxylon capiri* (A.DC.) Pittieri, *Tabebuia heterophylla* (DC.) Britton. but some are exclusive of riparian environments or of poorly drained soils, like *Andira inermis* (W. Wright) Kunth ex DC., *Cynometra oaxacana* Brandegee, and *Licania arborea* Seem. Riparian communities have gained increasing recognition, because of their potential role as reservoirs of forest species during past climatic changes (Meave, 1991, 2001; Kellman et al., 1994; Meave and Kellman, 1994), their role as biological corridors (Bonesso et al., 2000), and because of their ecosystemic role related to the regulation of the hydrological cycle (Lebrija-Trejos, 2001).

The shrub-dominated vegetation in the SDTs may be classified as **spiny or semi-spiny scrub** (*matorral*, Rzedowski, 1978; Pennington and Sarukhán, 1998; Pérez-García et al., 2001). It is often difficult to distinguish the different low deciduous forests given the gradual variation between these two vegetation types (Trejo, 1996; Pennington and Sarukhán, 1998). This difficulty is particularly true in distinguishing low spiny deciduous forests from the scrub vegetation in marginal areas (Búrquez and Martínez-Yrizar, 2004; Sánchez-Mejía et al., 2007).

Among those SDTs plant communities dominated by small-sized plants are the coastal sand dune vegetation, open savannas, and aquatic and halophytic vegetation (Flores, 1992; Zizumbo and Colunga, 1980; Peralta-Gómez et al., 2000; López-Olmedo et al., 2006, 2007).

Palm groves may also be included here, although palms can grow to large heights (Eiten, 1972, 1997; Toledo Rizzini, 1997).

Savannas are plant communities dominated by graminoids (Poaceae and Cyperaceae). These communities occupy enormous areas in Africa and in South America (Menaut et al., 1995; Eiten, 1997; Furley, 2006). Nevertheless some important areas with this vegetation type occurs in Australia (Furley, 2006) and in Mexico and Central America (Puig, 1972; Meave and Kellman, 1994; López-Olmedo et al., 2006).

The occurrence of savannas is mainly determined by climatic and edaphic factors (Miranda, 1952; Pennington and Sarukhán, 1998; Guindão Cruz et al., 2002; Furley, 2006), although it has been also related to recurrent fires (Kellman, 1984; Pennington et al., 2000). In Mexico, this vegetation type is generally related to sites of poor drainage, particularly in the Yucatan Peninsula (Miranda and Hernández-X., 1963; Martínez and Galindo-Leal, 2002), although they are also common in sites with very shallow, well drained soils (Pennington and Sarukhán, 1998; López-Olmedo et al., 2006, Pérez-García et al., 2001; López-Olmedo et al., 2007). These communities are not really exclusive of SDTs since they also occur in more humid climates. In those cases, however, they are associated to oligotrophic soils (Kellman, 1984) or to terminal limnological phases (Hágsater, 2005).

Savannas may completely lack trees or harbour some sparse trees and shrubs. In Mexico and Central America, dominant trees in savannas usually belong to the genera *Pinus* or *Quercus*, for which reason these communities have often been classified as pine or oak open woodland, respectively. Nonetheless, according to Miranda and Hernández-X. (1963), the most common trees in Mesoamerican savannas are *Byrsonima crassifolia* (L.) Kunth (Malpighiaceae), *Crescentia alata* Kunth, *C. kujete* L. (Bignoniaceae) and *Curatella americana* L. (Dilleniaceae).

Despite the ample recognition of the antiquity of savannas worldwide (Eden, 1974; Haffer, 1982), in Mexico and other areas its potential anthropogenic origin is recurrently discussed (Furley, 2006). For example, Puig (1972) concluded that there is no sufficient evidence to recognize a natural origin for savannas in Tabasco State. In contrast, López-Olmedo et al. (2007) noted for the savannas of the Isthmus of Tehuantepec the presence of slow-growing plants and a large ensemble of species exclusive of this vegetation type. In addition, the boundaries of this community have remained constant through time. They propose that these savannas are a primary vegetation type. Moreover, since the first half of the 20th century, when human activity was not very intense in the region (the massive transformation of the Mexican tropical forest vegetation into pastures for cattle ranching was about to begin), the savanna vegetation of the Trans-Isthmian Range was reported and described (Williams, 1939; Goldman, 1951). The presence certain grasslands and savanna-like vegetation (*sensu* Rzedowski, 1978), however, may be a by-product of human activities in several regions in the country. The paleogeographical and paleozoological data suggest that this vegetation type, or another very

similar grassland, was already present in Mexico since Middle or even Early Tertiary times (Rzedowski, 1975).

Palm groves (*palmares*) are communities with a clear dominance in the upper stratum of plants in the Areaceae family, almost always monospecifically. Although palm groves are generally recognised as a distinct vegetation type, they are seldom mentioned as a typical SDTs community in Mexico, and its floristic relevance has been overlooked. In Mexico, palm groves, oak groves and tropical pine groves have been classified together as one type of savanna (Hágsater et al., 2005). Palm groves tend to concentrate in humid areas, but they are not uncommon in SDTs. In Mexico there are palm groves dominated by *Orbignya guacuyule* (Liebm. ex Mart.) Hern.-Xol. (= *Attalea cohume* Mart.) along the Pacific coast of Mexico, from Oaxaca to Sinaloa, usually located on sandy soils with shallow ground water (Miranda and Hernández-X., 1963). Palm groves are also very frequent, particularly those dominated by palms of the genus *Sabal*, such as *S. guatemalensis* Becc., *S. mauritiiformis* (H.Karst.) Griseb. et H.Wendl. and *S. mexicana* Mart. (Torres-Colín, 2004). At some localities, palm groves of *S. mexicana* and *Brahea dulcis* (Kunth) Mart. are favoured by human disturbance, through recurrent use of fire (Miranda and Hernández-X., 1963). Stands of *Brahea dulcis* and *B. nitida* André are mainly found on soils derived from limestone, at elevations ranging from 600 to 2,250 m a.s.l., and in semi-warm to temperate semi-arid climated (Torres-Colín, 2004).

Tropical oak groves (*encinares tropicales*), mostly of *Quercus oleoides* Schltld. et Cham. (Fagaceae), can be associated to typical humid forest climates, but they grow in sites with very particular edaphic conditions (Pennington and Sarukhán, 1998). In southern and western Mexico tropical oak groves occur intermitently from Nayarit to Oaxaca, adjacent to savannas, low deciduous forests, and medium stature forests (Pennington and Sarukhán, 1998). These oak-dominated communities present a highly fragmented distribution and do not cover large continuous areas (Rzedowski, 1978). Perhaps for this reason, they were left out from descriptions of the Mexican SDTs (e.g. Challenger, 1998). Recently they have been recognised as an important vegetation type for the Mexican orchid flora (Hágsater et al., 2005).

Tropical pine groves (*pinares tropicales*) are characterised by a very open and dicontinuous tree stratum of *Pinus caribaea* Morelet or *P. oocarpa* Schiede ex Schltld., whilst their understorey is dominated by graminoids and numerous shrubs of the Fabaceae, Melastomataceae, and Myrtaceae families. Savannas of *P. caribaea* occur in low, warm regions ranging from the southern part of the Mexican portion of the Yucatan Peninsula to Honduras and Nicaragua (Kellman, 1984; Kellman et al., 1994, Hágsater et al., 2005). In contrast, *P. oocarpa* has a broader ecological tolerance, as it forms forest stands at elevations as high as 2,000 m a.s.l. Tropical pine groves of *P. oocarpa* occupy larger areas in the Pacific watershed of Mexico because of their preference for volcanic soils (Hágsater et al., 2005).

Phytogeography of the Mexican SDTs

Given the location of the Mexican territory on the North American tectonic plate, its biota could be reasonably associated with that of the Nearctic realm, or in a broader sense, to the Holarctic kingdom (Cox, 2001). However, the flora that characterizes tropical, subtropical and arid climates of the country has been related to the Neotropical realm (Rzedowski, 1991). Such broad phytogeographical division of the country's territory is widely accepted, as exemplified by the prevailing dogma which states that "Mexico is a floristically megadiverse country due (among other causes) to the fact that it is a contact zone between the Nearctic and Neotropical realms". Even though its basic tenets are unquestionable (the large richness and the biogeographical contact), this idea seems to be also an excessive oversimplification of a history that is actually much more complex, and a clear understanding of the origin and evolution of the Mexican flora is still lacking.

Do SDT components (e.g., low deciduous forest, the sub-tropical scrub or the low spiny tropical forest) form a biome with a similar biogeographical history? For example, do pine and *Byronima*'s flooded savannas form a single biogeographic system? In Mexico, the largest differentiation between tropical humid and tropical sub-humid vegetation is observed between the vegetation typical of the Atlantic and that of the Pacific. The vegetation from north-western Yucatán Peninsula represents a notable exception. This could be a manifestation of the biogeographic affinities of the floristic elements of the humid vs. the sub-humid vegetation. However, Mexican savannas occur on both oceanic watersheds. This situation related to savanna vegetation serves to illustrate how difficult it may be to establish biogeographic relationships for the floras of the regional communities.

The Mexican territory and its geologic history are particularly complex, a problem that is evidenced by discussions over where the ancestors of the taxa occurring on it coming from (Diego-Pérez, 2000, Diego-Pérez et al., 1996/97). Mexico's tropical region is dominated by plants whose floristic relationships are with Central and South America (Rzedowski, 1991), and to a lesser extent with the remaining of North America and the Caribbean region (Diego-Pérez et al., 1996/97; Wendt, 1998; Burnham and Graham, 1999). Indeed, with the exception of Oceania, the modern flora of Mexico shows relationships with the floras of all other continents where vascular plants are present (Cevallos-Ferriz and Ramírez, 2004).

The complexity of the biogeographical identities increases when incorporating the temporal scale, which has resulted in a plethora of proposals for the origin of the Mexican tropical flora including Boreotropical, Austrotropical, Arcto-tertiary, Madro-terciary, Gondwanic, Laurasic, Neotropical-tertiary, Neogene-North American, etc. (Axelrod, 1950a, 1950b, 1979; Rzedowski, 1970; Wolfe, 1975; Wendt, 1998, Cevallos-Ferriz and Ramírez, 2004, Calvillo-Canadell and Cevallos-Ferriz, 2005). Also, diverse relationships with the modern flora have been proposed, including both with the Holarctic and the Neotropical floras, and to a lesser extent with

the Pantropical realm (Rzedowski, 1962, 1970, 1978, 1991; Chiappy-Jhones et al., 2001). In addition, the palaeo- and neo-endemic Mexican components (Rzedowski, 1991; Rzedowski and Palacios-Chávez, 1977; Soto and Salazar, 2004, Cevallos-Ferriz and Ramírez, 2004) make it more difficult to establish floristic relationships with other regions of the world.

Disentangling the history of the biogeographical relationships of the Mexican flora continues to be a challenge, as all proposed explanations can not be true. The fossil record is the only piece of evidence capable of showing directly which plants grew in Mexico, and sedimentology and taphonomy may help reconstruct the environments in which they lived. With a temporally integrated perspective, there are several points concerning the history of Mexican vegetation, mostly outlined by Calvillo-Canadell and Cevallos-Ferriz (2005), Castañeda-Posadas and Cevallos-Ferriz (2008), which may be applicable to this country's SDTs. Some of the genera being part of the SDTs at present occurred in the region since at least some 65 Ma b.p., although they did not necessarily do so in their modern conditions. Oligocene plants from Tepexi de Rodríguez (Puebla) suggest that 30 Ma b.p. a community similar to low tropical forest or maybe *chaparral* existed in this locality (Ramírez-Garduño and Cevallos-Ferriz, 1999, 2002; Beraldi-Campesi et al., 2005). Plant species of such vegetation may have derived from species of the tropical humid forests from the Eocene that occurred at larger latitudes (Cevallos-Ferriz and Ramírez, 2004; Castañeda-Posadas, 2007). During the Miocene (ca. 23.5 – 5.3 Ma b.p.), the tropical humid forest from the El Cien formation (ca. 20 Ma), in Baja California Sur, apparently formed a band of this vegetation type along the old coastline. As consequence of the volcanic and tectonic activity, during the Oligocene-Miocene new areas of rain shadow were forming, and the moist vegetation was replaced with tropical subhumid communities (Castañeda-Posadas, 2007).

Lineages that presently occur in the various communities typical of SDTs belonged to tropical wet and moist floras at least since some 20 Ma b.p., but this does not imply that modern vegetation types have existed during all this time. For example, the floristic composition for the El Cien formation is reported to be very similar to the recent TDF of Chamela, but the Miocene plants had a larger physiologic ability to transport water and that the dry season, if any, was much shorter (Martínez-Cabrera et al., 2006). Plant species for the El Cien formation displaying affinities to western Africa and eastern Brazil have been reported (*Copaifera*), whilst and other taxa (e.g. *Tapirira*) presently occurring in the Isthmus of Tehuantepec have affinities with northern South America (Cevallos-Ferriz and Barajas-Morales, 1994). From this information we can conclude that plants considered at present to be typical of the Neotropical communities, such as *Andira*, *Ficus*, *Maclura*, and *Tetragastroxylon*, grew in Mexico at least since some ca. 20 Ma, (Martínez-Cabrera et al., 2006).

According to Lott (1993), around 40% of all species in the flora of the Chamela-Cuixmala region are endemic to the SDTs of the Pacific slope. Seventeen percent are shared with Central

America, and 36% with South America. Notwithstanding the proposal that western Mexico is an area of diversification for SDTs plant species (Rzedowski, 1962, 1991), the limits of this area of endemism apparently extends to the central portion of the Mexican Pacific coast (Lott and Atkinson, 2002). Also, it has been suggested that part of the TDF flora from this region of Mexico expanded its distribution southwards, in exactly the proposed inverse direction followed by the Amazonian flora along the Atlantic watershed. Given the uncertainty around these possibilities, the floristic links of the flora typical of this vegetation type needs further analysis (Lott and Atkinson, 2002, 2006).

At smaller geographical scales, SDTs biogeographic patterns are also complex. For example, a preliminary analysis of savanna phytogeography in the Nizanda region, Isthmus of Tehuantepec (Oaxaca), showed that this vegetation type has larger affinities with Pacific watershed localities than to the Atlantic watershed. For the same locality, the xerophytic vegetation, gallery forest and secondary vegetation has a larger similarity with semiarid zones, as Tolantongo Gorge and Tehuacán-Cuicatlán Valley in central Mexico. This result is similar to that reported by Acosta-Castellanos (1992) for the vegetation of the upper Tehuantepec River basin, as he identified the strongest floristic similarity of his study zone with the Tehuacán-Cuicatlán Valley (Puebla-Oaxaca), thus supporting the hypothesis that a much more extended arid zone existed in the past that included the Balsas river basin and the Tehuacán-Cuicatlán Valley, south to the Tehuantepec river basin (González-Medrano and Chiang, 1988; Acosta-Castellanos, 1992; 1995; Acosta et al., 2003). In clear contrast, Lebrija-Trejos (2001) reported a stronger affinity of Nizanda's (Oaxaca) riparian vegetation with the Atlantic humid forests, even though he acknowledged that many species in his study system were exclusive of riparian habitats, adapted to frequent flooding. A different example of the complex biogeographic relationships is provided by pine savannas, whose tree species has a clear boreal origin, whilst the herbaceous low vegetation layer is more closely related to the Neotropical kingdom. Interestingly, for a specific plant group such as the orchids the ambiguity holds, given that the orchid flora of these pine savannas is more similar to the tropical oak groves and with the subdeciduous medium stature forests that surround them (Hágsater et al., 2005). Other epiphytic components of the *Pinus* and *Quercus* savannas, such as members of the *Tillandsia* genus, are also considered to be Neotropical plants. Under the traditional biogeographic classification of Mexico, the canopy of these savannas may be seen as a mixture of Nearctic and Neotropical plants.

Origin of the Mexican SDTs flora

Angiosperms make their evolutionary appearance, diversification and radiation in the Cretaceous period or earlier (Sims et al., 1999; Magallón and Sanderson, 2005). During the Late Cretaceous, two distinctive provinces were found in the Northern Hemisphere. One of these provinces includes eastern North America and Europe (Normapolles flora), whereas the other comprises most of Asia and western North America (Aquilapollenites flora; Raven, 1975, Wolfe, 1975). For Mexico, a third province was identified for the same period: the Monocolpates province. This latter province was established in the southern part of the country (Martínez-Hernández and Ramírez-Arriaga, 1996). The palynological information shows that the Mexican territory has a old influence of Laurasian elements, but with an important presence of Gondwanan plant groups like *Afropollis*, *Proxapertites* and *Nothofagidites* since late Cretaceous (Martínez-Hernández and Ramírez-Arriaga, 1996).

One of the first alternative explanations for the presence of a Mexican tropical flora showing biogeographic relationships with several parts of the world centred on the Geoflora hypothesis (Chaney, 1959). The bases for this hypothesis was the conception of a flora distributed around the Arctic Ocean that later began to migrate southwards as a whole. The name given to this flora was Arcto-tertiary (Axerold, 1975, Wolfe, 1975, Tiffney, 1985a,b). The concept was later expanded, giving way to those of Neotropical Tertiary Geoflora and Madro-Tertiary Geoflora. However, apparently the fossil record does not support any of the proposed migration routes (Tiffney, 1985b).

A second hypothesis states that during the Paleogene the larger division of the world's topical flora was between the Northern and Southern Hemispheres, that is, a Boreotropical kingdom versus an Austrotropical kingdom (Wolfe, 1975; Tiffney, 1985a,b). The boreotropical flora may have colonized and radiated within the emerging Mexican territory (Cevallos-Ferriz and González-Torres, 2005; Calvillo-Canadell and Cevallos-Ferriz, 2005). The expansion model for the Boreotropical flora assumes migrations along the coast of the Tethys Sea and later along the North Atlantic, or else across the Bering land-bridge, when North America's climate was warmer than now (Wolfe, 1975; Tiffney, 1985b). The Boreotropical flora hypothesis seems better able to explain the strong floristic relationships between eastern North America (including Mexico) and eastern Asia (Tiffney, 1985b, Smedmark and Anderberg, 2007). It does not conceive the flora as a fixed, unalterable entity; on the contrary, it recognizes that its composition varies depending on its geographical coordinates, and acknowledges that species move about the territory at different speeds and along different routes. Besides being observed in the fossil record, the proposed migration of the Boreotropical flora has been supported by biogeographical analyses for several taxonomic groups, such as amphibians, reptiles, spiders, bees, beetles and other invertebrates, as well as modern plants (Lavin and Luckow, 1993, Smedmark and Anderberg, 2007).

At present the largest differences in tropical vegetation are those observed between the Paleotropics and the Neotropics (Wolfe, 1975). Although between Africa and South America there are striking biological and geological similarities (Wolfe, 1975), a clear differentiation between the floras of these continents has existed for a long time (Burnham and Graham, 1999). There is a strong controversy as to whether the flora of Mexico came from the north, either from the Eocene floras of North America, which are part from the Boreotropical flora (Wolfe, 1975; Tiffney, 1985a, Wendt, 1998, Cevallos-Ferriz and Ramírez 2004), or whether it came mostly from Central- and South America (Rzedowski 1991). This controversy is further complicated by the fact that one flora with a single biogeographical origin may be attributed several dispersal routes; for example, Gondwanic plants may have arrived to Mexico via South America or via Africa–Europe–North America (Wendt, 1998). The controversy on the origin of the tropical Mexican flora makes sense by considering the geographical closeness of Mexico to Central and South America, and because of the similarities between the modern biotas of these regions. Nonetheless, the fossil evidence suggests that the flora of Mexico is much older than previously thought (Tiffney, 1985a; Cevallos-Ferriz and Ramírez, 2004, Calvillo-Canadell and Cevallos-Ferriz, 2005). In Mexico, fossil plants that have been related to groups of the Southern Hemisphere have been found, but the oldest records for these plants rather suggest that their origin was in Mexico and that they dispersed from here towards South America (Cevallos-Ferriz and Ramírez, 2004). Thus, based on direct evidence it is now known that at least some floristic elements (e.g., *Andira*, *Copaifera*, *Hymenaea*, *Inga*, *Pithecellobium* [Leguminosae], *Tetragastroxylon* [Burseraceae], *Haplorhus*, *Loxopterigium*, *Tapirira* [Anacardiaceae], and *Ficus*, *Maclura* [Moraceae]), traditionally linked to the Mexican Neotropical biomas, lived in Mexico much before originally thought, to the point that it is necessary to accept that these “Neotropical” components became part of the tropical flora via the Northern Hemisphere rather than via the Southern Hemisphere (Calvillo-Canadell, 2005).

The Boreotropical origin hypothesis for the tropical North American flora (including Mexico) has a testable prediction: any taxa which has in Mesoamerica its centre of diversification and being represented in the fossil record in the region from the Tertiary, should have its sister groups in the Old World tropics, whereas the derived groups should occur in South America (Lavin and Luckow, 1993). Lavin and Luckow (1993) tested this prediction through a molecular phylogenetic analysis for two modern groups of legumes and their results were consistent with the Boreotropical hypothesis. Similarly, several taxa considered to be ancestral of groups that radiated later in South America occur in Mexico (Rzedowski, 1991), of which examples are found in Burseraceae (Becerra, 2003; Dick and Wright, 2005; Weeks et al., 2005), Orchidaceae (Cox et al., 1997; Van Den Berg et al., 2000; Soto and Salazar, 2004; Hágsater et al., 2005), Anacardiaceae, Berberidaceae, Cactaceae, parts of Moraceae and Asteraceae (Cevallos-Ferriz and Ramírez, 2004; Edwards and Donoghue, 2006), and for *Leucaena* and *Ateleia* (Leguminosae, Pennington et al., 2006a).

Based on the fossil record, it was proposed that Burseraceae first appeared in North America, and that by the beginning in Late Oligocene (23 Ma ago) this family dispersed into other parts of the World (Weeks et al., 2005; Dick and Wright, 2005). Weeks et al. (2005) suggested that *Beiselia mexicana* Forman, the only representative of this monotypic genus and discovered recently in a TDF of western Mexico, diverged early within the family, and that its sister clades presently occur both in America and the Palaeotropics (Weeks et al., 2005). Based on the taxa used by Weeks et al. (2005), modern Mexican species occupy positions that indicate an early separation, both in *Bursera* and in *Protium*, whilst South American and African groups are less differentiated from each other; these authors go as far as proposing that *Commiphora* is a subgroup derived from *Bursera*. Similarly, there is evidence that the genus *Bursera* has diversified in Mexico since more than 50 Ma ago (Becerra, 2005), and that its sister groups are basically African (the genera *Commiphora* and *Boswellia*), with the exception of the South American species, *Commiphora leptophloeos* (Mart.) J.B. Gillett (Becerra, 2003), and a new species from limestone outcrops in Central Brazil (A.C. Sevilha, pers. comm.; Weeks et al., 2005). For these two species, the possibility of long-term dispersal has received greater acceptance (Weeks et al., 2005). In addition, based on molecular information, Becerra (2003) made an association between the orogeny in Mexico, the radiation of the genus *Bursera* and the possible origin of tropical dry forest in the country, placing the origin of this vegetation type some 20 or 30 Ma ago. Nonetheless, it be proposed that tropical dry-season vegetation first appeared in North America during Paleocene through Middle Eocene (65-35 Ma; Graham, 2007). These information provides support to the Boreotropical hypothesis (Ramírez-Garduño and Cevallos-Ferriz, 1999, 2002; Cevallos-Ferriz and Ramírez, 2004; Cevallos-Ferriz and González-Torres, 2005; Calvillo-Canadell and Cevallos-Ferriz, 2005; Beraldi-Campesi et al., 2005).

Much information for the Orchidaceae family supports the presence of very old lineages in Mesoamerica. For example, Mesoamerica and the Caribbean have been proposed as the regions where Laelinae and Pleurothallidinae originated. Particularly for Laelinae (a subtribe comprising 43 genera and 1,466 species), it was proposed that the basal lineages of numerous taxa occur in Mexico, and that the most derived sister groups are present in South America (Van Den Berg et al., 2000). The same pattern was observed for several other groups of this family, such as *Arpophyllum*, *Bletia*, *Chysis*, *Coelia*, *Hexalectris*, *Isochillus* and *Ponera*. Very significant is the fact that similar patterns were observed for one of the oldest groups in Orchidaceae, namely the subtribe Cypridioideae, in which the oldest groups with distichous phyllotaxy (e.g. *Mexipedium* and *Selenipedium*) occur in Mesoamerica, and that the range of one of the oldest species in the entire subtribe, *Cypridium irapeanum* La Llave et Lex., is presently restricted to Mexico (Cox et al., 1997). As far as the understanding of the group's biogeography goes, the idea of a Boreotropical flora widely distributed in the Northern Hemisphere during the Palaeogene and early Neogene is again central; later, the contraction of its geographical ranges on the continent would result from the highly impacting Pleistocene climatic changes (Toledo, 1982;

Cox et al., 1997).

The information examined so far clearly provides more support to the hypothesis of the Boreotropical origin of the Mexican flora than to the alternative Geofloras hypotheses (Lavin and Luckow, 1993) and even to the one claiming a recent migration from South America (Pennington et al. 2006a). Therefore, it may be reasonably assumed that part of the ancestral Mexican flora expanded southwards and also into the Antilles, where diversified and persisted to present day conferring to the American tropical regions a very distinct character (Cox, 2001). Moreover, the Boreotropical hypothesis is also compatible with the presence of antique taxa in the Antilles (Santiago-Valentin and Olmstead, 2004) and with the large generic similarity between western Mexico and Cuba (Borhidi, 1996; Diego-Pérez et al., 1996/97).

More phylogenies of Mexican species and their sister groups lying outside the country are needed in order to determine the ultimate sources and relative ages of the components of this diverse biota (Lavin and Luckow, 1993, Cevallos-Ferriz and Ramírez, 2004; Calvillo-Canadell and Cevallos-Ferriz, 2005). A phenomenon that must not be overlooked is the possibility that Mexico has been a zone of biogeographical contact for a long time, and not only after the recent establishment of the Central American landbridge (Pennington et al., 2006a). It is likely that since the early Eocene, migrations from the Southern Hemisphere had provided a “recent Neotropical” character to the vegetation of the Mexican tropics (Graham, 1998; Wendt, 1998), in particular (since Pliocene) to the wet tropics (Wendt, 1998). The palaeo- palynological records from Central and South America suggest that the arrival of tropical elements from the Neotropical Realm took place basically from the Miocene onwards (Burnham and Graham, 1999). If this is true, it would be necessary to quantify better the relative contribution of each biogeographic component, as well as its timing, to the Mexican flora. Additionally, there is evidence that the Mexican territory was an important area of diversification and radiation than previously suggested. Similarly, communities such as the Mesoamerican savannas hold more recent fossil records (Burnham and Graham, 1999).

A panbiogeographic study of the genera of the Euphorbiaceae family suggested a Gondwanic origin, with a later radiation in the Neotropics (Martínez-Gordillo and Morrone, 2005). Furthermore, for Mexican and Central American species of *Ruprechtia* (Polygonaceae), robinoid legumes (Fabaceae), *Chaetocalyx* and *Nissolia* (Fabaceae), and *Loxopterygium* (Anacardiaceae), an important diversification process has occurred both during and before the Pleistocene from taxa that previously existed (Mid-Miocene to Pliocene) in South America (Pennington et al., 2004; Lavin, 2006).

Contradictory information has been published about migration routes for some taxonomic groups; for example, it has been proposed that Melastomataceae originated in North America and with a later dispersal to Central and South America, and subsequently from this latter continent to Africa (Renner, 2001). An almost opposite pattern for the same family has been proposed by

Morley and Dick (2003). In this alternative dispersal pattern, Melastomataceae has a Gondwanan origin, and as such, this family should have a very antique dispersal into North America through Central America.

The results available so far, which are further supported by several pieces of evidence, suggest that the development of the Mexican tropical flora began in the Upper Cretaceous and that some elements considered to be “Neotropical” were already there since that period in Mexico. Attempts to explain how they arrived to Mexico at that time continues remain a challenge. The Boreotropical flora hypothesis offers an explanation, however. Radiation, speciation and diversification processes seem to have been very active in Mexico during Cenozoic due to, for example, a fragmented topography cause by active geological evolution that continues to the present (Cevallos-Ferriz and González-Torres, 2004; Calvillo-Canadell and Cevallos-Ferriz, 2005).

The importance of SDTs in the maintenance and diversification of the xerophytic flora

North American deserts are relatively recent in a geologic time scale, as much of the territory occupied by them was submerged or free of mountain ranges (Ferrusquía-Villafranca, 1998; Cevallos-Ferriz and Ramírez 2004, Cevallos-Ferriz and González-Torres, 2004). Before the Upper Paleocene there were practically no emerged lands in the southern part of the North American tectonic plate. For this reason, there was no strong biological connection between North and South America, despite the existence of archipelagos that may have served as stepping stones (Santiago-Valentin and Olmstead, 2004), creating a weak connection between these two continental land masses, particularly for animals (Pennington et al., 2006b).

It has been repeatedly pointed out (Rzedowski, 1978, 1991; Cevallos-Ferriz and Ramírez, 2004) that the fossil record in Mexico supports the idea that the evolutionary route for Mexican vegetation started from the tropical wet, through the tropical subhumid, to the xerophytic vegetation. Also, the nuclei of ranges of those species shared between tropical dry forests and the deserts of northern Mexico suggest that the latter systems derived from the dry forests (Lott and Atkinson, 2002), in spite of the the large diversity hosted in Mexican deserts and their high degree of endemism, not only at the genus but also at the family level (Rzedowski, 1962). Examples of old lineages typical of desert environments are *Olneya* and *Peteria* (Lavin et al., 2003).

In Mexico, topographically rocky systems (outcrops, karsts, lava fields, etc.) where xerophytic communities thrive are common, despite being distant from the core of Mexico’s large arid and semiarid regions. These communities are spatially configured in the manner of patches within a matrix of more mesophytic vegetation. For this reason these communities have

been referred to as ‘xerophytic vegetation enclaves’ (XVE; Pérez-García and Meave, 2004). Edaphic aridity has similar effects to those experienced by desert plants, which makes possible to identify resemblances between these environments. As a matter of fact, it has been suggested that an important step towards the colonization of arid zones implies the previous colonization of xerophytic environments, as well as those rocky habitats of limestone and basalt (González-Medrano, 1996).

Vegetation of rocky environments is very heterogeneous regarding the numbers of species contained in them. For example, 66 species of vascular plants occur in such habitats in the Ivory Coast (Porembski et al., 1996), 86 in Rio de Janeiro, Brazil (Meirelles et al., 1999), between 100 and 200 in Córdoba Province, Argentina (Cabido et al., 1990), 232 in Serra dos Carajas, in Brazil (Silva et al., 1996), around 538 for the Pedregal (lavafield) of San Ángel, Distrito Federal, Mexico (Rzedowski, 1954), and 614 in southern Venezuela (Groeger and Barthlott, 1996). Even though some of these rocky systems harbour relatively few species, they commonly contain a large number of endemic taxa (Chiarucci, 1994; Porembski et al., 1994; González-Medrano, 1996; Groeger and Barthlott, 1996; Silva et al., 1996; Porembski, 1996; Palvetic and Trinajstic, 1997; González-Medrano and Hernández Mejía, 1998; Porembski et al., 1998; Danin, 1999; Meirelles et al., 1999). At some of these sites the presence of paleoendemics is notorious (Soto et al., 1990; Porembski et al., 1994; Fleischmann et al., 1996); for example, in dry areas of Cuba, the largest species richness and densities are concentrated in the *mogotes* or limestone outcrops (Borhidi, 1996).

Habitat islands may be relict of former, more widely spread communities, which underwent spatial contraction because of climate changes, as suggested for some montane (Rzedowski and Palacios-Chávez, 1977; Danin, 1999; Watson and Peterson, 1999) and lowland (Eden, 1974; Meave and Kellman, 1994) communities. In this context, plant communities that develop on rock outcrops generally represent habitat islands which differ considerably from their biological surroundings, both in terms of their floristic composition and their physiognomy (Porembski and Brown, 1995; Porembski et al., 1997a, b). These habitats are characterized by thin and discontinuous soils (Silva et al., 1996), which results in low water retention capacity and small nutrient budgets (Groeger and Barthlott, 1996; Radis, 1997-98; Porembski et al., 1996; Porembski et al., 1998; Szarzynski, 2000). A distinctive feature of such vegetation is the prevalence of herbs over trees (Dorrstock et al., 1996), among which monocots are noteworthy (Porembski et al., 1998). In turn, and depending on the specific situation, abundance of succulent and poikilohydric plants is very variable (Porembski, 1996; Porembski et al., 1997a), whereas the dominance of annual plants (Porembski and Brown, 1995; Porembski et al., 1995) and even the presence of carnivorous plants may be noticeable (Dorrstock et al., 1996). A remarkable feature common of most rocky systems is that they are relatively stable in time (Porembski et al., 1998; Burke, 2003), and therefore characterizing these systems as successional is unjustified (Ehrendofer, 1962; Galland, 1982).

A related example includes those plants thriving on karstic terrain. This habitats also

harbours several endemic plants (Borhidi, 1996, Pérez-García and Meave, 2004). For example: *Beaucarnea sanctomariana* L. Hernández in Los Chimalapas (Hernández-Sandoval, 2001), and *Agave guiengola* Gentry on Mount Guiengola (Torres-Colín, 1989) both of them endemic to the Isthmus of Tehuantepec, Oaxaca State. The palaeoendemic *Mexipedium xerophyticum* (Soto Arenas, Salazar et Hagsater) V.A. Albert et M.W. Chase (Orchidaceae; Soto et al., 1990) of Los Chimalapas region suggests that at least some elements of the karstic flora are very old. The degree of endemism and the taxonomic composition of the xerophytic vegetation typical of limestone outcrops suggest they represent relictual communities embedded within a mesophytic climatic environment (Pérez-García et al., 2001).

The issue of aridity being present within mesophytic communities is documented in the fossil record of Mexico. At Los Ahuehuetes, close to the fossiliferous locality of Tepexi de Rodríguez (Puebla State, Mexico), volcanic ash and associated sandstones formed soils with low water retention capacity, resulting in edaphic aridity. Moreover, the hydrographic conditions at this locality change drastically, with the loss of rivers and lakes, an indication of the region becoming drier. Such environmental development is likely to have selected those taxa that presumably came from a tropical wet vegetation, to give way to a tropical subhumid type represented by the fossils studied to-date (Ramírez-Garduño and Cevallos-Ferriz, 1999, 2002; Cevallos-Ferriz and Ramírez, 2004; Calvillo-Canadell and Cevallos-Ferriz, 2005). Similarly, it was recently shown how vegetation could have evolved in Central Mexico (Panotla, Tlaxcala), from the Miocene to the present, changing from a tropical rain forest to the grasslands that characterize the area at present. Apparently, these changes are also intimately linked to processes of edaphic aridity and changes in the region's hydrologic regime, which may result in situations as extreme as the disappearance of rivers and lakes, all because volcanic soils are incapable of retaining water (Castañeda-Posadas and Cevallos-Ferriz, 2006; Castañeda-Posadas, 2007).

There is reliable information that by late Pleistocene a large proportion of the territories presently corresponding to the Chihuahuan and Sonoran deserts were covered by oak or juniper forests, which were dry but temperate (Bryant, 1974; Wells, 1977; Valiente-Banuet, 1995). Similarly, based on the first recording of the fossil of a giant anteater (*Myrmecophaga tridactyla*) for North America (dating from early Pleistocene), it may be inferred that at that time savannas occurred along the coast of the Gulf of California (Webb and Rancy, 1996). This point is interesting because this vegetation type is characterized by recurrent fires, a feature that is incompatible with the most representative xerophytic forms typical of Mexican deserts (succulents, leafless crassicauls, spiny succulent rosettes, etc.). Although it is likely that in this region xerophytic plants existed, to the best of our knowledge there are no fossil records older than 10,000 years for the most xerophilous species, such as *Larrea*, *Fouquieria*, and *Hechtia* (Wells, 1977; Schultheis and Baldwin, 1999).

The existence of Pleistocene refuges has been proposed for the xerophytic vegetation. According to Wells (1974), such refuges should have the following characteristics: (a) Location within tropical latitudes; (b) protection against the effects of polar air masses; (c) to present regional or local aridity. These three prerequisites are met in the southernmost regions of the Chihuahuan desert, such as the Estórax river basin (Querétaro), the Mezitlán Gorge (Hidalgo) and the Tehuacán-Cuicatlán Valley (Puebla-Oaxaca). The biological richness and the degree of endemism of these sites provide some support to this idea. However, this model of Pleistocene refuge may suffer from the same criticisms presented for tropical moist forest refuge (Amorin, 1989; Meave and Kellman, 1994; Jaramillo et al., 2006). Moreover, there are some other problems with the Pleistocene refuge idea. For example, many plants endemic to the North American deserts do not occur in the most southern deserts, which are considered to be areas of refuge. Nonetheless, the largest problem continues to be that the pleistocenic age of refuge, or even a slightly older age, would be insufficient in attempting to explain the large radiation of the Mexican xerophytic flora. Also, this hypothesis does not explain the routes and modes of plant colonization between North and South America.

Hypotheses concerning patterns of morphological evolution for Cactaceae have been proposed from the analysis of *Pereskia*, a genus displaying some of the most plesiomorphic traits in the family. For example, *P. lychnidiflora* is thought to have diverged earlier than the other species of this genus, and of the family in general (Edwards and Donoghue, 2006). In a comparative study of morpho-architectonic and distributional patterns of Cactaceae in a SDTs landscape in southern Mexico (where *P. lychnidiflora* and other 18 cactus species occur), spatial patterns of vegetative characters matched those corresponding to the family's molecular phylogeny, and those plants having the most derived traits were found in the limestone outcrops, which are the most xerophytic habitats in the region (Tovar-Romero, 2005).

It is surprising that rupicolous vegetation has received few attentions, despite its large biological importance (Porembski and Brown, 1995; Meirelles et al., 1999; Burke, 2003). However, much has been discussed that this community type are analogous habitats to those where the process of adaptation to xerophytic conditions started. It is presumed that they host plants whose ancestors occupy a basal position in the phylogeny of their respective groups, or else that systematists see them as taxa that diverged a long time ago, so that the rupicolous flora would be relictual. A further characteristic is that these environments have some endemisms, suggesting that the plants have maintained their individuality during a sufficiently long period.

Conclusions

Within the region of tropical climate precipitation regime is highly seasonal and there is a considerable diversity of plant communities. Such variation in composition, phenology, and structure is reflected in numerous vegetation types, whose plant elements display a large variation in their morphological and physiological characteristics. In general, soil fertility is high, so water is the most limiting factor in these environments (Pennington et al., 2006a). Variations in water availability are perceived almost with the same intensity both along a climatic gradient within an ample region, as within a single landscape (Table 1). The vegetation response to the environmental heterogeneity is perhaps a key factor in understanding the existence of a great species diversity that characterizes the SDTs, especially by allowing the coexistence of species typical of moist habitats with those clearly adapted to xeric conditions.

The presence of fire in this climatic region has allowed the development of savanna-like communities, with a very unique floristic components. The TDF trees and succulents plants are very sensible to fire, so the presence this type of plants suggests that TDF does not experience much fire perturbation. Indeed, this vegetation type might well be locally persistent much more so than other vegetation types. Marginal TDF, or spiny low stature tropical forest, and rocky out crops has many shared taxa with deserts, and probably these vegetation types were the habitat of the ancestors of the desert plants.

The intermediate position of SDTs between humid and arid ecosystems (Trejo, 1996) bestows it a large biological value, particularly from a biogeographic perspective (Pennington et al., 2000). This feature does not preclude this ecosystem from boasting an important endemic component, which gives the TDF vegetation an identity of its own. Both the fossil record (Cevallos-Ferriz and González-Torres, 2005) and the molecular evidence point out to the fact that the history of Mexican vegetation is very old (Becerra, 2003, 2005; Weeks et al., 2005). A relative consensus exist that the tropical floras from Cenozoic times that occurred in high latitudes of North America (where this vegetation is lacking at present) may be important precursors of the Mexican tropical biota. Its marginal character and relative isolation (given its peninsular position on the North American plate) may have caused Mexico to act as both a refuge for the Boreotropical flora, but also as an ecological island, permitting the occurrence of an active differentiation process in its flora (Cevallos-Ferriz and González-Torres, 2005).

Various aspects of the Mexican SDTs remain poorly known with regard to the regeneration, dispersion, and phytogeography. Besides, the knowledge on the SDTs flora is heterogeneous; there are localities for which inventories are very complete and reliable, whereas for others there is virtually nothing published. Among the latter areas along the coasts of Michoacán, Oaxaca and Chiapas may be pointed out, notwithstanding very significant local efforts to overcome this deficiency (Zizumbo and Colunga, 1980; Martínez, 1995; Pineda-García

et al., 2007; Salas-Morales et al., 2003, 2007).

SDTs vegetation, particularly its forest communities, is strongly threatened worldwide due to human activities, mainly because of land use change into agricultural and cattle ranching (Miles et al., 2006). In Mexico annual rates of tropical dry forest deforestation are around 1.4%, and in some cases these rates are faster than those observed in the wet tropics (Mooney et al., 1995; Trejo and Dirzo, 2000). For Central America the remaining TDF area is estimated to be 0.1% of the region (Gillespie et al., 2000) and it is estimated that 97% of the tropical deciduous forests are threatened (Miles et al., 2006, Pennington et al., 2006a). From an environmental viewpoint, the transformation of the SDTs ecosystems may have consequences not only for a very important component of global biodiversity, but also for the adequate functioning of ecosystem processes (Maass, 1995). Modifications in the latter may bring about climatic changes that could eventually initiate a negative feedback cycle over native vegetation (Miles et al., 2006). SDTs vegetation should not be considered as a depauperate subset of the tropical humid region: on the contrary, it is reasonable to recognize them both as individual entities with a shared history: the tropical humid vegetation contributes with lush and biodiversity, whereas that of SDTs contributes with a complex history and a large endemic share. The exclusivity of the SDTs flora should be better appreciated, and this character should suffice to encourage the establishment of nature protection areas in this biome of large contrasts and spectacular colours.

Acknowledgements

We are grateful to A. Búrquez, H. Flores, G. Ibarra, M. Lavin, J.J. Morrone and J.L. Villaseñor, whose comments helped to greatly improve an earlier version of this manuscript. Financial support was received from CONACyT-SEMARNAT (C021-0267) and PAPIIT-UNAM (IN221503-3). DGAPA (UNAM) granted a PhD scholarship to E.A.P.-G.

References

- Acosta, S., A. Flores, A. Saynes, R. Aguilar & G. Manzanero. 2003. Vegetación y flora de una zona semiárida del río Tehuantepec, Oaxaca, México. *Polibotánica* **16**:125-152.
- Acosta-Castellanos, S. 1992. *La Parte Alta de la Cuenca del Río Tehuantepec, Oaxaca: Flora, Comunidades y Relaciones Fitogeográficas*. M.Sc. Thesis. Instituto Politécnico Nacional. México, D.F. 82 pp.
- Acosta-Castellanos, S. 1995. Introducción a la Fitogeografía de Oaxaca. In: M.A. Vásquez-Dávila (Ed.). *Sociedad y Naturaleza en Oaxaca. La Tecnología Agrícola Tradicional*. Pp. 39-47. Instituto Indigenista Interamericano, CONACyT, e Instituto Tecnológico de Oaxaca. México, D.F.
- Axelrod, D.I. 1950a. Evolution of desert vegetation in western North America. *Contributions to Paleontology* **27**:215-306.
- Axelrod, D.I. 1950b. Classification of the Madro-Terciary flora. *Contributions to Paleontology* **27**:1-22
- Axelrod, D.I. 1979. Desert vegetation, its age and origin. In: J.R. Goodin & D.K. Morthington (Eds.). *Arid Land Plants Resources*. Pp. 1-72. Texas Technical University Press.
- Amorin, D.S. 1989. Refuge model simulations: Testing the theory. *Revista Brasileira de Entomología* **35**:803-812.
- Arriaga, L. & J.L. León. 1989. The Mexican tropical deciduous forests of Baja California Sur: a floristic and structural approach. *Vegetatio* **84**:45-52.
- Balvanera, P. 1999. *Diversidad Beta, Heterogeneidad Ambiental y Relaciones Espaciales en una Selva Baja Caducifolia*. Tesis de Doctorado en Ecología, UACPyP, Universidad Nacional Autónoma de México, México, D.F. 119 pp.
- Balvanera, P., E. Lott, G. Segura, C. Siebe & A. Islas. 2002. Patterns of β -diversity in a Mexican tropical dry forest. *Journal of Vegetation Science* **13**:145-158.
- Becerra, J.X. 2003. Evolution of the Mexican *Bursera* (Burseraceae) inferred from ITS, ETS, and 5S nuclear ribosomal DNA sequences. *Molecular Phylogenetics and Evolution* **26**:300-319.
- Becerra, J.X. 2005. Timing the origin and expansion of the Mexican tropical dry forest. *Proc. Nat. Acad. Sci. USA* **102**:10919-10923.
- Bonesso, A., B. Machado & J.M. Felfili. 2000. Diversidade e distribuição de espécies arbóreas em duas matas de galeria na micro-bacia do riacho Fundo, Distrito Federal. *Acta Botanica Brasileria* **14**:197-214.
- Bongers, F., J. Popma, J. Meave del Castillo & J. Carabias. 1988. Structure and floristic composition of the lowland rain forest of Los Tuxtlas, Mexico. *Vegetatio* **74**:55-80.
- Borhidi, A. 1996. *Phytogeography and Vegetation Ecology of Cuba*. Akadémiai Kiadó, Budapest. 923 pp.
- Bowman, D.M. 1996. Diversity patterns of woody species on a latitudinal transect from the monsoon tropics to desert in the Northern Territory, Australia. *Australian Journal of Botany* **44**:571-580.
- Burke, A. 2003. Inselbergs in a changing world - global trends. *Diversity and Distributions* **9**: 375-383.
- Búrquez, A. & A. Martínez-Yrizar. 2004. Límites geográficos entre las selvas bajas caducifolias y los matorrales espinosos y xerófilos: ¿Qué conservar? In: G. Ceballos & J.E. Bezaury (Eds.).

Identificación de Amenazas y Prioridades para Conservación en las Selvas Secas del Pacífico Mexicano. WWF-CONABIO.

- Burnham, R.J. & A. Graham 1999. The history of Neotropical vegetation: new developments and status. *Annals of the Missouri Botanical Garden* 86:546-589.
- Bryant, V.M. Jr. 1974. Late Quaternary pollen records from the east-central periphery of the Chihuahuan desert. In: R.H. Wauer & D.H. Riskind (Eds.). Transactions of the Symposium on the Biological Resources of the Chihuahuan Desert Region, United States and Mexico. Pp. 3-21. U.S. Department of the Interior, National Park Services Transactions and Proceedings Series 3, 1997.
- Cabido, M., A. Acosta & S. Díaz. 1990. The vascular flora and vegetation of granitic outcrops in the upper Cordoba mountains, Argentina. *Phytocoenologia* 19:267-281.
- Calvillo-Canadell, L. & S.R.S. Cevallos-Ferriz. 2005. Diverse assemblage of Eocene and Oligocene Leguminosae from Mexico. *International Journal of Plant Sciences* 166:671-692.
- Camacho-Rico, F., I. Trejo & C. Bonfil. 2006. Estructura y composición de la vegetación ribereña de la barranca del río Tembembe, Morelos, México. *Boletín de la Sociedad Botánica de México* 78:17-32.
- Castillo-Campos, G., P. Dávila-Aranda, J.A. Zavala-Hurtado. 2007. La selva baja caducifolia de una corriente de lava volcánica en el centro de Veracruz: Lista florística de la flora vascular. *Boletín de la Sociedad Botánica de México* 79:43-70.
- Cedano-Maldonado, M. & M. Harker. 2000. Listado florístico preliminar del volcán Ceboruco, Nayarit, México. *Boletín del Instituto de Botánica* 8:137-168.
- Cerros-Tlatilpa, R. & A. Espejo-Serna. 1998. Contribución al estudio florístico de los cerros El Sombrerito y Las Mariposas (Zoapapatl) en el municipio de Tlayacapan, Morelos, México. *Polibotánica* 8:29-46.
- Cevallos-Ferriz, S.R.S. & J. Barajas-Morales. 1994. Fossil woods from the El Cien Formation in Baja California Sur: Leguminosae. *IAWA Journal* 15:229-245.
- Cevallos-Ferriz, S.R.S. & E.A. González-Torres. 2005. Geological setting and phytodiversity in Mexico. In: F.J. Vega, T.G. Nyborg, M. del C. Perrilliat, M. Montellano-Ballesteros, S.R. Cevallos-Ferriz & S.A. Quiroz-Barroso (Eds.). *Studies on Mexican Paleontology*. Pag. 1-18. Springer. Amsterdam.
- Cevallos-Ferriz, S.R.S. & J.L. Ramírez. 2004. Bosquejo de la evolución florística. In: A.J. García Mendoza, M.J. Ordóñez & M. Briones-Salas (Eds.). *Biodiversidad de Oaxaca*. Pp. 87-104. Universidad Nacional Autónoma de México, Fondo Oaxaqueño para la Conservación de la Naturaleza & World Wildlife Fund. México, D.F.
- Challenger, A. 1998. *Utilización y Conservación de los Ecosistemas Terrestres de México: Pasado, Presente y Futuro*. CONABIO, Universidad Nacional Autónoma de México & Agrupación Sierra Madre, A.C. México, D.F. 847 pp.
- Chiappy-Jhones, C., V. Rico-Gray, L. Gamal & L. Giddings 2001. Floristic affinities between the Yucatán Peninsula and some karstic areas of Cuba. *Journal of Biogeography* 28:535-542
- Cox, A.V., A.M. Pridgeon, V.A. Albert & M.W. Chase. 1997. Phylogenetic of the slipper orchids (Cypripedioideae, Orchidaceae): nuclear rDNA ITS sequences. *Plant Systematics and Evolution* 208:1997-223.
- Cox, B. 2001. The biogeographic regions reconsidered. *Journal of Biogeography* 28:511-523.
- Cué-Bär, E.M., J.L. Villaseñor, J.J. Morrone and G. Ibarra-Manríquez. 2006. Identifying priority areas for conservation in Mexican tropical deciduous forest based on tree species. *Interciencia* 31:712-719.

- Danin, A. 1999. Sandstone outcrops: a major refugium of Mediterranean flora in the xeric part of Jordan. *Israel Journal of Plant Science* **47**:179-187.
- Dávila Aranda, P., J.L. Villaseñor Ríos, R. Medina Lemos, A. Ramírez Roa, A. Salinas Tovar, J. Sánchez-Ken & P. Tenorio Lezama. 1993. Listados Florísticos de México X. Flora del Valle de Tehuacán-Cuicatlán. Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México. México, D.F.
- Diego-Pérez, N. 2000. *Estudios Florísticos de Guerrero No. 10. Lagunas Playa Blanca, El Potosí, Salinas del Cuajo y zonas circundantes*. In: N. Diego-Pérez & R. Fonseca (Eds.). Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México. México, D.F. 33 pp.
- Diego-Pérez, N. & L. Lozada-Pérez. 1994. *Estudios Florísticos de Guerrero No. 3. Laguna de Tres Palos*. In: N. Diego-Pérez & R. Fonseca (Eds.). Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México. México, D.F. 29 pp.
- Diego-Pérez, N., R. Oviedo, L. Lozada & R.M. Fonseca. 1996/97. Vegetación costera de lagunas y zonas inundables Cuba-Guerrero, México. *Acta Botanica Hungarica* **40**:45-111.
- Dick, C.W. & S.J. Wright. 2005. Tropical mountain cradles of dry forest diversity. *Proc. Nat. Acad. Sci. USA* **102**:10757-10758.
- Dunphy, B. K., P.G. Murphy and A.E. Lugo. 2000. The tendency for trees to be multiple-stemmed in tropical and subtropical dry forests : Studies of Guanica forest, Puerto Rico. *Tropical Ecology* **41**:161-167.
- Durán, E., J.A. Meave, E.J. Lott, & G. Segura. 2006. Structure and diversity patterns at landscape level in a Mexican tropical deciduous forest. *Boletín de la Sociedad Botánica de México* **79**:43-60.
- Durán, R. & I. Olmsted. 1987. *Listado Florístico de la Reserva de Sian Ka'an*. Amigos de Sian Ka'an, Puerto Morelos, Q. Roo.
- Eden, M.J. 1974. Paleoclimatic influences and the development of savanna in southern Venezuela. *Journal of Biogeography* **1**:95-109.
- Edwards, E.J. & M.J. Donoghue. 2006. *Pereskia* and the origin of the cactus life form. *The American Naturalist* **167**:777- 793.
- Eiten, G. 1972. The cerrado vegetation of Brazil. *The Botanical Review*, **38**:201-341.
- Eiten, G. 1997. Uso do termo savana. *Portugaliae Acta Biologica, Sér. B, Sistemática, Ecología, Biogeografía e Paleontología* **17**:189-263.
- Fernández, R., C. Rodríguez, M.L. Arreguín, A. Rodríguez. 1988. Listado florístico de la Cuenca del Río Balsas, México. *Polibotánica* **9**:1-151.
- Ferrusquía-Villafranca, I. 1998. Geología de México: una sinopsis. In: T.P. Ramamoorthy, R. Bye, A. Lot & J. Fa (Compiladores). *Diversidad Biológica de México*. Pp. 3-108. Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México. México D.F.
- Fleischmann, K., S. Porembski, N. Biedinger & W. Barthlott. 1996. Inselbergs in the sea: vegetation of granite outcrops on the islands of Mahe, Praslin and Silhouette (Seychelles). *Boullletin of the Geobotanical Institute* **62**:61-74.
- Flores, J.S. 1992. Vegetación de las islas de la Península de Yucatán: Florística y Etnobotánica. *Etnoflora Yucatanense* **4**:1-94.
- Fonseca, R.M. & L. Lozada-Pérez. 1993. *Estudios Florísticos de Guerrero No. 1. Laguna de Coyuca*. In: N. Diego-Pérez & R. Fonseca (Eds.). Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México. México, D.F. 23 pp.
- Furley, P. 2006. Tropical savannas. *Progress in Physical Geography* **30**:105-121.

- Gallardo, C. 1996. *Estudios Florísticos de Guerrero No. 8. Parque Ecológico La Vainilla*. In: N. Diego-Pérez & R. Fonseca (Eds.). Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México. México, D.F. 61 pp.
- Gallardo-Cruz, J.A., J.A. Meave & E.A. Pérez-García. 2005. Estructura, composición y diversidad de la selva baja caducifolia del Cerro Verde, Nizanda (Oaxaca), México. *Boletín de la Sociedad Botánica de México* **76**:19-35.
- García, E. 1988. *Modificaciones al Sistema de Clasificación Climática de Köppen*. 4a ed. Editado por la autora. México D.F. 217 pp.
- García-Mendoza, A., P. Tenorio Lezama & J. Reyes Santiago. 1994. El endemismo en la flora fanerogámica de la Mixteca Alta, Oaxaca-Puebla, México. *Acta Botanica Mexicana* **27**:53-73.
- Gaston, K.J. 2000. Global patterns in biodiversity. *Nature* **405**:220-227.
- Gentry, A. 1995. Diversity and floristic composition of Neotropical dry forests. En S.H. Bullock, H.A. Mooney & E. Medina (Eds.). *Seasonally Dry Tropical Forests*. Pp. 146-194. Cambridge University Press. Cambridge.
- Gillespie, T.W., A. Grijalva & C.N. Farris. 2000. Diversity, composition, and structure of tropical dry forests in Central America. *Plant Ecology* **147**:37-47.
- Goldman, E.A. 1951. Biological Investigations in Mexico. *Smithsonian Miscellaneous Collections* **115**:1-476.
- González-Medrano, F. 1996. Algunos aspectos de la evolución de la vegetación de México. *Boletín de la Sociedad Botánica de México* **58**:129-136.
- González-Medrano, F. & G. Hernández Mejía, 1998. Las dolinas de Tamaulipas. *Ciencias* **50**:56-58.
- González-Medrano, F. & F. Chiang. 1988. Diversidad florística y fitogeografía de las zonas áridas del centro y del sur de México. *Simposio sobre Diversidad Biológica de México*. Pp. 20-21. Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México. México, D.F.
- Graham, A. 1998. Factores históricos de la diversidad biológica de México. En T.P., Ramamoorthy, R. Bye, A. Lot & J. Fa (compiladores). *Diversidad Biológica de México. Orígenes y Distribución*. Pp. 109-127. Universidad Nacional Autónoma de México. México D.F.
- Graham, A. 2007. CHAPTER 3. History of North American Vegetation - Cretaceous (Maastrichtian) - Tertiary. *Flora of North America Association*. <http://hua.huh.harvard.edu/FNA/Volume/V01/Chapter03.shtml>
- Groeger, A. & W. Barthlott. 1996. Biogeography and diversity of the inselberg (Laja) vegetation of southern Venezuela. *Biodiversity Letters* **3**:165-179.
- Gual, M. 1995. *Estudios Florísticos de Guerrero No. 6. Cañón del Zopilote (Área Venta Vieja)*. In: N. Diego-Pérez & R. Fonseca (Eds.). Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México. México, D.F. 39 pp.
- Guindão Cruz R., P., M.A. Batalha, V.R. Pivello & S.T. Meirelles. 2002. Soil-vegetation relationships in cerrado (Brazilian savanna) and semideciduous forest, Southern Brazil. *Plant Ecology* **160**:1-16.
- Haffer, J. 1982. General aspects of the refuge theory. En G.T. Prance (Ed.). *Biological Diversification in the Tropics*. Pp. 6-24. Columbia University Press. New York.
- Hágsater, E., M.Á. Soto-Arenas, G.A. Salazar-Chávez, R. Jiménez, M.A. López-Rosas & R.L. Dressler. 2005. *Las Orquídeas de México*. Instituto Chinoín. México, D.F. 304 pp.

- Hernández-Sandoval, L. 2001. *Beaucarnea sanctomariana* (Nolinaceae), a new micro-endemic species of ponytail palm from the Isthmus of Tehuantepec, Oaxaca, Mexico. *Novon* **11**:50-53.
- Ibarra-Manríquez, G., J.L. Villaseñor & R. Durán. 1995. Riqueza de especies y endemismos del componente arbóreo de la Península de Yucatán, México. *Boletín de la Sociedad Botánica de México* **57**:49-77.
- Janzen, D.H. & R. Liesner. 1980. Annotated check-list of plants of lowland Guanacaste Province, Costa Rica, exclusive of grasses and non-vascular cryptogams. *Brenesia* **18**:15-90.
- Jaramillo, C., M.J. Rueda & G. Mora. 2006. Cenozoic Plant Diversity in the Neotropics. *Science* **311**:1893-1896.
- Kellman, M. 1984. Synergistic relationships between fire and low soil fertility in Neotropical savannas: a hypothesis. *Biotropica* **16**:158-160.
- Kellman, M., R. Tackaberry, N. Brokaw & J. Meave. 1994. Tropical gallery forests. *Research & Exploration* **10**:92-103.
- Lavin, M. 2006. Floristic and geographical stability of discontinuous seasonally dry tropical forest explains patterns of plant phylogeny and endemism. In: R.T. Pennington, G.P. Lewis & J.A. Ratter. *Neotropical Savannas and Seasonally Dry Forests: Plant Diversity, Biogeography, and Conservation*. Pp. 433-47. The Systematic Association Special Volume 69. CRC Press, Taylor and Francis Group. Boca Ratón.
- Lavin, M., M.F. Wojciechowski, P. Gasson, C. Hughes & E. Wheeler. 2003. Phylogeny of Robinoid Legumes (Fabaceae) revisited: *Coursetia* and *Gliricidia* recircumscribed, and a biogeographical appraisal of the Caribbean endemics. *Systematic Botany* **28**: 387-409.
- Lebrija-Trejos, E. 2001. *Análisis Estructural de la Vegetación Ribereña en la Región de Nizanda, Oaxaca, México*. B.Sc. Thesis, Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México, México, D.F. 133 pp.
- Lebrija-Trejos, E. 2004. Secondary Succession in a Tropical Dry forests of Southern Mexico. M.Sc. Thesis. Wageningen University. Wageningen. 68 pp.
- Lebrija-Trejos, E.E., F. Bongers, E.A. Pérez-García & J.A. Meave. In press. Successional change and recovery rates after slash and burn agriculture in a tropical dry forest. *Biotropica*.
- López-Olmedo, L.I., E.A. Pérez-García y J.A. Meave. 2006. Estructura y composición florística de las sabanas de la región de Nizanda, Istmo de Tehuantepec (Oaxaca), México. *Acta Botanica Mexicana* **77**:41-67.
- López-Olmedo, L.I., J.A. Meave y E.A. Pérez-García. 2007. Floristics and structural contrasts between natural savannas and anthropogenic pastures in a tropical dry landscape. *The Rangeland Journal* **29**:181-190
- Lott, E.J. 1985. *Listados Florísticos de México III. La Estación de Biología Chamela, Jalisco*. Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México, México, D.F.
- Lott, E.J. 1993. Annotated checklist of the vascular flora of the Chamela Bay region, Jalisco, Mexico. *Occasional Papers of the California Academy of Sciences* **148**:1-60.
- Lott, E.J. & T.H. Atkinson, 2002. Biodiversidad y Fitogeografía de Chamela-Cuixmala, Jalisco. In: F.A. Nogra, J. Vega & M. Quesada (Eds.). *Historia Natural de Chamela*. Pp. 83-97. Instituto de Biología. Universidad Nacional Autónoma de México, México, D.F.
- Lott, E.J. & T.H. Atkinson. 2006. Mexican and Central American seasonally dry tropical forests: Chamela-Cuixmala, Jalisco, as a focal point for comparison. In: R.T. Pennington, G.P. Lewis & J.A. Ratter (Eds.). *Neotropical Savannas and Seasonally Dry Forests. Plant Diversity, Biogeography, and Conservation*. Pp. 315-342. Taylor and Francis. U.S.A.

- Lott, E.J., S.H. Bullock & J.A. Solís Magallanes. 1987. Floristic diversity and structure of upland and arroyo forests of coastal Jalisco. *Biotropica* **19**:228-235.
- Lozada-Pérez, L. 1994. *Estudios Florísticos de Guerrero No. 2. Laguna de Mitla*. In: N. Diego-Pérez & R. Fonseca (Eds.). Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México. México, D.F. 44 pp.
- Maass, J.M. 1995. Conversion of tropical dry forest to pasture and agriculture. In: S.H. Bullock, H.A. Mooney & E. Medina (Eds.). *Seasonally Dry Tropical Forests*. Pp. 399-422. Cambridge University Press. Cambridge.
- Magallón, S.A. & M.J. Sanderson. 2005. Angiosperm divergence times: The effect of genes, codon, positions, and time constraints. *Evolution* **59**:1653-1670.
- Maldonado, B.J. 1997. Aprovechamiento de los recursos florísticos de la Sierra de Huautla, Morelos, México. M.Sc. Thesis. Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México. México, D.F. 149 p.
- Martínez, I.A. 1995. *Estructura y Composición de Florística en Áreas Remanentes de Selva en la Costa de Chiapas*. B.Sc. Thesis, Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México, México, D.F. 77 pp.
- Martínez, E., M. Sousa & C.H. Ramos Álvarez. 2001. *Listados Florísticos de México XXII. Región de Calakmul, Campeche*. Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México, México, D.F. 55 pp.
- Martínez, E. & C. Galindo-Leal. 2002. La vegetación de Calakmul, Campeche, México: Clasificación, descripción y distribución. *Boletín de la Sociedad Botánica de México* **71**:7-32.
- Martínez-Gordillo, M. & J.J. Morrone. 2005. Patrones de endemismo y disyunción de los géneros de Euphorbiaceae sensu lato: Un análisis panbiogeográfico. *Boletín de la Sociedad Botánica de México* **77**:21-33
- Martínez-Hernández, E. & E. Ramírez-Arriaga. 1996. Paleocorología de angiospermas de la flora mexicana durante el Mesozoico y Terciario. Algunas evidencias palinológicas. *Boletín de la Sociedad Botánica de México* **58**:87-97.
- Martínez-Yrizar, A., A. Búrquez & M. Maass. 2000. Structure and functioning of tropical deciduous forest in Western Mexico. In: R.H. Robichaux & D.A. Yetman. *The Tropical Deciduous Forest of Alamos: Biodiversity of a Threatened Ecosystem in Mexico*. Pp. 19-35. University of Arizona Press. Tucson.
- Meave, J.A. 1991. *Maintenance of Tropical Rain Forest Plant Diversity in Riparian Forests of Tropical Savannas*. Ph.D. Thesis. York University. Toronto, 282 pp.
- Meave, J.A. 2001. El potencial de los bosques ribereños en sabanas tropicales como microrefugios ecológicos para plantas de selvas húmedas durante periodos áridos del Pleistoceno. In: J. Llorente-Bousquets & J.J. Morrone (Eds.). *Introducción a la Biogeografía en Latinoamérica: Teorías, Conceptos, Métodos y Aplicaciones*. Pp. 137-140. Las Prensas de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México. México D.F.
- Meave, J. & M. Kellman. 1994. Maintenance of rain forest plant diversity in tropical riparian forest fragments: implications for species conservation during Pleistocene drought. *Journal of Biogeography* **21**:121-135.
- Medina, E. 1995. Diversity of life forms of higher plants in Neotropical dry forests. In: S.H. Bullock, H.A. Mooney & E. Medina (Eds.). *Seasonally Dry Tropical Forests*. Pp. 221-242. Cambridge University Press. Cambridge.
- Menaut, J.C., M. Lepage & L. Abbadie. 1995. Savannas, woodlands and dry forests in Africa. In: S.H. Bullock, H.A. Mooney & E. Medina (Eds.). *Seasonally Dry Tropical Forests*. Pp. 64-92. Cambridge University Press. Cambridge.

- Meirelles, S.T., V.R. Pivello & C.A. Oly. 1999. The vegetation of granite rock outcrops in Rio de Janeiro, Brazil, and the need for its protection. *Environmental Conservation* **26**:10-20.
- Miles, L., A.C. Newton, R.S. DeFries, C. Ravilious, I. May, S. Blyth, V. Kapos & J.E. Gordon. 2006. A global overview of the conservation status of tropical dry forests. *Journal of Biogeography* **33**:491-505.
- Miranda, F. & E. Hernández-X. 1963. Los tipos de vegetación en México y su clasificación. *Boletín de la Sociedad Botánica de México* **28**:29-179.
- Mooney H.A., S. Bullock & E. Medina. 1995. Introduction. In: S.H. Bullock, H.A. Mooney & E. Medina (Eds.). *Seasonally Dry Tropical Forests*. Pp. 1-8. Cambridge University Press. Cambridge.
- Murphy, P.G. & A.E. Lugo. 1986. Ecology of tropical dry forest. *Annual Review of Ecology and Systematics* **17**:67-88.
- Padilla-Velarde, E., R. Cuevas-Guzmán, G. Ibarra-Manríquez & S. Moreno-Gómez. 2006. Riqueza y biogeografía de la flora arbórea del estado de Colima, México. *Revista Mexicana de Biodiversidad* **77**:271-295.
- Palvetic, Z. & I. Trinajstić. 1997. Rocky plant vegetation of the ass. Campanulo-Centaureetum dalmaticae H-ic (1934) 1939 (Centaureo-Campanulion H-ic) (1934) on the Island of Cres (Croatia). *Periodicum-Biologorum* **99**:441-443.
- Pennington, R.T., D.E. Prado & C.A. Pendry. 2000. Neotropical seasonally dry forest and Quaternary vegetation changes. *Journal of Biogeography* **27**:261-273.
- Pennington, R.T., M. Lavin, D.E. Prado, C.A. Pendry, S.K. Pell & C.A. Butterworth. 2004. Historical climate change and speciation: Neotropical seasonally dry forest plants show patterns of both Tertiary and Quaternary diversification. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London B* **359**:515-537.
- Pennington, R.T., G.P. Lewis & J.A. Ratter. 2006a. An overview of the plant diversity, biogeography and conservation of Neotropical of dry forest. In: R.T. Pennington, G.P. Lewis & J.A. Ratter (Eds.). *Neotropical Savannas and Seasonally Dry Forests: Plant Diversity, Biogeography, and Conservation*. Pp. 1-29. The Systematic Association Special Volume 69. CRC Press, Taylor and Francis Group. Boca Ratón.
- Pennington, R.T., J.E. Richardson and M. Lavin. 2006b. Insights into the historical construction of species-rich biomes from dated plant phylogenies, neutral ecological theory and phylogenetic community structure. *New Phytologist* **172**:605-616.
- Pennington, T.D. & J. Sarukhán. 1998. *Manual para la Identificación de los Principales Árboles Tropicales de México*. 2a ed., Fondo de Cultura Económica & Universidad Nacional Autónoma de México, México D.F.
- Peralta, S. 1995. *Estudios Florísticos de Guerrero No. 5. Cañón del Zopilote (Área Papalotepec)*. In: N. Diego-Pérez & R. Fonseca (Eds.). Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México. México, D.F. 37 pp.
- Peralta-Gómez, S., N. Diego-Pérez & M. Gual-Díaz. 2000. *Listados Florísticos de México XIX. La Costa Grande de Guerrero*. Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México. México, D.F. 44 pp.
- Pérez-García, E.A. & J.A. Meave. 2004. Heterogeneity of xerophytic vegetation of limestone outcrops in a tropical deciduous forest region. *Plant Ecology* **175**:147-163.
- Pérez-García, E.A. & J.A. Meave. 2006. Coexistence and divergence of tropical dry forests and savannas in southern Mexico. *Journal of Biogeography* **33**:438-447.
- Pérez-García, E.A., J. Meave & C. Gallardo. 2001. Vegetación y flora de la región de Nizanda, Istmo de Tehuantepec, Oaxaca. *Acta Botanica Mexicana* **56**:19-88.

- Pérez-García, E.A., J.A. Meave & J.A. Gallardo-Cruz. 2005. Diversidad β y diferenciación florística en un paisaje complejo del trópico estacionalmente seco del sur de México. In: G. Halffter, J. Soberón, P. Koleff & A. Melic (Eds.). *Sobre Diversidad Biológica: El Significado de las Diversidades Alfa, Beta y Gamma*. Pp. 123-142. Sociedad Entomológica Aragonesa. Zaragoza.
- Pineda-García, F., L. Arredondo-Amezcuca & G. Ibarra-Manríquez. 2007. Riqueza y diversidad de especies leñosas del bosque tropical caducifolio El Tarimo, Cuenca del Balsas, Guerrero. *Revista Mexicana de Biodiversidad* **78**:129-139.
- Porembski, S. 1996. Notes on the vegetation of Inselbergs of Malawi. *Flora (Jena)* **191**:1-8.
- Porembski, S., W. Barthlott, S. Doerrstock & N. Biedinger. 1994. Vegetation of rock outcrops in Guinea: granite inselberg, sandstone table mountain and ferricretes - remarks on species number and endemism. *Flora (Jena)* **189**:315-326.
- Porembski, S. & G. Brown. 1995. The vegetation of inselbergs in the Comoe National Park (Ivory Coast). *Candollea* **50**:351-365.
- Porembski, S., G. Brown & W. Barthlott. 1995. An inverted latitudinal gradient of plant diversity in shallow depression on Ivorian inselbergs. *Vegetatio* **117**:151-163.
- Porembski, S., E. Fischer & N. Biendinger. 1997a. Vegetation of inselbergs, quartzitic outcrops and ferricretes in Rwanda and eastern Zaire (Kivu). *Bulletin du Jardin Botanique National de Belgique* **66**:81-99.
- Porembski, S., G. Martinelli, R. Ohlemueller & W. Barthlott. 1998. Diversity and ecology of saxicolous vegetation mats on inselbergs in the Brazilian Atlantic rainforest. *Diversity and Distributions* **4**:107-119.
- Porembski, S., R. Seine & W. Barthlott. 1997b. Inselberg vegetation and the biodiversity of granite outcrops. *Journal of the Royal Society of Western Australia* **52**:503-522.
- Porembski, S., J. Szarzynski, J.P. Mund & W. Barthlott. 1996. Biodiversity and vegetation of small-sized inselbergs in a West African rain forest (Taï, Ivory Coast). *Journal of Biogeography* **23**:47-55.
- Puig, H. 1972. La sabana de Huimanguillo, Tabasco, México. Memorias de Symposia del I Congreso Latinoamericano & V Mexicano de Botánica. Pp. 389-411.
- Martínez-Hernández, E. & E. Ramírez-Arriaga. 1996. Paleocorología de angiospermas de la flora mexicana durante el Mesozoico y Terciario. Algunas evidencias palinológicas. *Boletín de la Sociedad Botánica de México* **58**:87-97.
- Raven, P.H. 1975. Summary of the biogeographical symposium. *Annals of the Missouri Botanical Garden* **62**:380-385.
- Rundel, P.W. & K. Boonpragob. 1995. Dry forests ecosystem of Thailand. In: S.H. Bullock, H.A. Mooney & E. Medina (Eds.). *Seasonally Dry Tropical Forests*. Pp. 93-123. Cambridge University Press. Cambridge.
- Rzedowski, J. 1954. Vegetación del Pedregal de San Ángel (Distrito Federal, México). *Anales de la Escuela Nacional de Ciencias Biológicas* **8**:59-129.
- Rzedowski, J. 1962. Contribuciones a la fitogeografía florística e histórica de México I. Algunas consideraciones acerca del elemento endémico en la flora mexicana. *Boletín de la Sociedad Botánica de México* **27**:52-65.
- Rzedowski, J. 1970. Geographical relationships of the flora of Mexican dry regions. In: A. Graham (Ed.). *Vegetation and Vegetational History of Northern Latin America*. Pp. 61-72. Elsevier Scientific Company. Amsterdam.
- Rzedowski, J. 1975. An Ecological and Phytogeographical Analysis of the Grasslands of Mexico. *Taxon* **24**:67-80.

- Rzedowski, J. 1978. *Vegetación de México*. Editorial Limusa. México, D.F. 432 pp.
- Rzedowski, J. 1991. Diversidad y orígenes de la flora fanerogámica de México. *Acta Botánica Mexicana* **14**:3-21.
- Rzedowski J. & G. Calderón. 1987. El bosque tropical caducifolio de la región de mexicana del Bajío. *Trace* **12**:12-21.
- Rzedowski, J. & R. Palacios-Chávez. 1977. El bosque de *Engelhardtia (Oreommunea) mexicana* en la región de la Chinantla (Oaxaca, México). Una reliquia del Cenozoico. *Boletín de la Sociedad Botánica de México* **36**:93-127.
- Sánchez-Mejía, Z.M., L. Serrano-Grijalva, O. Peñuelas-Rubio, E.R. Pérez-Ruiz, E. Sequeiros-Ruvalcaba & M.T. García-Calleja. 2007. Composición florística y estructura de la comunidad vegetal del límite norte del desierto de Sonora y la selva baja caducifolia (Noroeste de México). *Revista Latinoamericana de Recursos Naturales* **3**:74-83.
- Salas-Morales, S.H., A. Saynes-Vásquez & L. Schibli. 2003. Flora de la costa de Oaxaca, México: Región de Zimatán. *Boletín de la Sociedad Botánica de México* **72**:21-58.
- Salas-Morales, S.H., L. Schibli, A. Nava-Zafra y A. Saynes-Vásquez. 2007. Flora de la costa de Oaxaca, México (2): Lista florística comentada del Parque Nacional Huatulco. *Boletín de la Sociedad Botánica de México* **81**:101-130.
- Santiago-Valentin, E. & R.G. Olmstead. 2004. Historical biogeography of Caribbean plants: introduction to current knowledge and possibilities from a phylogenetic perspective. *Taxon* **53**:299–319.
- Scariot, A. & A.C. Sevilha. 2005. Biodiversidade, estrutura e conservação de florestas estacionais decíduais no cerrado. In: A. Scariot, J.M. Felfili & J.C. Sousa-Silva (eds.). *Ecologia, Biodiversidade e Conservação do Cerrado*. Ministério do Meio Ambiente. Brasília.
- Schultheis, L.M. & B.G. Baldwin. 1999. Molecular phylogenetics of Fouquieriaceae: evidence from nuclear rDNA ITS studies. *American Journal of Botany* **86**:578-589.
- Silva, M.F.F., R.S. Secco & M.G.A. Lobo. 1996. Ecological aspects of the tropical scrub vegetation on rocky outcrops of the Serra dos Carajas, state of Para, Brazil. *Acta Amazonica* **26**:17-44.
- Sims, H., P.S. Herendeen, R. Lupia, R.A. Christopher & P.R. Crane. 1999. Fossil flowers with Normapolles pollen from the Upper Cretaceous of southeastern North America. *Review of Palaeobotany and Palynology* **106**:131–151.
- Smedmark, J.E.E. & A.A. Anderberg. 2007. Boreotropical migration explains hybridization between geographically distant lineages in the pantropical clade Sideroxyleae (Sapotaceae). *American Journal of Botany* **94**:1491-1505
- Soto, M.A. & G.A. Salazar. 2004. Orquídeas. In: A.J. García-Mendoza, M.J. Ordóñez & M. Briones-Salas (Eds.). *Biodiversidad de Oaxaca*. Pp. 271-295. Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México, Fondo Oaxaqueño para la Conservación de la Naturaleza & World Wildlife Fund. México, D.F.
- Soto, M.A., G.A. Salazar & E. Hágsater. 1990. *Phragmipedium xerophyticum*, una nueva especie del sureste de México. *Orquídea (Méx.)* **12**:1-10.
- Szarzynski, J. 2000. Xeric islands: environmental conditions on inselbergs. In: S. Porembski & W. Barthlott (eds.). *Inselbergs*. Pp. 37-48. Ecological Studies, Vol. 146. Springer-Verlag, Berlin, Heidelberg.
- Tiffney, B.H. 1985a. Perspectives on the origin of the floristic similarity between eastern Asia and eastern North America. *Journal of the Arnold Arboretum* **66**:73-94.
- Tiffney, B.H. 1985b. The Eocene north Atlantic land bridge: Its importance in Tertiary and Modern phytogeography of the Northern Hemisphere. *Journal of the Arnold Arboretum* **66**:243-273:
- Téllez Valdés, O. & E. Cabrera Cano. 1987. *Listados Florísticos de México VI. Flórmula de la Isla*

- de Cozumel*, Q. R. Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México. México, D.F.
- Téllez Valdés, O., G. Flores Franco, A. Martínez Rodríguez, R.E. González Flores, G. Segura Hernández, R. Ramírez Rodríguez, A. Domínguez Mariani & I. Calzada. 1995. *Listados Florísticos de México XII. Flora de la Reserva Ecológica Sierra de San Juan, Nayarit, México*. Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México, México, D.F.
- Toledo, V.M. 1982. Pleistocene changes of vegetation in tropical México. In: G.T. Prance (Ed.). *Biological Diversification in the Tropics*. Pp. 93-111. Columbia University Press. New York.
- Toledo Rizzini, C. 1997. *Tratado de Fitografía do Brasil*. Âmbito Cultural Edições. 2a ed. Río de Janeiro. 747 pp.
- Torres-Colín, L.M. 1989. Estudio Florístico y Descripción de la Vegetación del Cerro Guiengola, en el Istmo de Tehuantepec, Oaxaca. B.Sc. Thesis. Universidad Nacional Autónoma de México. Los Reyes, Iztacala, Estado de México. 81 pp.
- Torres-Colín, R. 2004. Tipos de vegetación. In: A.J. García-Mendoza, M.J. Ordóñez & M. Briones-Salas (Eds.). *Biodiversidad de Oaxaca*. Pp. 105-117. Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México, Fondo Oaxaqueño para la Conservación de la Naturaleza & World Wildlife Fund. México, D.F.
- Torres-Colín, R., L. Torres-Colín, P. Dávila-Aranda, J.L. Villaseñor-Ríos. 1997. *Listados Florísticos de México XVI. Flora del Distrito de Tehuantepec, Oaxaca*. Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México. México, D.F. 68 pp.
- Tovar Romero H.A. 2005. Morfología y distribución de las cactáceas en el paisaje complejo de Nizanda (Oaxaca), México. Tesis de Licenciatura, Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México, México, D.F.
- Trejo, I. 1996. Características del medio físico de la selva baja caducifolia en México. *Boletín del Instituto de Geografía*, Special Issue **4**:95-110.
- Trejo, I. 1998. Distribución y Diversidad de Selvas Bajas en México: Relaciones con el Clima y el Suelo. Ph. Thesis. Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México. México, D.F.
- Trejo, I. 2005. Análisis de la diversidad de la selva baja caducifolia en México. In: G. Halffter, J. Soberón, P. Koleff & A. Melic (Eds.). *Sobre Diversidad Biológica: el Significado de las Diversidades Alfa, Beta y Gamma*. Pp. 111-122. Sociedad Entomológica Aragonesa. Zaragoza.
- Trejo, I. & R. Dirzo. 2000. Deforestation of seasonally dry forest: a national and local analysis in Mexico. *Biological Conservation* **94**:133-142.
- Trejo, I. & R. Dirzo. 2002. Floristic diversity of Mexican seasonally dry tropical forests. *Biodiversity and Conservation* **11**:2063-2084.
- Van Den Berg, C., W.E. Higgins, R.L. Dressler, W.M. Whitten, M.A. Soto Arenas, A. Culham & M.W. Chase. 2000. A phylogenetic analysis of Laeliinae (Orchidaceae) based on sequence data from internal transcribed spacers (ITS) of Nuclear ribosomal DNA. *Lindleyana* **15**:96-114.
- Van Devender, T.R., A.C. Sanders, R.K. Wilson & S.A. Meyer. 2000. Vegetation, flora, and seasons of the Río Cuchujaqui, a tropical deciduous forest near Alamos, Sonora. In: R.H. Robichaux & D.A. Yetman (Eds.). *The Tropical Deciduous Forest of Alamos. Biodiversity of a Threatened Ecosystem in Mexico*. Pp. 37-101. The University of Arizona Press. Tucson.
- Valiente-Banuet, A. 1995. La ecología y los desiertos de México. *Universidad de México* **536-537**:39-42.

- Valiente-Banuet, A., F. González Medrano & D. Piñero. 1995. La vegetación selvática de la región de Gómez Farías, Tamaulipas, México. *Acta Botanica Mexicana* 33:1-36.
- Valle-Doménech, J.A. 2000. Análisis Estructural de Una Hectárea de Selva Alta Perennifolia en el Monumento Natural Yaxchilán (Chiapas) México. B.Sc. Thesis. Facultad de Ciencias. Universidad Nacional Autónoma de México. México D.F. 99 pp.
- Vargas, A. & A. Pérez. 1996. *Estudios Florísticos de Guerrero No. 7. Cerro Chiletépetl y Alrededores*. In: N. Diego-Pérez & R. Fonseca (Eds.). Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México. México, D.F. 49 pp.
- Vega Aviña, R., H. Aguiar-Hernández, J.A. Gutiérrez-García & J.A. Hernández-Vizcarra. 2000. Endemismo regional presente en la flora del municipio de Culiacán, Sinaloa, México. *Acta Botanica Mexicana* 53:1-15.
- Vega Aviña, R., D. Benítez Pardo, L.M. Flores Campaña & F.M. Hernández Álvarez. 2001. *Listados Florísticos de México XXI. Vegetación y Flora de la Isla de Pájaros e Isla de Lobos de la Bahía de Mazatlán, Sinaloa*. Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México. México, D.F. 19 pp.
- Verduzco, C. & L.C. Rodríguez. 1995. *Estudios Florísticos de Guerrero No. 4. El Rincón de la Vía*. In: N. Diego-Pérez & R. Fonseca (Eds.). Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México. México, D.F. 43 pp.
- Watson, D.M. & T. Peterson. 1999. Determinants of diversity in a naturally fragmented landscape: humid montane forest avifaunas of Mesoamerica. *Ecography* 22:582-589
- Webb, S.D. & A. Rancy. 1996. Late Cenozoic evolution of the Neotropical mammal fauna. In: J.B.C. Jackson, A.F. Budd & A. G. Coates (Eds.). *Evolution and Environment in Tropical America*. Pp. 335-358. The University of Chicago Press. Chicago.
- Weeks, A., D.C. Daly & B.B. Simpson. 2005. The phylogenetic history and biogeography of the frankincenses and myrrh family (Burseraceae) based on nuclear and chloroplast sequence data. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 35:85-101.
- Wells, P. V. 1977. Post-glacial origin of the present Chihuahuan Desert less than 11,500 years ago. In: R. H. Wauer & D. H. Riskind (Eds.). Transactions of the symposium on the biological resources of the Chihuahuan Desert region, United States and Mexico. Pp 67-83. U.S. Department of the Interior, National Park Service Transactions and Proceedings Series, no. 3. Washington.
- Wolfe, J.A. 1975. Some aspects of plant geography of the Northern Hemisphere during the late Cretaceous and Tertiary. *Annals of the Missouri Botanical Garden* 62:264-279.
- Williams, L. 1939. Árboles y arbustos del Istmo de Tehuantepec, México. *Lilloa* 4:137-171.
- Zamora-Crescencio, P. 2003. Contribución al estudio florístico y descripción de la vegetación del municipio de Tenabo, Campeche, México. *Polibotánica* 15:1-40.
- Zizumbo, D. & P. Colunga. 1980. La Utilización de los Recursos Naturales entre los Huaves de San Mateo del Mar, Oaxaca. B.Sc. Thesis, Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma De México. México, D.F.
- Zepeda, C. & E. Velázquez. 1999. El bosque tropical caducifolio de la vertiente sur de la Sierra de Nanchititla, Estado de México; la composición y la afinidad geográfica de su flora. *Acta Botanica Mexicana* 46:29-55.

Table 1. Floristic richness comparison between different localities in areas of seasonally dry tropic vegetation in Mexico. The column “Vegetation Type” include a standardized classification of the most important plant communities of each locality. The secondary vegetation was eliminated of this column but its plant species are included in the amount of its floristic richness. S =species richness; G =number of genera; F = number of families; Alt. = altitude (m a.s.l.); AV = aquatic vegetation; CF = coniferous forest (*Abies*, *Juniperus* and *Pinus*); GF = gallery forest (includes “selva mediana ribereña”); Gras = grassland (including desert, temperate or secondary grasslands); HV = halophytic vegetation and coastal dunes. Ma = mangrove; MCF = mountain cloud forest; MSETF = medium stature evergreen tropical forest; MSTF = medium stature tropical forest (including semievergreen and subdeciduous forests and also as riparian forests); Pal = palm groves; PF = *Pinus* forest; PQF = *Pinus* with *Quercus* forest; QF = *Quercus* forest; Sav = savanna (tropical grassland); ScS = sclerophyllous scrub (Chaparral); SeTDF = semievergreen tropical dry forest (Tintales and other flooded forests). SF = spiny forest; SLSTF = spiny low stature tropical forest; SS = spiny scrub; TEF = tropical evergreen forest; TDF = tropical dry forest; XS = xerophytic scrub.

Locality	S	Gen	Fam	Area (km ²)	Alt. (m)	Vegetation type	Reference
Calakmul, Cam.	1550	726	147*	23,398	~ 200- 380	MTTS, Sav, TEF, TDF, SeTDF, MSTF, AV	Martínez <i>et al.</i> , 2001
Cañón del Zopilote, Papalotepec, Gro.	268	203	75	31	700- 1350	TDF	Peralta, 1995
Cañón del Zopilote, Venta Vieja, Gro.	307	222	77*	38	700- 1100	TDF	Gual, 1995
Centro de Veracruz	666	394	104	18.23	400- 900	TDF	Castillo-Campos <i>et al.</i> , 2007
Cerro Chiletépetl, Gro.	300	201	72	24.8	540- 1260	QF, GF, XS, Pal, Sav?, TDF, MSTF	Vargas & Pérez, 1996
Chamela- Cuixmala, Jal.	1149	572	125	350	0 - 500	GF, Ma, SS, TDF, AV, HV	Lott y Atkinson, 2002
Costa Grande, Gro.	1047	527	135	2,500	0 - 300	GF, Ma, XS, TDF, SeTDF, MSTF, AV, HV	Peralta-Gómez <i>et al.</i> , 2000
Cozumel, Q.Roo.	542	---	105*	490	~ 0 - 10	Ma, TDF, SeTDF, AV	Téllez Valdés & Cabrera Cano, 1987
Culiacán (Mpio.) Sin.	1445	623	145	4,758.9	0 - 860	BCQ, SF, GF, QF, TDF, MSTF	Vega Aviña <i>et al.</i> , 2000
Cuenca alta del Tehuantepec, Oax.	448	272	89	≈ 650	700- 2100	TDF, PQF, QF, XS, VG	Acosta <i>et al.</i> , 2003

Locality	S	Gen	Fam	Area (km ²)	Alt. (m)	Vegetation type	Reference
Cuenca del Balsas, Gro., Jal., Méx., Mich., Mor. Oax., Pue., Tlax.	4442	1,246	202	112,320	0 - 3100	CF, MCF, QF, TDF, MSTF, SS, XS, AV	Fernández <i>et al.</i> , 1998
Depresión Central, Chis.	998	489	103	9,000	200-1500	TDF, SS	Reyes-García & Sousa, 1997
Gómez Farías, Tam. ¹	286	---	83* [§]	400	100 - 900	GF, TDF, MSTF, MSETF, AV	Valiente-Banuet <i>et al.</i> , 1995
Huatulco, Oax.	736	391	91*	63.7	0 - 200	GF, HV, Ma, MSTF, TDF, Sav, SLSTF	Salas-Morales <i>et al.</i> , 2007
Huimanguillo, Tab.	786	---	---	---	---	QF, Sav, TEF	Puig, 1972
Isla Lobos, Mazatlán, Sin.	57	52	27*	0.10	0 - 141	QF, SS, Gras,	Vega Aviña <i>et al.</i> , 2001
Isla Pájaros, Mazatlán, Sin.	56	50	27*	0.48	0 - 142	QF, Ma, Gras, HV	Vega Aviña <i>et al.</i> , 2001
Isla Pájaros & I. Lobos, Mazatlán, Sin. (together)	74	67	31*	0.58	0 - 142	QF, Ma, SS, Gras, HV	Vega Aviña <i>et al.</i> , 2001
La Vainilla, Gro.	428	309	98	3.4	250 - 570	GF, TDF, MSTF	Gallardo, 1996
Laguna de Coyuca, Gro.	488	--	101	100	0 - < 100	GF, Ma, TDF, SeTDF, AV	Fonseca & Lozada-Pérez, 1993
Laguna de Mitla, Gro.	523	323	99*	225	0 - < 100	GF, Ma, SS, Sav, TDF, AV	Lozada-Pérez, 1994
Laguna de Tres Palos, Gro.	527	329	107	167	0 - < 100	GF, TDF, SeTDF, AV	Diego-Pérez & Lozada-Pérez, 1994
Lagunas Playa Blanca, El Potosí y Salinas del Cuajo, Gro.	382	270	101	219.2	0 - 180	GF, Ma, XS, TDF, MSTF, AV, HV	Diego-Pérez, 2000
Mixteca Alta, Oax., Pue.	1550	490	132*	8,086	1700 - >3000	CF, PQF, GF, MCF, QF, SSP, XS, Pal, Gras, TDF	García-Mendoza <i>et al.</i> , 1994
Nachititla, Edo. de Méx.	288	208	89	13.2	600-1400	GF, TDF	Zepeda & Velázquez, 1999
Nizanda, Oax.	746	458	117*	85	90 - 500	GF, SS, XS, Sav, TDF, MSTF, AV,	Pérez-García <i>et al.</i> , 2001
Nizanda, Oax.	922	554	124	90	90 - 750	GF, XS, Sav, TDF, MSTF, AV,	Pérez-García <i>et al.</i> unpublished.

Locality	S	Gen	Fam	Area (km ²)	Alt. (m)	Vegetation type	Reference
Rincón de la Vía, Gro.	498	327	108	78	700-1800	CF, PQF, QF, Sav, MSTF, AV	Verduzco & Rodríguez, 1995
Río Cuchujaqui, Son.	736	429	736	46	220 - 400	GF, QF, SS, TDF, AV	Van Devender <i>et al.</i> , 2000r
San Juan, Nay.	1200	506	134*	400	~0-2200	CF, PQF, QF, BM, Gras, TDF, MSTF	Téllez Valdés <i>et al.</i> , 1995
Sian Ka'an, Q.Roo.	850	470	112	5280	0 - < 50	Sav, TDF, SeTDF, AV	Durán & Olmsted, 1987
Sierra de Huautla, Mor.	629	219	83	593	700-2400	TDF, PF, QF, MSTF, VS	Maldonado, 1997
Sierra de Manantlán, Jal.	2774			1400		BCQ, MCF, QF, TDF	Santana-Michel <i>et al.</i> , 1996
Tehuantepec (Distrito), Oax.	1720	776	154	6600	0 - 1800	CF, QF, GF, MCF, SS, XS, Sav, TDF, AV	Torres <i>et al.</i> , 1997
Tehuacán-Ciucatlán (Valle de), Pue.	2703	922	189	10000	~ 600-2950	CF, PQF, GF, ScS, XS, Gras, TDF	Dávila Aranda <i>et al.</i> , 1993
Tenabo, Camp.	467	322	94*	882	0 - 100	Ma, TDF, SeTDF, MSTF, PF, TDF	Zamora-Crescencio, 2003
Tlayacapan, Mor.	368			8500			Cerros-Tlatilpa & Espejo-Serna, 1998
Volcán Ceboruco, Nay.	369	207	71	4	? - 2164	QF, PF, Gras, TDF, VS	Cedano & Harker, 2000
Zimatán, Oax.	1384	668	144*	713	0 - 2580	BCQ, QF, Sav, MSTF, TDF, SLSTF,	Salas-Morales <i>et al.</i> , 2003

¹ = only includes angiosperms.

* = family number considering the legume families (Caesalpiniaceae, Fabaceae & Mimosaceae) as only one family.

§ = Some monocots families are included in Liliaceae.



Coexistence and divergence of tropical dry forests and savannas in southern Mexico

Eduardo A. Pérez-García* and Jorge A. Meave

Departamento de Ecología y Recursos Naturales, Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México, México DF, México

ABSTRACT

Aim The purpose of the study was to assess the degree of floristic differentiation between tropical dry forest (TDF) and savanna occurring in a single landscape. This comparison provides information on the responses of vegetation to the prevailing environmental conditions, while it also allows us to make inferences about large-scale events and processes, both biogeographical and evolutionary. Our approach included three levels of analysis: (1) taxonomic, (2) morphological and (3) vegetational.

Location The seasonal dry tropical landscape in the Nizanda region, Oaxaca State, southern Mexico. The landscape comprises a complex vegetation mosaic in which tropical dry forest and savannas are the most conspicuous components.

Methods Comparisons between TDF and savanna were based on inventories for these communities produced after 8 years of botanical survey. At the taxonomic level, the relative representation of taxa of different hierarchical levels in each community was examined. Morphological analyses required the classification of species on each of three criteria: (1) growth form, (2) life form and (3) growth habit. Vegetation level analysis was based on the frequencies of taxa in one hundred 100-m² composition plots with which matrices of binary data were constructed for species, genera and families. These were subjected to classification analysis with Ward's method and using Euclidean distances as the dissimilarity algorithm.

Results The combined flora for both communities comprised 600 species, 375 genera and 94 families; between them they shared 31, 40 and 34 taxa, respectively. The corresponding Sørensen similarity values were 10%, 21% and 72%, respectively. Ranking genera and families according to their species richness displayed large differences between savanna and TDF. Large differences between these communities were observed for Acanthaceae, Cactaceae, Euphorbiaceae and Mimosaceae, whereas Fabaceae and Asteraceae had similar high ranks according to the species richness in the two systems. The growth form spectrum diverged between the two communities, with TDF having more trees, shrubs and climbers. Savanna was characterised by forbs and graminoid herbs. Growth habit spectra revealed a clear dominance of herbaceous and suffruticose plants in savanna, and of woody elements and epiphytes in TDF. Regarding Raunkiaer's life forms, savanna had relatively more hemicryptophytes, and TDF more phanerophytes. Classification analyses showed that savanna and TDF forest samples kept their identities, regardless of taxonomic level (species, genera and families) at which the analyses were performed.

Main conclusions The TDF and savanna of Nizanda represent two floristic systems with a large degree of differentiation at all taxonomic levels and patterns of morphological attributes. This suggest that the two floristic sets have evolved

*Correspondence: Eduardo A. Pérez-García, Laboratorio de Ecología, Departamento de Ecología y Recursos Naturales, Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México, Circuito Exterior s/n, Cd Universitaria, México 04510 DF, México.
E-mail: eapg@hp.fciencias.unam.mx

independently for extended periods of time, despite their close proximity. One important implication of this floristic differentiation is the large joint contribution made by these communities to the regional flora.

Keywords

Floristic differentiation, growth form, growth habit, landscape heterogeneity, life form, Oaxaca, savanna, seasonally dry tropics, taxonomic hierarchy, tropical dry forest.

INTRODUCTION

Tropical dry forests (TDF) and savannas are the two major plant formations in tropical areas affected by seasonal drought (Walter, 1964; Bourlière & Hadley, 1970; Eiten, 1986; Murphy & Lugo, 1986; Bullock *et al.*, 1995; Furley, 1999; Miles *et al.*, 2006). Despite their wide occurrence, the presence of savannas has been frequently suggested to result from recurrent fires (either man-induced or natural) affecting previously forested regions (Rzedowski, 1978; Kellman, 1984; Sarmiento, 1984; Kauffman & Uhl, 1990). Similarly, some authors have put forward the idea that a periodic replacement of each of these two communities by the other has occurred, particularly during the climatic fluctuations associated with Quaternary glacial cycles (Eden, 1974; Flenley, 1979; Haffer, 1982; Schubert, 1988; Pennington *et al.*, 2000).

Given this dynamic vegetational history, characterised by abrupt and apparently rapid switches between highly contrasting communities (Kellman, 1989; Stuart *et al.*, 2006), any species capable of thriving both in TDF and savanna would have a great advantage in terms of its permanence in this ever-changing landscape, regardless of the causes of such changes. Taking into consideration this potential advantage, one would expect to find numerous species shared between the two communities. If this were the case, the main differences between these physiognomically distinct communities would be reflected in species frequencies rather than in gross floristic composition.

Taking this argument further, if species are shared between TDF and savannas, or if a process of floristic differentiation between them is relatively recent, it would be reasonable to assume that both communities derived from a single species set, i.e. that they have a common biogeographical origin. This assumption may be better applicable to those regions where the flora in its entirety has its origin in the same biogeographic kingdom (i.e. South America and Africa). In Mexico, however, the coexistence of TDF and savannas in a single landscape (Pérez-García *et al.*, 2001) does not necessarily imply that they have a common biogeographic origin. The reason for this is the transition between the Neotropical and Nearctic Kingdoms that takes place in southern Mexico (Briggs, 1995; Cox, 2001; MacDonald, 2003). Additionally, the most extensive TDF areas are located on the windward slopes of the Pacific watershed, whereas savannas are much more prominent on the Atlantic side of the continent

(Rzedowski, 1978; Huber, 1987, 2006). This considerable divergence between the vegetation of the two continental watersheds may be of a larger importance than has been so far recognised. In fact, even though all of these communities have been associated with the Neotropical Kingdom (e.g. Rzedowski, 1978), such one-sided association is questionable in the light of recent fossil evidence. In particular, the Neotropical origin of the TDF in western Mexico as a consequence of the formation of the Central American land bridge has been recently questioned, since its floristic diversification appears largely to predate this great biogeographical contact (Cevallos-Ferriz & Ramírez, 2004).

An indirect way of evaluating the biogeographical differentiation of these two communities is by analysing their differentiation along the taxonomic hierarchy (Fig. 1). The rationale of this approach is that if floristic differentiation extends above the species level, then a larger antiquity for this separation may be assumed (Rosen, 1988). In ecological terms, the potential variations in taxonomic composition may not be as informative as those variations in the functional responses of the vegetation. If selection pressures differ between TDF and savannas, the life histories of plants in these two systems will also differ. Thus, variations in morphological attributes, life form spectra and growth habits may be indicative of differing

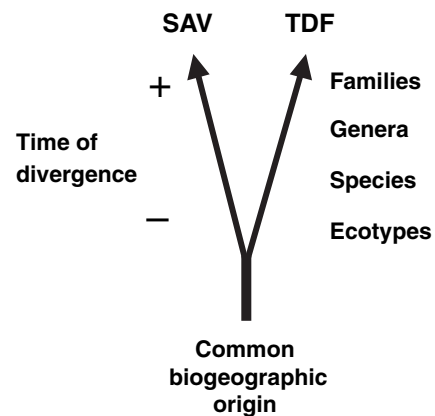


Figure 1 Hypothetical association between degree of taxonomic differentiation and time of divergence between tropical dry forest (TDF) and savanna (SAV), under the assumption that these two communities share a common biogeographical origin.

resource allocation strategies and survival mechanisms (Stearns, 1992; Crawley, 1997).

In this paper we address the following question: What is the magnitude of floristic differentiation between TDF and savannas occurring in a single landscape in southern Mexico? In attempting to provide an answer to this question, we approached the analysis at three levels: (1) taxonomic, by using the complete inventories available for the two plant communities; (2) morphological, in order to move away from purely taxonomic criteria by considering instead general criteria of morphology (growth form, life form and growth habit); and (3) vegetational, which would allow us to consider differences in species frequencies across the landscape, thus leading to ecological rather than evolutionary interpretations.

MATERIALS AND METHODS

Study area

Fieldwork was conducted in the region located around the village of Nizanda (16°39' N, 95°00' W), which covers an area of *c.* 90 km² (Fig. 2). The location of the Nizanda region roughly coincides with the continental divide in the Isthmus of Tehuantepec (Oaxaca state), southern Mexico. The climate is tropical, sub-humid, with the annual total rainfall of around 1000 mm, being strongly concentrated in the summer months (June–October). Low elevation (*c.* 250 m) hills on phyllite dominate the landscape, although several faults traverse the region in an east to west direction, resulting in massive limestone outcrops (Pérez-García & Meave, 2004). In Nizanda we have recognised seven primary vegetation types, which intermingle with various types of secondary communities. A published account of the flora (Pérez-García *et al.*, 2001)

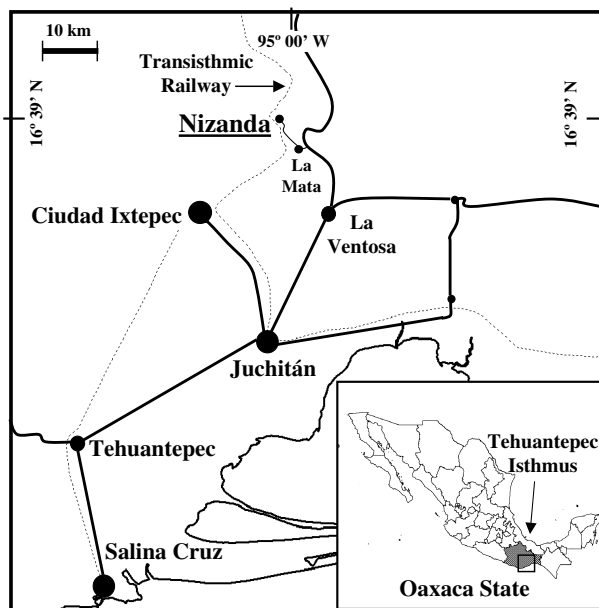


Figure 2 Location of Nizanda region in the Isthmus of Tehuantepec, southern Mexico.

included 746 vascular plant species distributed among 458 genera and 119 families; however, additional collecting information incorporated more recently into our data base allows us to estimate that the total size of this flora in more than 900 species. The dominant community is a low stature (canopy height *c.* 7 m) seasonally dry tropical forest. Extensive areas of natural savannas also occur, mostly on the tops of phyllite hills, which are characterised by very thin soils. A previous study conducted in the same region had recognised a considerable variety of woody, deciduous communities, including both spiny and non-spiny scrub, and a xeric TDF variant which is associated with limestone outcrops (TDFr) (Pérez-García *et al.*, 2001; Pérez-García & Meave, 2004), in addition to the typical TDF (which is the prevailing form). However, all of these communities may be seen to some extent as the extremes of a continuum (Pennington & Sarukhán, 1998), and thus we decided to clump them together under the TDF category for the present analysis.

Data analysis

The general approach of this study was to perform a series of comparisons between TDF and savanna in order to identify those attributes in which the flora of these two communities differed. The various aspects on which the comparison was based were organised in three levels of analysis, as follows.

The first level of analysis was taxonomic. For this purpose we used the available complete inventories produced over 8 years of prospective work in Nizanda (Pérez-García *et al.*, 2001, 2005). Additionally, we supplemented this information with floristic composition data obtained in one hundred 10 × 10 m plots, 39 for savanna and 61 for TDF, referred to as composition plots. These were distributed in the field in sites with a good conservation status according to a stratified design that considered the relative representation of topographic variants (hilltops, and high and low slopes), as well as of the two prevailing rock substrates (limestone and phyllite); in addition to being the most extended and variable vegetation type in the region, only TDF occurs on both geologies, which resulted in a larger sample number for this community. Because the analysis required recognition of the higher taxonomic levels to which species belonged, those specific entities which had been recognised as different morphospecies, but which could not be fully determined, had to be excluded. Taxonomic similarity at all levels was assessed with Sørensen's Index (Magurran, 1988).

For the comparisons of morphological patterns, which corresponds to the second level of analysis, we used the same data set than for the previous step, but in this case each species was classified into one category for each of the following criteria: (1) growth form, (2) growth habit, and (3) life form. Eight categories were used for growth form: tree, shrub, fern, forb, graminoid, creeper, rosette and climber. For growth habit we recognised six categories: epiphytic, herbaceous, woody, suffruticose, parasitic and succulent; finally, the life form spectra obtained for the two communities comprised those

categories proposed by Raunkiaer (Mueller-Dombois & Ellenberg, 1974).

The analysis performed at the vegetation level was based only on the subset of the previous analysis defined by those taxa that occurred in the 100 composition plots. This procedure allowed us to take into consideration the frequencies of the different taxa by community type. Matrices of binary (presence/absence) data were constructed: one for species, another for genera, and a third for families. These were subjected to classification analyses with Ward's method and Euclidean distances as dissimilarity algorithm. This analysis was conducted with the STATISTICA package (StatSoft Inc, 1995).

RESULTS

Floristic composition

The total richness recorded in the two systems was 600 species. Of these, 457 were found in the TDF, 174 occurred in the savanna, and only 31 species were shared between the two communities. This latter figure corresponded to a similarity index of 10% (Table 1). Despite the larger number of species recorded in the TDF, no family was extremely species rich in this community. In fact, the most speciose family, Mimosa-ceae, had 27 species, which represents a smaller richness than that of the two most important families in savanna. In TDF this family was followed by Fabaceae (26 species), and Asteraceae and Euphorbiaceae (25 each). The two families in the fourth place in this community (mean rank = 5.5), Acanthaceae and Cactaceae (16 species each), did not have an outstanding place in savannas (Table 2, Fig. 3a).

The distribution of species richness by family for savanna revealed a clear prevalence of the families Poaceae and Fabaceae, with around 30 species each. Beyond them, a very strong reduction (c. 50%) in number of species for the family in the third place (rank = 3, Asteraceae, 16 species; Table 2) was observed, followed in turn by Cyperaceae and Mimosaceae (10 species each; rank = 4.5). The remaining right-side section of the frequency distribution showed a rather homogenous richness among many families represented by few species (Fig. 3b). Some of these rankings conceal the absolute differences, which often were even larger. For example, Orchidaceae ranked 7.5 in TDF with 15 species, and rank 11.5 in savanna, where it was represented by four species only, and none of these species was shared between the two communities.

Table 1 Plant taxon richness and overall similarity index between tropical dry forest (TDF) and savanna (SAV) of Nizanda, Mexico

	TDF	SAV	Shared	Total	SI (%)
Species	457	174	31	600	10
Genera	306	109	40	375	21
Family	85	43	34	94	72

SI, Sorensen Index.

The total number of genera in the combined flora of the two communities was 375. A large proportion of them (306 genera; 81.6%) were encountered in TDF, whereas the corresponding number for savanna was 109 (29.1%); again, floristic overlap at this taxonomic level was small, with only 40 genera occurring in the two communities. On the whole, many genera ranking high in one community according to species richness were absent from the other one (Table 2).

With eight species, *Ipomoea* stood out as the most speciose genus in TDF, being closely followed by *Cordia*, *Croton*, *Dioscorea*, *Mimosa* and *Tillandsia*, all of them tied in the second place (mean rank = 4), with seven species each. Notably, these genera did not occupy important positions in the savanna flora, with the exception of *Mimosa*, which ranked similarly in the two communities (4 vs. 3). In savanna, *Polygala* (six species) was the most diverse genus, and it was followed by *Aristida* and *Chamaecrista* (five species each; Table 2). Overall, genera of graminoid plants ranked high in savanna, because *Aristida*, together with *Bouteloua*, *Bulbostylis*, *Cyperus* and *Schizachyrium* (these four in the third place), accounted for 12% of total species richness in this community.

We recorded a total of 94 families in both communities. Again, family richness was larger in TDF (85 families; 90.4%) than in savanna (43; 45.7%); 34 families were common to them. As expected, the two communities had in common more genera and families than species. Similarity indices were 21% for genera and 72% for families, suggesting that the degree of differentiation between the two floras is large up to genus level (Table 1), but that this is not reflected at family level. Caesalpiniaceae provides an example that clearly illustrates this pattern. This family had a rank = 7.5 in TDF and 8 in the savanna, i.e. its position according to species number was very similar in the two communities, but within the family, *Caesalpinia* and *Senna* occurred in TDF only, whereas all the species in the genus *Chamaecrista* occurred exclusively in savanna (Table 2).

Morphological patterns

In agreement with the physiognomic distinction between the two studied communities, the spectra of growth forms showed a prevalence of trees, shrubs and climbers in TDF, and of graminoid herbs in the savanna (Fig. 4a). One must bear in mind, however, that this pattern, which is based on the total flora for each community, does not reflect the frequencies with which these forms occur in the community. Therefore, some results were rather unexpected, for example, the greater frequency of species of forbs (39.1%) and creepers (6.3%) in the savanna than in the TDF (17.1% and 2.4%, respectively). Although it could be argued that this general pattern may be due at least in part to phylogenetic constraints (for example, grasses are always represented by graminoid forms in the two communities, regardless of their different environments), this is definitely not always the case, as many families, particularly Fabaceae and Rubiaceae, displayed a wide range of growth forms.

Table 2 Ranking of taxa according to their richness for tropical dry forest (TDF) and savanna (SAV) in Nizanda, Mexico

Genera by species richness	Rank*		Family by species richness	Rank†		Family by genera richness	Rank‡	
	TDF	SAV		TDF	SAV		TDF	SAV
<i>Ipomoea</i>	1	–	Mimosaceae	1	4.5	Asteraceae	1	3
<i>Cordia</i>	4	Abs	Fabaceae	2	2	Fabaceae	2	1.5
<i>Tillandsia</i>	4	Abs	Asteraceae	3.5	3	Cactaceae	3.5	–
<i>Dioscorea</i>	4	Abs	Euphorbiaceae	3.5	8	Orchidaceae	3.5	7.5
<i>Croton</i>	4	–	Acanthaceae	5.5	–	Euphorbiaceae	5	–
<i>Mimosa</i>	4	3	Cactaceae	5.5	–	Acanthaceae	6	–
<i>Acacia</i>	7	–	Caesalpinaceae	7.5	8	Poaceae	–	1.5
<i>Caesalpinia</i>	9.5	Abs	Orchidaceae	7.5	11.5	Scrophulariaceae	–	4
<i>Senna</i>	9.5	Abs	Bignoniaceae	9	Abs	Cyperaceae	–	5.5
<i>Cyperus</i>	9.5	7	Convolvulaceae	10.5	14	Mimosaceae	–	5.5
<i>Ficus</i>	9.5	Abs	Malpighiaceae	10.5	–	Asclepiadaceae	–	7.5
<i>Polygala</i>	Abs	1	Boraginaceae	13	11.5			
<i>Aristida</i>	Abs	3	Bromeliaceae	13	Abs			
<i>Chamaecrista</i>	Abs	3	Solanaceae	13	Abs			
<i>Bouteloua</i>	Abs	7	Poaceae	–	1			
<i>Bulbostylis</i>	Abs	7	Cyperaceae	–	4.5			
<i>Chamaesyce</i>	–	7	Polygalaceae	–	6			
<i>Schizachyrium</i>	Abs	7	Asclepiadaceae	–	8			
<i>Andropogon</i>	Abs	13	Scrophulariaceae	–	8			
<i>Crotalaria</i>	Abs	13	Myrtaceae	–	14			
<i>Metastelma</i>	Abs	13	Rubiaceae	–	14			
<i>Paspalum</i>	Abs	13						
<i>Psidium</i>	Abs	13						
<i>Stylosanthes</i>	Abs	13						
<i>Tephrosia</i>	Abs	13						

Abs., taxa absent in the community; ranks in bold indicate the highest three rank values in each community; –, no data indicate that the rank for that taxon in the community is lower than those shown.

Ranking based on:

*TDF, genera > 4 species; SAV genera > 2 species.

†TDF, families > 10 species; SAV families > 2 species.

‡TDF, families > 11 genera; SAV families > 2 genera.

Note: For higher taxa that were tied according to their numbers of lower taxa, mean ranks are given.

Growth habit spectra revealed a clear dominance of herbs and suffrutices in savanna, and of woody plants and epiphytes in TDF (Fig. 4b). Woody elements in savannas are represented by the small-stature tree *Byrsonima crassifolia* (L.) Kunth, along with some shrubs capable of resprouting at the base, such as *Calliandra juzepczukii* Standl. and *Acacia villosa* (Sw.) Willd. In the case of succulent plants, in both communities their numbers were sufficiently low as to suggest a lack of clear pattern; nonetheless, important differences emerge when absolute numbers are looked at for specific families: savanna had only one species in the Cactaceae (*Melocactus ruestii* K. Schum., which grows in rocky places with shallow soils), while TDF encompassed a more diverse set of species in this family (16), including some succulent arborescent plants.

Raunkiaer's life form spectra showed a similar proportion of chamaephytes in TDF (13.0%) and savanna (15.3%); however, hemicryptophytes were clearly more important in savanna (40.5% vs. 10.3%), and phanerophytes in TDF (63.7% vs. 17.9%). In the cases of geophytes and therophytes, despite their poor representation in both communities, the propor-

tions corresponding to savanna almost doubled those obtained for TDF (Fig. 4c).

Vegetation level

We recorded a total of 327 species in the 100 composition plots. In the classification performed at species level, each plant community, initially recognised by its physiognomy, kept its identity (Fig. 5). Two groups were recognised for the savanna, one comprising those plots located in the northern section of the region, where savannas are more continuous in space, and a second group made up by plots located in the small, isolated patches which are typical of the southern portion. Such differentiation based on species frequencies is matched by simple floristics: the distributions of *Bouteloua chondrosioides* (Kunth) Benth., *B. curtipendula* (Michx.) Torr., *Krameria revoluta* O. Berg, *Melocactus ruestii* K. Schum., *Pseudosmodium multifolium* Rose, *Stachytarpheta albiflora* DC., *Waltheria conzatti* Standl. and *Zephyranthes nelsonii* Greenm. were restricted to the southern savanna group, whereas *Acacia*

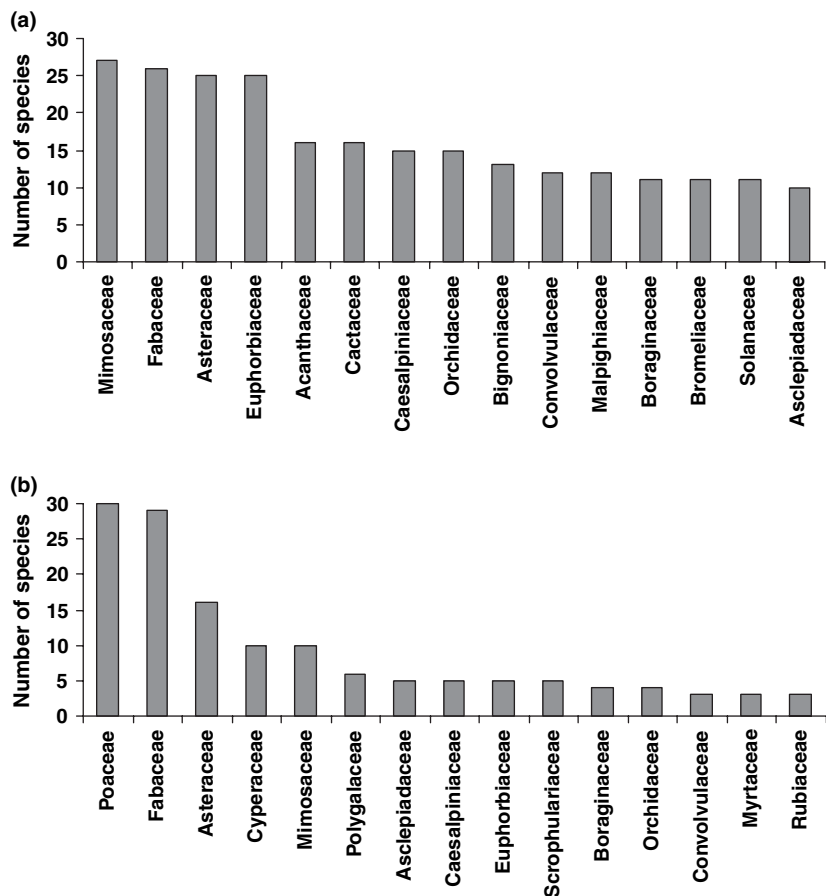


Figure 3 Frequency distributions of species richness by family for (a) tropical dry forest and (b) savanna in Nizanda, Mexico. The species list for each community was prepared by combining the results of an extended botanical survey (> 8 years) and from 100 vegetation samples (100 m² each). The sequence of families reflects their richness in decreasing order.

villosa, *Hackelochloa granularis* (L.) Kuntze, *Manfreda pubescens* (Regel et Ortgies) Verh-Will., *Psidium hypoglaucum* Standl. and *Thrasya robusta* Hitchc. et Chase have been only encountered in the northern part of the study area.

Classification of TDF samples showed an association of vegetation to parental material and geographic location (i.e. northern, central or southern portions of the study area). In particular, samples located on phyllite in the southern portion, including those designated as spiny scrub and TDF, formed a well-defined cluster that was separated from other samples also labelled as TDF (Fig. 5). In this group of southern sites, some samples that appeared to correspond to late stages of forest succession were included, but these did not mix together with savanna samples.

In addition, and in contrast to initial expectations, we did not find a global grouping for samples that reflected an increasing environmental aridity, and this was so for TDF on limestone outcrops and for spiny and non-spiny scrubs. Nonetheless, we noticed a reduction in the effect of parental rock type with increasing soil development: TDF samples on well developed piedmont soils of the central and northern portions of the area formed a single group, regardless of underlying parent material (phyllite or limestone).

At first, we had classified woody communities of Nizanda in four groups based on their physiognomy: the typical TDF, the xerophytic forest growing on limestone outcrops (TDFr), and two types of scrub (spiny and non-spiny). However, the

dendrogram (Fig. 5) did not reflect fully this distinction. For this reason, and for practical purposes, we decided to treat all of these samples as members of the TDF group for the comparisons with savannas.

We originally expected that in performing classifications for higher levels of the taxonomic hierarchy, the topology obtained for the sample classification of species would gradually fade away. This expectation relied on the idea that floristic similarity between samples would increase steadily due to a corresponding decrease in the number of taxa involved in the comparisons, and thus in the consequent increase in absolute numbers and proportions of shared taxa. Nevertheless, despite the noteworthy decrease in the number of higher taxa (from 347 species, numbers decreased to 245 genera and only 73 families), the basic classification pattern did not vary. In all cases savanna samples kept their individuality from those of arboreal and shrubby samples. The classification at genus level (not shown) was practically identical to that performed at species level. The classification performed at family level was characterised by an overall decrease in linkage distance between groups (Fig. 6). One of the most important differences between this classification and the other two were the changes in position of some samples within the savanna group (e.g. the south to north array is somewhat lost), and the modification in the classification sequence within the arboreal and shrubby communities. Among the latter group, plots displaying the most different arrangement were those of TDFr, followed by non-spiny scrub

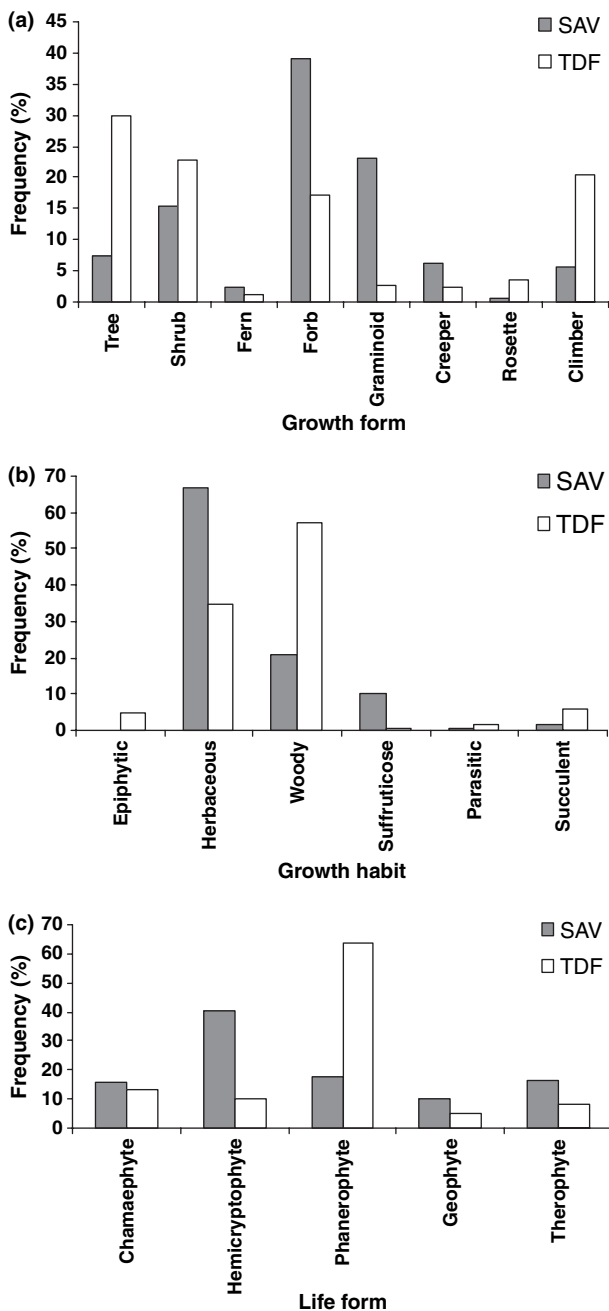


Figure 4 (a) Growth form, (b) growth habit and (c) life form spectra for tropical dry forest (TDF) and savanna (SAV) in Nizanda, Mexico. Species lists for the two communities compiled as in Fig. 3.

on north-facing slopes on phyllite; in contrast, the classification of the remaining plots in this group kept more or less the same structure as that displayed in the classifications performed for species and genus levels.

DISCUSSION

Our results show clearly the large degree of floristic differentiation between the TDF and savanna communities occurring

in a single landscape. We have also shown that such differentiation is not limited to aspects of floristic composition, but that it is also expressed at other levels (morphology and taxa frequencies in vegetation) that are independent from the composition alone. The relevance of such differentiation must be examined in the light of the intimate coexistence of these two vegetation systems within the same landscape; this differentiation is completely independent of large-scale climatic and tectonic processes that could have brought about this pattern.

We must acknowledge, however, the possibility that the number of shared species between TDF and savanna may be larger than we were able to estimate in this study. In particular, there are other savanna patches located in the southern end of the study area which have not been explored with the same intensity as other areas in the central or northern portions of the region. Also, a careful examination of the borders between the two communities, or a detailed record of occasional establishments in them, may bring to light more shared species. Nevertheless, we trust that we have provided strong evidence of the floristic individuality of these two communities. In fact, they may be conceived as two stable-state systems with the borders between them remaining invariable in time, at least during much of the 20th century (Pérez-García *et al.*, 2001). Besides, we have not recorded any gradual transitions between them; indeed, in some places a single step may bring a person from one of these two floristic systems into the other.

Unfortunately, there is insufficient information to identify with precision the causes of the existence of any of these two communities, except for a few indirect pieces of evidence. Savannas are exclusively located on the tops and high slopes of hilly terrain on phyllite; soils of these areas are extremely shallow and even discontinuous. On the other hand, TDF (including all its variants) display a less restricted ecological distribution.

There is little doubt that fire, a recurrent phenomenon in the savannas, strongly determines the composition of savannas by excluding numerous species, not only the obvious ones such as climbers and epiphytes, but also succulents, and in general, phanerophytes (Kellman & Miyanishi, 1982). In contrast, the great abundance of graminoid herbs, geophytes and suffrutices may be viewed as indications of fire disturbance (Sarmiento, 1984). Nonetheless, it would be worthwhile to differentiate those species that may become established in the savannas because of their tolerance to environmental stress (shallow soils and fire) from those whose establishment mainly depends on light conditions. It is likely that some small-sized, light-demanding species may establish in canopy gaps of the TDF and in roadside habitats, as well as in the open environment provided by the savanna (e.g. some *Cyperus* species). However, this does not seem to be a generality within these systems, as ruderal species are almost completely absent from savannas (López-Olmedo, 2001, 2005).

As mentioned above, differences between the two studied communities are not simply a matter of taxonomy but they are also reflected in patterns of life history and growth strategies among the species involved, as demonstrated by the morpho-

Figure 5 Dendrogram displaying affinities of species-based floristic structure among 100 vegetation samples (100 m²) from Nizanda, Mexico, which were distributed in the region according to a stratified design (see text for details). The classification was performed with Ward's method and Euclidean distances (STATISTICA software), based on a matrix of presence/absence data. The letters N (north), C (centre), S (south) indicate geographical location of the sampling plots relative to the town of Nizanda. NSS, non-spiny scrub; TDFr, tropical dry forest on limestone outcrop.

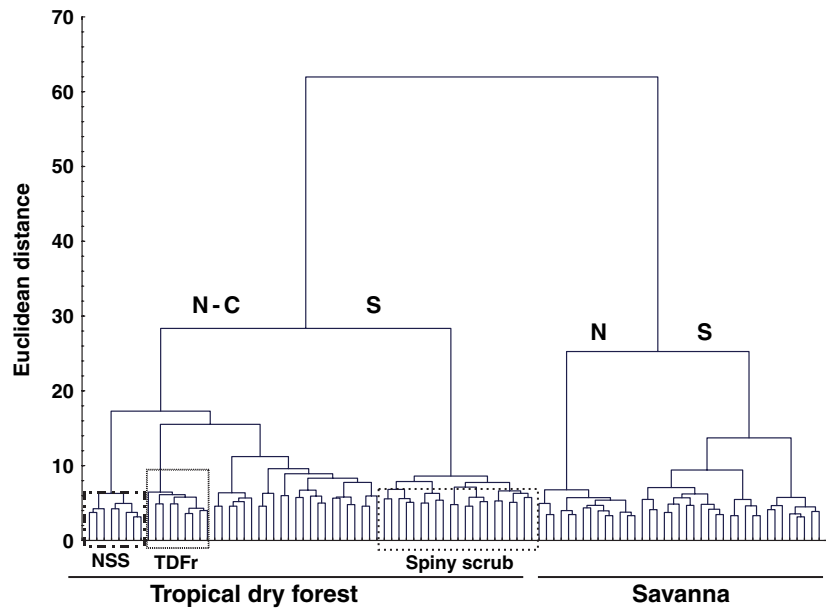
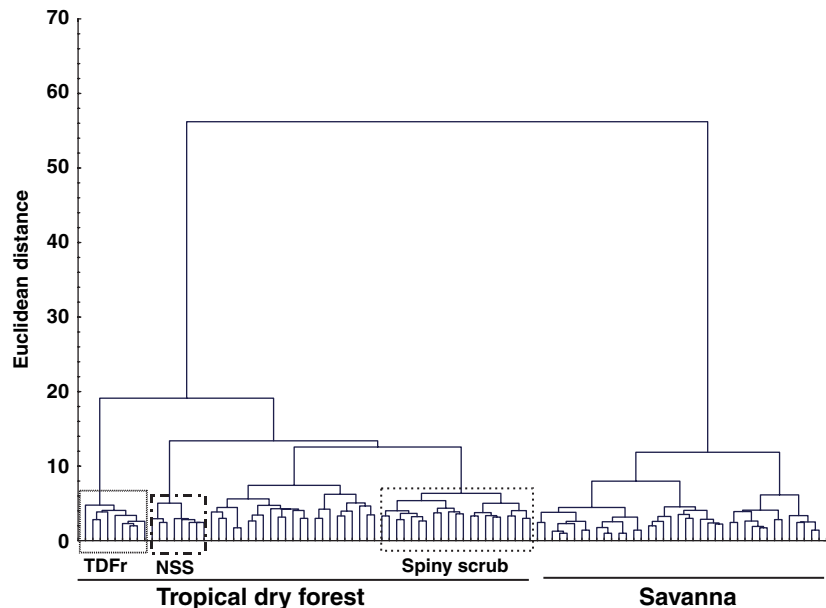


Figure 6 Dendrogram displaying affinities of family-based floristic structure among 100 vegetation samples (100 m²) from Nizanda, Mexico, distributed in the region according to a stratified design (see text for details). The classification was performed with Ward's method and Euclidean distances (STATISTICA software), based on a matrix of presence/absence data. NSS, non-spiny scrub; TDFr, tropical dry forest on limestone outcrop.



logical analysis conducted. Additionally, differentiation between TDF and savanna became apparent in the classification of vegetation samples performed at three taxonomic levels. Although patterns revealed by species-level classifications have almost direct ecological explanations, the clustering patterns at the genus and family levels have much less straightforward interpretations. For example, the frequency or the absence of a given lineage may be sometimes interpreted in terms of phylogenetic restrictions, as is the case when certain morphological attributes are shared among all species within a high rank taxon, such as a herbaceous habit or a succulent form. Nevertheless, it may not be denied that a widespread characteristic in a community may result from morphological convergence.

The exclusive character of savanna species, which often coincides with slow-growing plants (such as Cactaceae, Orchidaceae and Zamiaceae), as well as some narrow endemics (such as *Zornia megistocarpa* Mohlenbr.), allows us to propose a natural (as opposite to anthropogenic) origin to this community (López-Olmedo, 2005). Also, early published accounts provide evidence for the existence of savannas in the region since the first half of the last century (Williams, 1939), a time well before the onset of the massive deforestation processes which have affected the tropical vegetation of the country in more recent decades (Challenger, 1998). In any case, given the large plant diversity found in savannas (174 species), it is clear that its study deserves further attention. Indeed, the debate on the natural vs. the anthrop-

ogenic origin of savannas in Mexico requires a more careful evaluation (Miranda, 1952; Gómez-Pompa, 1978; Pennington & Sarukhán, 1998); nevertheless, one can hold little doubt that such a large and unique species set must have a long evolutionary history in this type of environment.

For the two studied communities, there are approximately two genera for every three species (species/genera ratio = 1.49 for TDF and 1.59 for savanna). The large number of species and genera of both communities and the low similarity between them at the two taxonomic levels also support the idea that their floristic differentiation is not a recent phenomenon. Within this context, the rather large family-level similarity could in appearance suggest a common biogeographic origin. However, in contrast to families of terrestrial vertebrates, vascular plant families tend to have cosmopolitan distributions (Briggs, 1995); thus, it is difficult to draw strong conclusions from this pattern. We suggest that a more detailed analysis of the floristic affinities of these communities with other regions may provide a better insight about this issue. Palaeoecological information would provided a more direct test of this possibility, but this is completely lacking for this part of the country (Cevallos-Ferriz & Ramírez, 2004).

Finally, we must emphasise that documenting floristic differences between Nizanda's TDF and savanna should not be viewed as a simple numeric exercise aimed at ranking the importance of one relative to the other. On the contrary, we believe that their respective individual characters must be fully acknowledged. Moreover, this should be done without any prejudice on their biological quality. In this way, we will eventually be able to understand these systems in depth, which is necessary if we are to delineate new research programmes, utilization schemes and conservation strategies. To begin with, one should recognise the potential of these two communities as a model system in which to study processes of divergent evolution, as well as to examine the effects of local ecological factors on a vegetation mosaic, operating under the same climatic conditions. Among other things, this could provide valuable information on the potential consequences of climatic change on heterogeneous environments. In particular, a very important biological outcome of the floristic differentiation observed in Nizanda is a large beta-diversity in the region (Pérez-García *et al.*, 2005), which ultimately translates into a very large gamma-diversity (over 900 species of vascular plants in 90 km²), to which TDF and savanna make a combined contribution of more than 600 species.

ACKNOWLEDGEMENTS

We are grateful to Family Reyes-Manuel and the people of Nizanda for their help during fieldwork. Various students of the Faculty of Sciences, UNAM, participated in the data collection. Marco A. Romero assisted during the preparation of the manuscript. We thank the participants of the Symposium 'Tropical savannas and seasonally dry forests: ecology, environment and development' held in Edinburgh, for their comments on the oral presentation of this paper; special thanks go to Prof.

P.A. Furley for his encouragement. Useful comments and suggestions were also provided by J.L. Villaseñor-Ríos, F. Bongers and two anonymous referees. The National Biodiversity Commission (CONABIO, grants G018 and L085), the National Council for Science and Technology, and the Ministry of the Environment and Natural Resources (CONACyT-SEMARNAT, grant C01-0267) provided funds to support this work.

REFERENCES

- Bourlière, F. & Hadley, M. (1970) The ecology of tropical savannas. *Annual Review of Ecology and Systematics*, **1**, 125–152.
- Briggs, J.C. (1995) *Global biogeography. Developments in palaeontology and stratigraphy 14*. Elsevier, Amsterdam.
- Bullock, S.H., Mooney, H.A. & Medina, E. (eds) (1995) *Seasonally dry tropical forests*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Cevallos-Ferriz, S.R. & Ramírez, J.L. (2004) Bosquejo de la evolución florística en Oaxaca. *Biodiversidad de Oaxaca* (ed. by A.J. García-Mendoza, M.J. Ordóñez and M. Briones-Salas), pp. 87–104. Universidad Nacional Autónoma de México, FOCN & WWF, México DF.
- Challenger, A. (1998) *Utilización y conservación de los ecosistemas terrestres de México. Pasado, presente y futuro*. CONABIO, Universidad Nacional Autónoma de México & Agrupación Sierra Madre, México DF.
- Cox, C.B. (2001) The biogeographic regions reconsidered. *Journal of Biogeography*, **28**, 511–523.
- Crawley, M.J. (1997) Life history and environment. *Plant ecology* (ed. by M.J. Crawley), pp. 73–131. Blackwell, Oxford.
- Eden, M.J. (1974) Paleoclimatic influences and the development of savanna in southern Venezuela. *Journal of Biogeography*, **1**, 95–109.
- Eiten, G. (1986) Use of term "savanna". *Tropical Ecology*, **27**, 10–22.
- Flenley, J.R. (1979) *The equatorial rain forest: a geological history*. Butterworths, Sydney.
- Furley, P.A. (1999) The nature and diversity of neotropical savanna vegetation with particular reference to the Brazilian cerrados. *Global Ecology and Biogeography Letters*, **8**, 223–241.
- Gómez-Pompa, A. (1978) *Ecología de la vegetación del Estado de Veracruz*. Instituto de Investigaciones sobre Recursos Bióticos, Jalapa.
- Haffer, J. (1982) General aspects of the refuge theory. *Biological diversification in the tropics* (ed. by G.T. Prance), pp. 6–24. Columbia University Press, New York.
- Huber, O. (1987) Neotropical savannas: their flora and vegetation. *Trends in Ecology and Evolution*, **2**, 67–71.
- Huber, O. (2006) Herbaceous ecosystems on the Guyana Shield: a regional overview. *Journal of Biogeography*, **33**, 468–479.
- Kauffman, J.B. & Uhl, C. (1990) Interactions of anthropogenic activities, fire and rain forests in the Amazon Basin. *Fire in*

- the tropical biota* (ed. by J.C. Goldammer), pp. 117–134. Springer-Verlag, Berlin.
- Kellman, M. (1984) Synergistic relationships between forest fire and low soil fertility in neotropical savannas: a hypothesis. *Biotropica*, **16**, 158–160.
- Kellman, M. (1989) Mineral nutrition dynamics during savanna-forest transformation in Central America. *Mineral nutrients in tropical forests and savanna ecosystems* (ed. by J. Proctor), pp. 137–151. Blackwell, Oxford.
- Kellman, M. & Miyanishi, K. (1982) Forest seedling establishment in Neotropical savannas: observations and experiments in the Mountain Pine Ridge savanna, Belize. *Journal of Biogeography*, **9**, 193–206.
- López-Olmedo, L.I. (2001) *Estructura y composición de las sabanas de la región de Nizanda y Chivela, Istmo de Tehuantepec (Oaxaca), México*. BSc Thesis, Universidad Nacional Autónoma de México, México DF.
- López-Olmedo, L.I. (2005) *Diferenciación ecológica entre las sabanas y los pastizales artificiales de la región de Nizanda (Oaxaca), México*. MSc Thesis, Universidad Nacional Autónoma de México, México DF.
- MacDonald, G. (2003) *Biogeography: introduction to space, time and life*. John Wiley & Sons, New York.
- Magurran, A.E. (1988) *Ecological diversity and its measurement*. Princeton University Press, Princeton, NJ.
- Miles, L., Newton, A.C., DeFries, R., Ravilious, C., May, I., Blyth, S., Kapos, V. & Gordon, J. (2006) A global overview of the conservation status of tropical dry forests. *Journal of Biogeography*, **33**, 496–510.
- Miranda, F. (1952) *La vegetación de Chiapas*. Gobierno del Estado de Chiapas, Tuxtla Gutiérrez.
- Mueller-Dombois, D. & Ellenberg, H. (1974) *Aims and methods of vegetation analysis*. John Wiley & Sons, New York.
- Murphy, P.G. & Lugo, A.E. (1986) Ecology of tropical dry forests. *Annual Review of Ecology and Systematics*, **17**, 67–88.
- Pennington, T.D. & Sarukhán, J. (1998) *Manual para la identificación de los principales árboles tropicales de México*. Universidad Nacional Autónoma de México y Fondo de Cultura Económica, México DF.
- Pennington, R.T., Prado, D.E. & Pendry, C.A. (2000) Neotropical seasonally dry forest and Quaternary vegetation changes. *Journal of Biogeography*, **27**, 261–273.
- Pérez-García, E.A. & 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.
- Pérez-García, E.A., Meave, J. & Gallardo, C. (2001) Vegetación y flora de la región de Nizanda, Istmo de Tehuantepec, Oaxaca, México. *Acta Botanica Mexicana*, **56**, 19–88.
- Pérez-García, E.A., Meave, J.A. & Gallardo-Cruz, J.A. (2005) Diversidad β y diferenciación florística en un paisaje complejo del trópico estacionalmente seco del sur de México. *Sobre diversidad biológica: el significado de las diversidades alfa, beta y gamma*. (ed. by G. Halffter, J. Soberón, P. Koleff and A. Melic), pp. 123–142. SEA, CONABIO, Grupo Diversitas & CONACYT, Zaragoza.
- Rosen, B.R. (1988) Biogeographic patterns: a perceptual overview. *Analytical biogeography: an integrated approach to the study of animal and plant distributions* (ed. by A.A. Myers and P.S. Giller), pp. 23–55. Chapman & Hall, London.
- Rzedowski, J. (1978) *Vegetación de México*. Limusa, México DF.
- Sarmiento, G. (1984) *The ecology of neotropical savannas*. Harvard University Press, Cambridge.
- Schubert, C. (1988) Climatic changes during the last glacial maximum in northern South America and the Caribbean: a review. *Interiencia*, **13**, 128–137.
- StatSoft Inc. (1995) *STATISTICA for Windows*. StatSoft Inc., Tulsa, OK.
- Stearns, S.C. (1992) *The evolution of life histories*. Oxford University Press, Oxford.
- Stuart, N., Place, C. & Barratt, T. (2006) Classifying the neotropical savannas of Belize using remote sensing and ground survey. *Journal of Biogeography*, **33**, 480–495.
- Walter, H. (1964) *Die Vegetation der Erde. Band I. Die tropischen und subtropischen Zonen*, 2nd edn. Gustav Fischer Verlag, Stuttgart.
- Williams, L. (1939) Árboles y arbustos del Istmo de Tehuantepec, México. *Lilloa*, **4**, 137–171.

BIOSKETCHES

Eduardo A. Pérez-García is a graduate student at the National Autonomous University of Mexico (UNAM), where he teaches plant ecology. He has worked on the analysis of plant morphology, and the study of plant diversity of rocky limestone environments. He is currently focusing his research on patterns of floristic differentiation in heterogeneous landscapes and their consequences for the evolution of plant communities.

Jorge A. Meave is a vegetation ecologist and holds a full professorship at the Faculty of Sciences, UNAM, where he teaches courses in the fields of ecology and biogeography. Research interests include vegetation structure, plant–environment interactions, and patterns of plant diversity. His PhD (York University, Toronto) acquainted him with Neotropical savannas in Belize. After working in humid lowland and montane tropical forests, his attention has turned towards the study of tropical seasonally dry communities.

Editors: Peter Furley, John Grace and Patrick Meir

This paper is part of the Special Issue, *Tropical savannas and seasonally dry forests: vegetation and environment*, which owes its origins to a meeting held at the Royal Botanic Garden, Edinburgh, in September 2003.



CAPÍTULO 10:

Diversidad β y diferenciación florística en un paisaje complejo del trópico estacionalmente seco del sur de México

Eduardo A. Pérez-García

Departamento de Ecología y Recursos Naturales.
Facultad de Ciencias
Universidad Nacional Autónoma de México
México, D. F. 04510, México
eapg@hp.ciencias.unam.mx

Jorge A. Meave

Departamento de Ecología y Recursos Naturales
Facultad de Ciencias
Universidad Nacional Autónoma de México
México, D. F. 04510, México
jamdc@hp.ciencias.unam.mx

José A. Gallardo-Cruz

Departamento de Ecología y Recursos Naturales
Facultad de Ciencias
Universidad Nacional Autónoma de México
México, D. F. 04510, México
jagc@ciencias.unam.mx

**Sobre Diversidad Biológica:
El significado de las Diversidades
Alfa, Beta y Gamma.**

Editores:

Gonzalo Halffter, Jorge Soberón,
Patricia Koleff & Antonio Melic

Patrocinadores:

COMISION NACIONAL PARA EL
CONOCIMIENTO Y USO DE LA
BIODIVERSIDAD (CONABIO) MÉXICO

SOCIEDAD ENTOMOLÓGICA ARAGONESA
(SEA), ZARAGOZA, ESPAÑA.

GRUPO DIVERSITAS-MÉXICO

CONSEJO NACIONAL DE CIENCIA Y
TECNOLOGÍA (CONACYT) MÉXICO

ISBN: 84-932807-7-1

Dep. Legal: Z-2275-05

m3m: Monografías Tercer Milenio
vol.4, S.E.A., Zaragoza, España
30 Noviembre 2005
pp: 123 - 142.

**DIVERSIDAD β Y DIFERENCIACIÓN FLORÍSTICA
EN UN PAISAJE COMPLEJO DEL TRÓPICO
ESTACIONALMENTE SECO DEL SUR DE MÉXICO**

Eduardo A. Pérez-García, Jorge A. Meave
& José A. Gallardo-Cruz

Resumen: En el estudio de la diversidad β , el énfasis en los aspectos numéricos de la diferenciación entre comunidades bióticas a veces ha dejado de lado el análisis de los factores biológicos subyacentes. En este trabajo se examina esta cuestión a través de la presentación sintética de cuatro estudios de caso realizados en la región de Nizanda (Istmo de Tehuantepec, Oaxaca), ubicada en el trópico seco del sur de México. Debido a sus objetivos análogos, estos estudios tuvieron una base metodológica común, sobre todo en lo referente a las herramientas analíticas, y se apoyaron en un conocimiento florístico sólido para la región, producto de casi una década de prospección florística. En el estudio de caso I se analizó el efecto de dos variables topográficas (altitud y orientación) sobre la composición florística en el Cerro Verde, una de las elevaciones más prominentes del área, y se mostró la importancia de la altitud como eje de diferenciación florística, aunque su influencia varía entre laderas. En el estudio de caso II, aprovechando la configuración fragmentada de la vegetación xerófila asociada a afloramientos de roca caliza, se analizó la distribución espacial de la diversidad florística en este sistema de islas de hábitat; este estudio evidenció la acción simultánea de la separación espacial y la heterogeneidad de hábitat (gradiente edáfico) sobre la diversidad β , y mostró que los efectos de estos factores pueden ser aditivos. El estudio de caso III comparó los dos sistemas más extensos en la región (selva baja caducifolia y sabana), tanto en términos de su composición florística, a través de la jerarquía taxonómica, como de sus patrones de formas de vida, formas de crecimiento y hábitos de crecimiento; la magnitud de las diferencias observadas indicó que sus respectivos conjuntos florísticos no son intercambiables en el espacio, sobre todo por las diferentes adaptaciones morfológicas de las plantas de cada comunidad. El estudio de caso IV permitió determinar que la diferenciación florística entre todas las comunidades vegetales del paisaje de Nizanda no se restringe al nivel de especie, sino que se mantiene a través de la jerarquía taxonómica, alcanzando el nivel de familia. En conjunto, estos estudios mostraron que ninguno de los factores que explican la diversidad β a distintos niveles (incluyendo desde el sustrato geológico y las características del suelo hasta las historias biogeográficas de las floras de cada comunidad) es capaz por sí solo de generar la altísima diversidad y de la región (ca. 860 especies). De hecho, la notable diferenciación biológica entre algunas comunidades sugiere que se trata de un fenómeno muy antiguo.

Palabras clave: Gradiente altitudinal, heterogeneidad ambiental, matorral xerófilo, mosaico vegetacional, recambio espacial, sabana, selva baja caducifolia, variación edáfica, Oaxaca, Istmo de Tehuantepec, México.

β -diversity and floristic differentiation in a complex seasonally dry tropical landscape of southern Mexico

Abstract: In the study of β -diversity, the emphasis on the numerical attributes of the differentiation between biotic communities has often left aside the analysis of the underlying biological factors. This issue is examined in this paper by means of the succinct presentation of four study cases conducted in the region of Nizanda (Isthmus of Tehuantepec, Oaxaca), in the dry tropical zone of southern Mexico. Given their analogous objectives, these studies shared a common methodological basis, particularly concerning the use of analytical tools, and were supported by a solid knowledge of the regional flora, which resulted from almost ten years of floristic survey. In case study I the effect of two topographic variables (elevation and slope aspect) on the floristic composition on the Cerro Verde hill, one of the major topographical features in the area, was analyzed; the relevance of elevation as an axis of floristic differentiation was demonstrated, although its influence varied between slopes. Case study II took advantage of the fragmented configuration of the xerophytic vegetation associated to limestone outcrops, in order to analyze the spatial distribution of the floristic diversity in this system of habitat islands; its results evidenced the role of both spatial separation and habitat heterogeneity (edaphic gradient) in β -diversity, and that their effects may be additive. Case study III contrasted the two most widespread systems in the region (tropical dry forest and savanna) both in terms of their floristic composition across the taxonomic hierarchy, and in their life form, growth form and growth habit patterns; the magnitude of the differences indicated that these communities' respective floristic sets are not exchangeable in space, particularly because of the large divergences in morphological adaptations of each community's plants. Case study IV showed that floristic

differentiation between all plant communities conforming Nizanda's landscape is not limited to the species level, but that it persists across the taxonomic hierarchy, reaching as high as the family level. The four case studies showed jointly that no single factor explaining β -diversity at any level (including from geological substrate, through soil characteristics, to the biogeographical history of each community's flora) is by itself capable of generating the very large γ -diversity recorded in the region (ca. 860 species). In fact, the large degree of biological differentiation between some communities suggests that this phenomenon may be very ancient.

Key words: Altitudinal gradient, environmental heterogeneity, xerophytic scrub, vegetational mosaic, spatial turnover, savanna, tropical dry forest, edaphic variability, Oaxaca, Isthmus of Tehuantepec, Mexico.

1. Introducción

El estudio de las similitudes y diferencias entre comunidades biológicas es un punto central del quehacer ecológico. No obstante, no hay una coincidencia general sobre cuál es la mejor manera de hacer estas comparaciones y existen grandes debates teóricos y metodológicos sobre este tema (e.g. Sánchez-Herrera & López-Ortega, 1988; Halffter & Ezcurra, 1992; Gray, 2000). En este contexto, es notable la confluencia de numerosos ecólogos alrededor del análisis de la diversidad beta (diversidad β), ya que este enfoque permite contar con medidas cuantitativas del grado de diferenciación taxonómica entre comunidades (e.g. Moreno & Halffter, 2001; Halffter & Arellano, 2002; Pineda & Halffter, 2004). Por ejemplo, la información obtenida a partir de estos análisis ha mostrado ser muy útil en la toma de decisiones para el diseño de áreas naturales protegidas y el manejo de la vida silvestre (Primack, 1993; Sarukhán *et al.*, 1996; Arita & Rodríguez, 2001).

A pesar de la importancia de estas aplicaciones prácticas, el estudio de la diversidad β parece haber tenido un mayor impacto en el desarrollo de marcos teóricos y conceptuales (Wilson & Shmida, 1984; Wright & Reeves, 1992; Ricklefs & Schluter, 1993), sobre todo en los ámbitos de la ecología de comunidades, la ecología del paisaje y la macroecología (Brown, 1995; Balvanera, 1999; Gaston & Blackburn, 2000; Arita & Rodríguez, 2001). Curiosamente en el análisis de la diversidad β la atención se centró con frecuencia más en sus aspectos numéricos, dejando de lado el trasfondo biológico de los problemas abordados (e.g. Wilson & Shmida, 1984). En un intento por compensar esta tendencia, la presente contribución se centra en el estudio de los aspectos biológicos de la diversidad β relacionados con la heterogeneidad de la vegetación de un paisaje complejo, ubicado en la región tropical estacionalmente seca del sur de México.

Las comunidades vegetales son sensibles a cambios en la litología superficial, el relieve, la orientación de las laderas, la escorrentía y otros factores que varían, a veces notablemente, dentro de un mismo paisaje (Stoutjesdijk y Barkman, 1992; Hugget, 1995). Bajo el enfoque de la ecología del paisaje, el estudio de la vegetación permite relacionar cambios en la composición de especies con ciertas variables ambientales a escalas espaciales intermedias (mesoescala) (Turner, 1989; Durán *et al.*, 2002), a la vez que uno puede suponer razonablemente que otras variables permanecen constantes o que varían de forma más predecible. Algunos ejemplos de este último tipo son las variables relacionadas con el macroclima regional, el régimen de disturbio y la historia biogeográfica local.

Para poder explorar con mayor detalle las causas de las diferencias en composición entre diversas comunidades vegetales que coexisten en un paisaje común, en este trabajo se planteó la siguiente pregunta central: ¿Qué factores biológicos subyacen a la diversidad β ? Para abordarla se presentan de manera sintética cuatro estudios de caso realizados en una misma región (Nizanda, Oaxaca), a partir de los cuales se intenta extraer algunas conclusiones generales. Considerando que cada uno de estos estudios de caso tiene sus propios objetivos y que se basa en un conjunto diferente de datos, los cuatro se presentan de manera independiente. Sin embargo, todos ellos se desarrollaron bajo el mismo marco conceptual, es decir, el análisis de la diferenciación espacial de la flora evaluada bajo la óptica de la diversidad β , y tuvieron una base metodológica común.

2. La región de Nizanda

La región donde se realizaron los cuatro estudios se centra en el poblado de Nizanda (16°39' N, 95°00' O) y cubre aproximadamente 90 km². Se localiza en la vertiente pacífica del Istmo de Tehuantepec, en los límites de los municipios Asunción Ixtaltepec y Ciudad Ixtepec (Distrito de Juchitán, Oaxaca; fig. 1). En general, la región está conformada por un paisaje de tierras bajas (100 – 300 m s.n.m.) en el que destacan algunas elevaciones prominentes como el Cerro Verde (450 m s.n.m.) y el Cerro Naranjo (750 m s.n.m.).

El clima regional es cálido (25°C de temperatura media anual), subhúmedo, con régimen de lluvias en verano (ca. 1000 mm de precipitación promedio anual). La época seca es muy marcada y dura alrededor de seis meses (SPP, 1984a, b). Aunque en Nizanda no existe una estación meteorológica, la fórmula climática correspondiente a esta localidad puede ser similar a la de Ciudad Ixtepec ($Aw_0(w)igw''$; García, 1988).

En el terreno predominan rocas metamórficas (filitas) del Mesozoico, pero su continuidad se interrumpe por la irrupción de rocas calizas del Cretácico Inferior (SPP, 1981). Esta variación litológica, aunada a la rugosidad del terreno, hace que el paisaje de Nizanda sea complejo. Por ello, si bien la cubierta vegetal corresponde de manera predominante a la selva baja caducifolia (con algunas variantes notables en estructura y composición), en Nizanda se presenta un mosaico de comunidades vegetales que incluye desde selvas medianas subperennifolias hasta sabanas y matorrales xerófilos (fig. 2; Pérez-García *et al.*, 2001).

Fig. 1. Localización de la región de Nizanda en el Istmo de Tehuantepec (Oaxaca), sur de México.

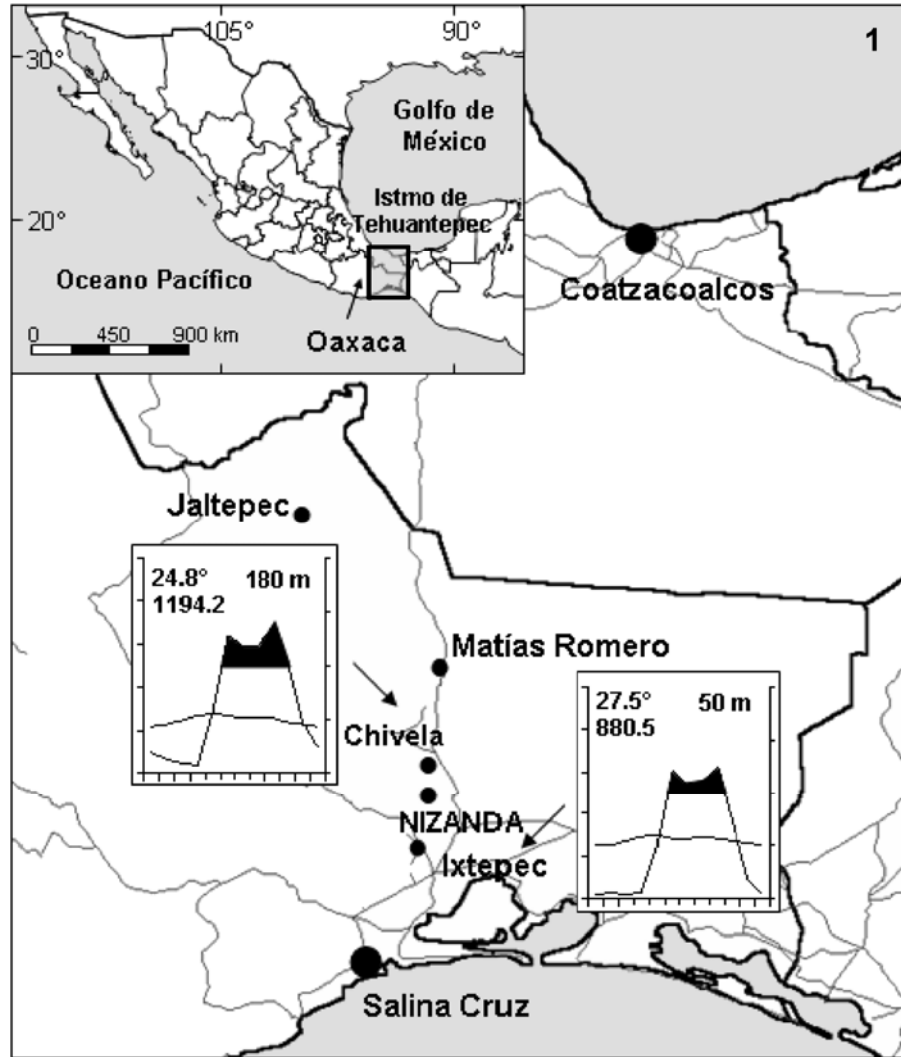
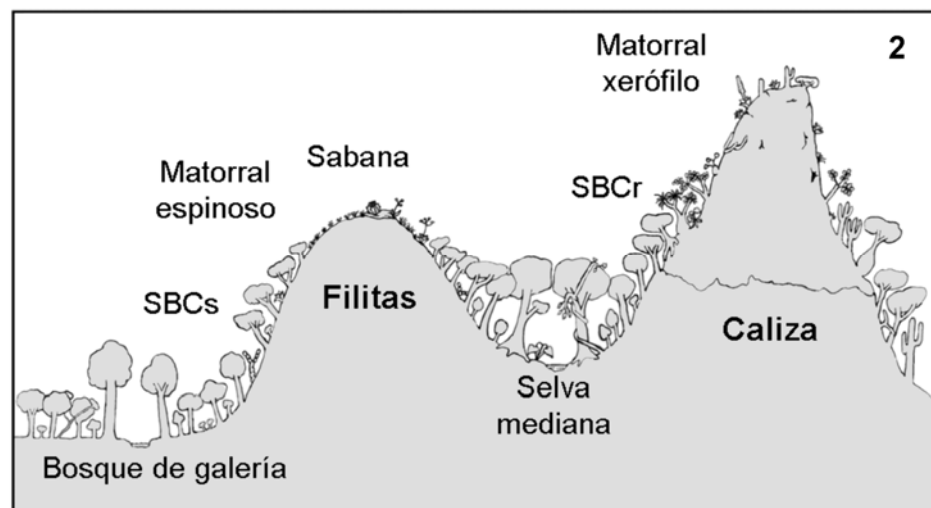


Fig. 2. Perfil esquemático de la vegetación de la región de Nizanda, Oaxaca. SBCs = selva baja caducifolia en suelo desarrollado, SBCr = selva baja caducifolia en roca caliza.



Los inventarios de varios grupos que se han realizado atestiguan la gran riqueza biológica de la región. Por ejemplo, se ha documentado la presencia de 59 especies de reptiles y anfibios (Barreto-Oble, 2000) y de 132 de aves (Rodríguez-Contreras, 2004). En el caso de la flora vascular, en la que se enfoca este capítulo, más de nueve años de prospección botánica permiten saber

que ésta también es muy diversa, ya que la última actualización de la base de datos que se ha venido elaborando incluye 865 especies de plantas vasculares (datos no publicados).

Desde una perspectiva biogeográfica, el Istmo de Tehuantepec es una región muy interesante (Lorence & García-Mendoza, 1989; Acosta-Castellanos, 1995). Por

un lado, ha servido como corredor biológico para las biotas de tierras bajas propias de las dos vertientes oceánicas de México (Rzedowski, 1962); de hecho, sólo hay otras dos regiones que estén jugando el mismo papel entre los trópicos del todo el continente americano. Por el otro, la región istmeña también representa una eficiente barrera para la dispersión de organismos propios de tierras altas en dirección norte-sur y viceversa (Peterson *et al.*, 1999). Asimismo, la ubicación de Nizanda en la porción sur del Istmo de Tehuantepec la hace parte de uno de los centros de endemismo reconocidos en el estado de Oaxaca (Lorence & García-Mendoza, 1989; Torres-Colín, 2004).

3. Métodos generales

Como ya se indicó antes, los cuatro estudios de caso representan análisis diferentes basados en conjuntos de datos propios para cada uno. Sin embargo, entre ellos se comparten algunos elementos metodológicos, los cuales se presentan en esta sección.

En primer lugar, el inventario florístico regional elaborado durante casi una década ofrece una base general para todos los estudios ecológicos y botánicos realizados en la región. Un avance de este trabajo ya fue publicado (Pérez-García *et al.*, 2001), pero la base de datos electrónica que sirvió para su elaboración ha seguido creciendo a partir de colectas realizadas en varios estudios subsecuentes (Lebrija-Trejos, 2001; López-Olmedo, 2001; Pérez-García, 2002; Gallardo-Cruz, 2004), y en general como resultado de un proceso continuo de exploración botánica en la zona.

Por otro lado, varios estudios se han basado en la obtención de muestras de vegetación conformadas por cuadros de 10 × 10 m (100 m²), en los que se registra la presencia de las especies. Con la información así obtenida se construyeron matrices de datos binarios (presencia/ausencia) de las especies presentes en los cuadros. Para que la información pudiera ser comparable entre los distintos estudios se ha seguido la misma clasificación taxonómica y los nombres de todos los táxones han sido homogeneizados y catalogados de la misma manera, utilizando como referencia nomenclatural el trabajo de Pérez-García *et al.* (2001) y la base de datos actualizada.

En términos del análisis de datos, todos los estudios de caso incluyeron el cálculo de similitudes entre las unidades de muestra correspondientes a cada uno. Estas similitudes, o más precisamente, las disimilitudes resultantes, fueron utilizadas como medidas del grado de diferenciación florística entre muestras. Para este fin se utilizó el índice de similitud de Sørensen (IS), calculado mediante la fórmula:

$$IS = 2c/(a+b)$$

donde a y b representan el número total de especies encontradas en cada muestra y c corresponde al número de especies compartidas (Magurran, 1988). La diversidad β también fue evaluada por medio del índice de Whittaker (β_w ; Whittaker, 1972), utilizando la fórmula:

$$\beta_w = \gamma/\alpha$$

Este índice relaciona el total de especies de un determinado conjunto (γ) entre el promedio del número de especies (α) de muestras que provienen o forman parte de dicho conjunto.

Finalmente, otro aspecto común a varios de los estudios de caso presentados es que las muestras fueron sometidas a un proceso de clasificación numérica. Las clasificaciones se obtuvieron con el método de Ward (Jongman *et al.*, 1995), usando como algoritmo de disimilitud las distancias euclidianas o sus cuadrados (Statistica, StatSoft, 1995).

4. Estudio de caso I: Diferenciación florística en la selva baja caducifolia por efecto de la orientación y la altitud

Como se mencionó antes, en Nizanda se han reconocido nueve tipos de vegetación. Entre ellos, la selva baja caducifolia (SBC) es la comunidad más ampliamente distribuida y posiblemente la más heterogénea, pues presenta notables variaciones estructurales asociadas con el tipo de suelo. El hecho de que esta selva también esté presente en las mayores elevaciones de la región hizo pensar que los factores topográficos, en particular la orientación y la altitud, podrían tener un efecto sobre la heterogeneidad florística de la comunidad.

La orientación de las laderas produce variaciones meso- y microclimáticas que afectan a la vegetación (Olivero & Hix, 1998), sobre todo a causa de la insolación diferencial entre laderas y a la diferente exposición a corrientes eólicas (Huggett, 1995). En el hemisferio norte, sobre todo en latitudes altas, las laderas orientadas al sur tienden a ser más cálidas que las que dan al norte (Pianka, 1994). Asimismo, en zonas climáticamente uniformes son comunes las variaciones térmicas, de humedad atmosférica y edáficas a lo largo de gradientes altitudinales (Ricklefs, 1992; Haslett, 1997; Beniston, 2000).

Debido a su altitud, el Cerro Verde representa uno de los rasgos topográficos más notorios de la región. Debido a su posición geográfica, la ladera norte está expuesta directamente a los rayos del sol entre mediados de mayo y principios de agosto (García, 1988), periodo coincidente con el inicio de la época de lluvias. Además, el gradiente altitudinal (100–450 m), a pesar de no ser tan marcado, también podría tener efectos en las condiciones ambientales dentro de cada ladera. Esta situación llevó a preguntarnos si la orientación de las laderas y la variación altitudinal en el Cerro Verde constituían factores determinantes de cambios en la diversidad de la comunidad y en el arreglo espacial de las especies.

4.1. Particularidades metodológicas

El análisis para este estudio se basó en 30 cuadros de 100 m², distribuidos equitativamente en tres pisos altitudinales (**b** = bajo, **m** = medio y **a** = alto) en las laderas norte (**N**) y sur (**S**) de este cerro. La combinación de los diferentes niveles de las variables orientación y altitud resultó en la definición de seis grupos ambientales (**Nb**,

Tabla I. Índice de similitud de Sørensen (porcentual) entre los seis grupos ambientales (Nb, Nm, Na, Sb, Sm, Sa).

Grupo	Nb	Nm	Na	Sb	Sm
Nm	53.5				
Na	50.9	59.2			
Sb	55.7	46.3	41.2		
Sm	59.8	52.2	56.4	61.4	
Sa	56.0	58.6	53.7	56.7	62.5

Nm, Na, Sb, Sm, Sa), cada uno de los cuales estuvo representado por cinco cuadros.

En este caso, la heterogeneidad florística se analizó con base en el cálculo del índice β_w para el total de las muestras y por ladera, por piso altitudinal y por grupo ambiental. Además, para contrastar los efectos de la separación espacial y de la altitud sobre la diversidad β se utilizó una prueba de *t* de Student para comparar las disimilitudes promedio (1-Sørensen) obtenidas entre cuadros ubicados en un mismo piso altitudinal (separación espacial) con las disimilitudes calculadas entre cuadros pertenecientes a diferentes pisos altitudinales (separación altitudinal).

4.2. Resultados

Se encontraron 194 especies pertenecientes a 52 familias de la división Magnoliophyta. De acuerdo con el índice de Sørensen, el grado de similitud florística al interior de cada ladera fue mayor entre pisos adyacentes (**b** con **m** y **m** con **a**) que entre pisos ubicados en los extremos altitudinales opuestos (**b** con **a**; tabla I). Sin embargo, la diferenciación florística entre pisos altitudinales fue asimétrica entre laderas. A diferencia de la ladera sur, en la norte el recambio de especies asociado a la separación altitudinal fue significativamente mayor que el producido por la separación espacial (fig. 3), a pesar de que las parcelas ubicadas en los extremos de un mismo piso altitudinal están más distantes entre sí que las parcelas de los dos extremos altitudinales (**b** y **a**) en una ladera. Como resultado de dicha asimetría, las comparaciones entre grupos ambientales ubicados en laderas opuestas arrojaron un resultado llamativo: los pisos bajos y altos de las dos laderas mostraron grandes semejanzas con su respectiva contraparte (**Nb-Sb** y **Na-Sa**), lo cual sugiere que la orientación no desem-

peña un papel determinante en la diferenciación florística en dichas zonas del sistema. En contraste, en la porción media del cerro la magnitud de la diferenciación depende de la orientación, ya que los cuadros **m** del lado sur se agruparon con los de las zonas bajas, mientras que los del norte lo hicieron con los de la parte alta. Es decir, la heterogeneidad ambiental parece ser mayor en la ladera norte. Estos resultados permiten concluir que, en términos de composición, en los pisos altos (**a**) y bajos (**b**) del Cerro Verde, se distinguen bandas de vegetación relativamente homogéneas dentro de cada piso, con un alto grado de diferenciación entre éstas.

El índice de Whittaker mostró poca variación entre los grupos ambientales analizados (intervalo: 2.71 en el grupo **Nb** a 2.92 en el **Nm**). De forma congruente con los resultados presentados en el párrafo anterior, el mayor recambio de especies tuvo lugar en los sitios localizados en la ladera norte y en el piso altitudinal medio. La disparidad hallada para dicho índice al calcularlo por ladera (**N** = 4.95, **S** = 4.67), por piso (**b** = 4.02, **m** = 4.30, **a** = 4.15) y total (6.46) en relación con el obtenido para cada grupo ambiental, indica que existen fuertes recambios de especies entre los diferentes grupos analizados. Sólo de esta forma sería posible alcanzar un número elevado de especies (194), a pesar de que la riqueza promedio por grupo (85.5 especies/500 m²) fue relativamente baja.

De acuerdo con el análisis de clasificación, las unidades de muestreo se agruparon en dos grandes conjuntos. El primero reunió todos los cuadros del piso **b**, mientras que el segundo incluyó nueve de los diez cuadros del piso **a**. Los cuadros del piso **m** se distribuyeron según su orientación de manera casi simétrica entre ambos conjuntos; cuatro muestras del grupo **Sm** quedaron ubicadas en el primer conjunto, mientras que todos los representantes del **Nm** se agruparon con las muestras del segundo conjunto (fig. 4). Nuevamente, estos resultados señalan que los grupos correspondientes a los pisos altitudinales extremos tuvieron el mayor grado de diferenciación florística en la comunidad. A diferencia del piso altitudinal **m**, en los pisos **b** y **a** la orientación no jugó un papel determinante en el agrupamiento de las muestras.

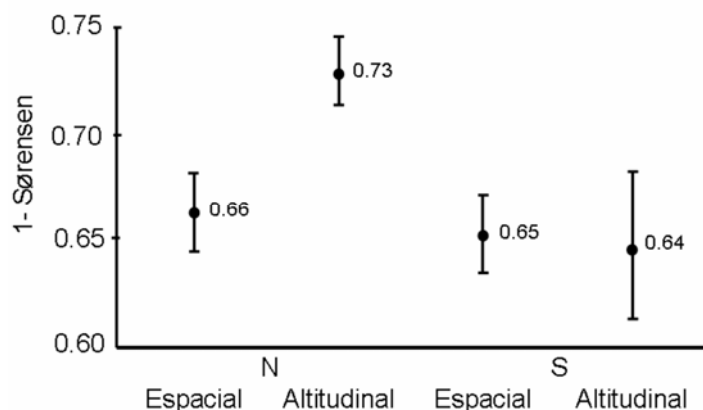


Fig. 3. Disimilitud (1 - Sørensen) promedio entre cuadros ubicados en un mismo piso altitudinal (Espacial) y entre cuadros ubicados en diferentes pisos altitudinales (Altitudinal). Los cálculos se hicieron por separado para cada una de las laderas (N y S). Las barras de error indican ± 1 E.E.

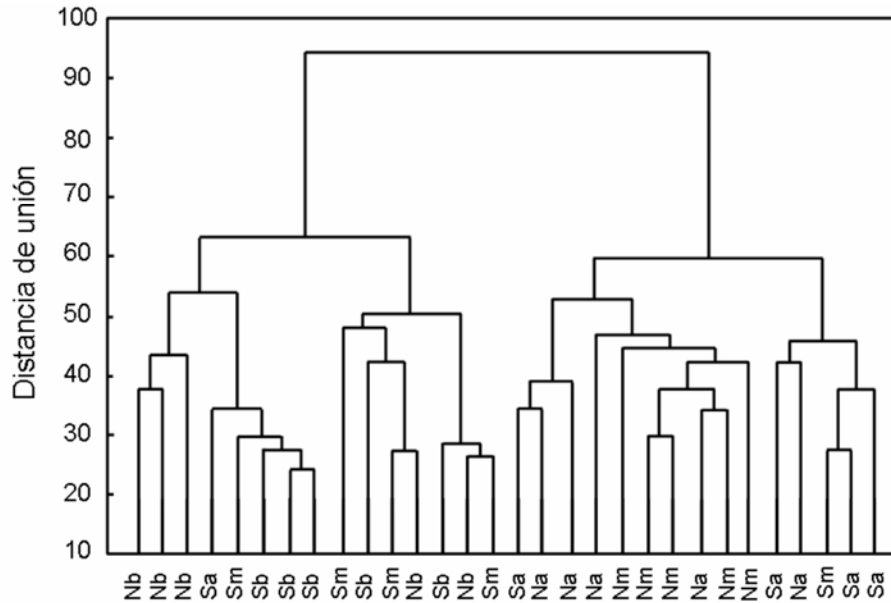


Fig. 4. Dendrograma de clasificación de 30 unidades de muestreo obtenido por el método de Ward. La distancia de unión se calculó a partir de datos de presencia-ausencia empleando el cuadrado de la distancia euclidiana. Para cada muestra se indica su orientación (N, S) y piso altitudinal (b = bajo, m = medio, a = alto).

4.3. Conclusiones

El efecto de las variables topográficas sobre la composición florística varía entre las diferentes zonas ambientales del Cerro Verde. Si bien fue posible reconocer a la altitud como un eje de diferenciación florística importante, la intensidad de su efecto varía entre laderas, ya que en la ladera norte el recambio de especies entre cuadros ubicados en diferentes pisos altitudinales fue mayor que en su contraparte sur.

La diferenciación florística en el piso intermedio estuvo claramente asociada a la orientación. Los grupos ubicados en este piso altitudinal contaron con 21 especies exclusivas, de las cuales 12 sólo se registraron en la ladera norte y siete en la sur. En contraste, la orientación no tuvo un efecto tan evidente en los pisos **a** y **b**. De hecho, el piso **b** representa una franja de vegetación poco heterogénea, en la que la alta densidad de especies típicas de ambientes más húmedos (Lebrija-Trejos, 2001) sugiere que está asociado a niveles más altos de humedad en el suelo.

5. Estudio de caso II: Diferenciación florística en enclaves de vegetación xerofítica

En relación con los determinantes de la diversidad β se ha hecho una distinción entre los que son de tipo determinista y los que tienen una naturaleza aleatoria (Arita, 1997; Balvanera *et al.*, 2002). Por ejemplo, el recambio florístico a lo largo de un gradiente ambiental puede explicarse mejor en términos de las tolerancias relativas de las especies. En contraste, los cambios en la composición de especies entre ambientes similares, pero separados espacialmente, pueden estar sustentados en fenómenos aleatorios (Gotelli & Graves, 1996). En el primer caso, se puede esperar que cuando existan diferencias grandes en la calidad del hábitat, éstas vayan acompañadas de cambios notables en la morfología de las especies, mientras que en el segundo no habría razón para esperar dichos cambios morfológicos.

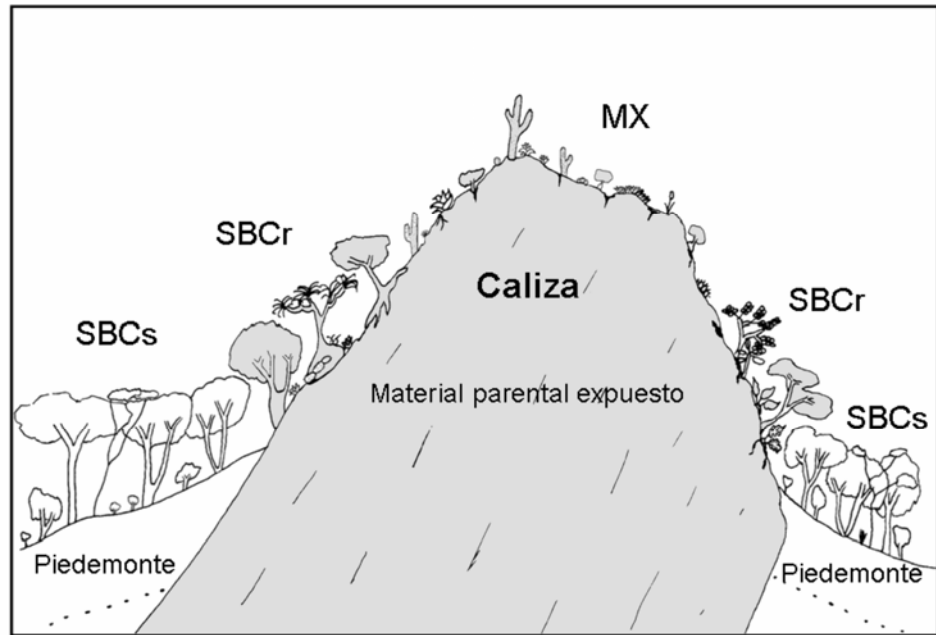
Estas cuestiones fueron exploradas en este estudio por medio de un análisis de los efectos relativos de la separación espacial –dentro de un mismo hábitat– y de un gradiente ambiental –entre hábitats– sobre la diferenciación florística. El estudio se llevó a cabo en un sistema de islas de hábitat xerófilo en el que se pueden reconocer a los dos componentes (*i.e.* espacial y ambiental). Estas islas de vegetación se presentan en afloramientos de roca caliza, en las que se reconocen tres comunidades vegetales diferenciadas fisonómicamente (Pérez-García, 2002; Pérez-García & Meave, en prensa). Dichas comunidades se ordenan de acuerdo a un incremento en su carácter xeromórfico de la siguiente manera: (1) selva baja caducifolia (SBC) en suelo desarrollado (SBCs), (2) SBC en roca expuesta (SBCr) y matorral xerófilo (MX). Para denominar a cada uno de los afloramientos calcáreos junto con las tres comunidades que sustentan se acuñó el término “enclave de vegetación xerofítica” (EVX; fig. 5).

La configuración espacial del sistema (fragmentos separados) y la heterogeneidad interna de cada isla llevó a plantear la siguiente pregunta: ¿Cómo se relaciona la diversidad de la vegetación en estas islas de vegetación xerofítica con su distribución espacial? Para abordarla se plantearon dos objetivos: (1) valorar la contribución relativa de las diversidades α y β a la diversidad total (γ), y (2) analizar el grado de diferenciación florística usando índices de similitud, dentro y entre las comunidades vegetales del sistema.

5.1. Particularidades metodológicas

La vegetación de tres EVX, separados espacialmente, fue muestreada mediante 27 cuadros de 100 m², repartidos equitativamente en las tres comunidades (SBCs, SBCr y MX), lo que dio un total de nueve cuadros por tipo de comunidad, en los que se registraron las especies presentes (Pérez-García, 2002; Pérez-García & Meave, 2004).

Fig. 5. Perfil esquemático de un enclave de vegetación xerofítica (EVX) de la región de Nizanda, Oaxaca. MX = matorral xerófilo, SBCr = selva baja caducifolia en roca caliza, SBCs = selva baja caducifolia en suelo desarrollado.



Con los datos se elaboraron curvas promedio de acumulación de especies para cada comunidad con el programa EstimateS versión 6.0b1 (Colwell, 2001). Además, se calcularon índices β_w para varios conjuntos de datos: (1) para el total de los 27 cuadros, (2) para cada tipo de comunidad por separado (9 cuadros para cada una), y (3) para seis series de tres cuadros siguiendo el gradiente ambiental y el espacial en cada EVX (fig. 6). Este último análisis se hizo con el fin de evaluar simultáneamente estos dos efectos; el procedimiento dio lugar a un total de nueve series para cada factor, cuyos promedios se compararon dentro de cada EVX con una prueba de *t* de Student.

El cálculo de índices de similitud de Sørensen (IS) permitió contar con una medida adicional de los efectos relativos de la separación espacial y del gradiente ambiental. Los índices se calcularon entre pares de cuadros pertenecientes a varios conjuntos, definidos de la siguiente manera: (1) mismo EVX, misma comunidad, (2) mismo EVX, diferente comunidad, (3) diferente EVX, misma comunidad, y (4) diferente EVX, diferente comunidad (fig. 7). Esto permitió calcular las similitudes florísticas promedio de estos conjuntos y hacer comparaciones entre ellas.

5.2. Resultados

En el conjunto total de cuadros se registraron 214 especies, las cuales mostraron una repartición muy desigual entre comunidades. La más diversa fue la SBCs (160 especies); ésta estuvo seguida por la SBCr (108), mientras que el MX quedó muy atrás por su baja riqueza (32). Sólo para el MX se obtuvo una curva promedio de acumulación de especies con comportamiento asintótico (fig. 8), lo que sugiere que la riqueza total de las otras dos comunidades estuvo subestimada.

El índice β_w por comunidad tuvo un valor bajo para los MX (3.10), pero valores relativamente altos y similares entre sí para las comunidades arbóreas (SBCr

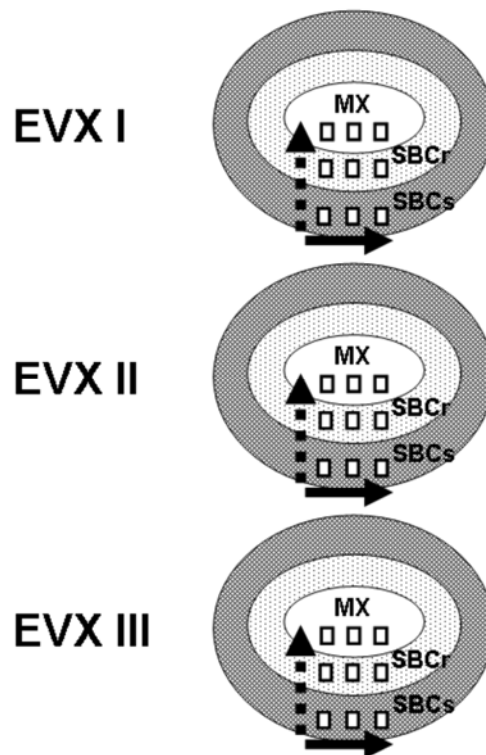
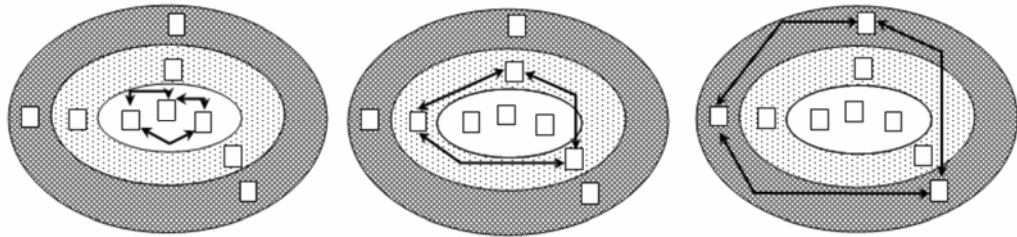
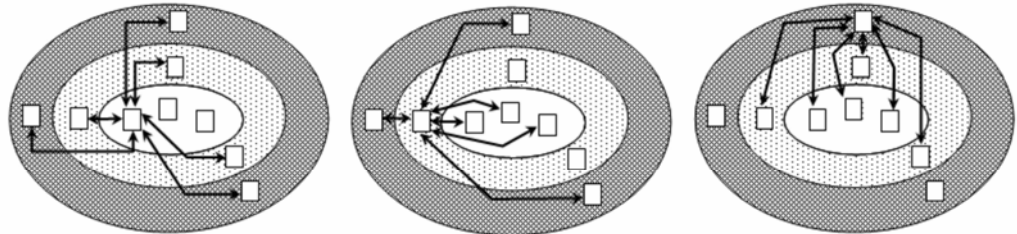


Fig. 6. Esquema que muestra las comparaciones realizadas por medio del índice de Sørensen entre las comunidades presentes en tres enclaves de vegetación xerofítica (EVX I, II y III). Las flechas continuas indican comparaciones entre cuadros ubicados en el mismo tipo de vegetación; las flechas discontinuas muestran comparaciones entre cuadros de diferente tipo de vegetación. MX = matorral xerófilo, SBCr = selva baja caducifolia en roca, SBCs = selva baja caducifolia en suelo.

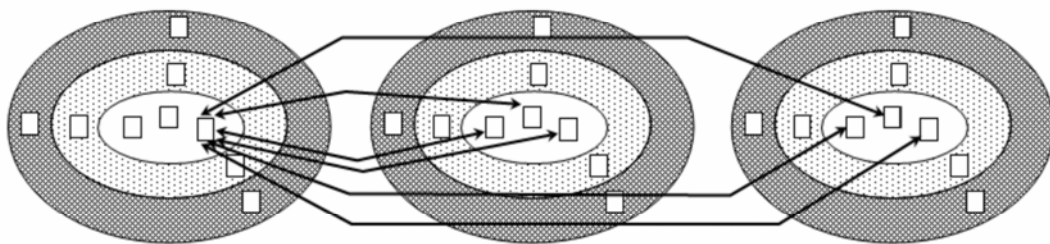
Mismo EVX, misma comunidad



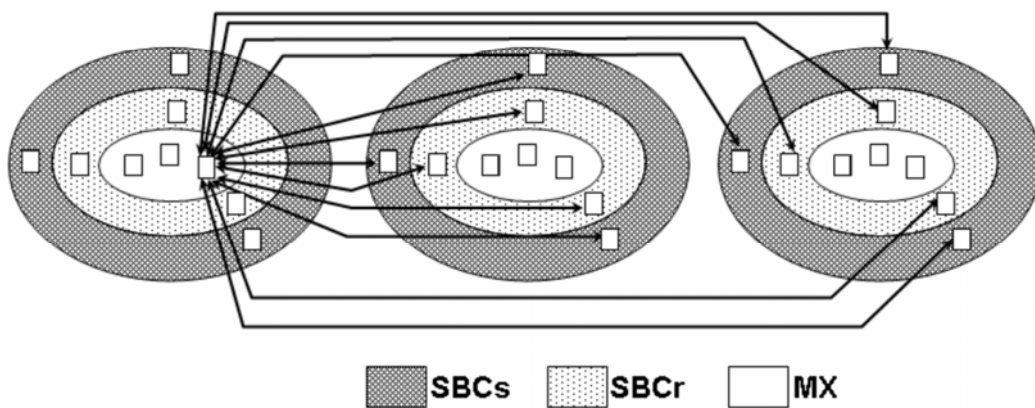
Mismo EVX, diferente comunidad



Distinto EVX, misma comunidad



Distinto EVX, distinta comunidad



■ SBCs ■ SBCr □ MX

Fig. 7. Esquema que muestra las comparaciones realizadas por medio del índice de Sørensen entre muestras localizadas en un mismo tipo o en diferentes tipos de vegetación, y dentro de un mismo enclave o entre diferentes enclaves de vegetación xerofítica. MX = matorral xerófilo, SBCr = selva baja caducifolia en roca, SBCs = selva baja caducifolia en suelo.

= 4.23 y SBCs = 4.31). Para el conjunto total de cuadros, β_w tuvo un valor de 8.58, cifra que equivale casi al doble de la máxima encontrada para las comunidades por separado. En términos de las comparaciones dentro y entre comunidades, el promedio (\pm E.E.) del índice β_w fue significativamente mayor entre comunidades ($2.54 \pm$

0.041) que dentro de ellas (2.00 ± 0.115) ($t = -3.09$, g.l. = 4, $P = 0.036$). De hecho, al analizar las series de tres cuadros por EVX, se encontró que en promedio se acumulan más especies a lo largo del gradiente edáfico (62.1) que a través del espacio dentro de cada comunidad (50.6).

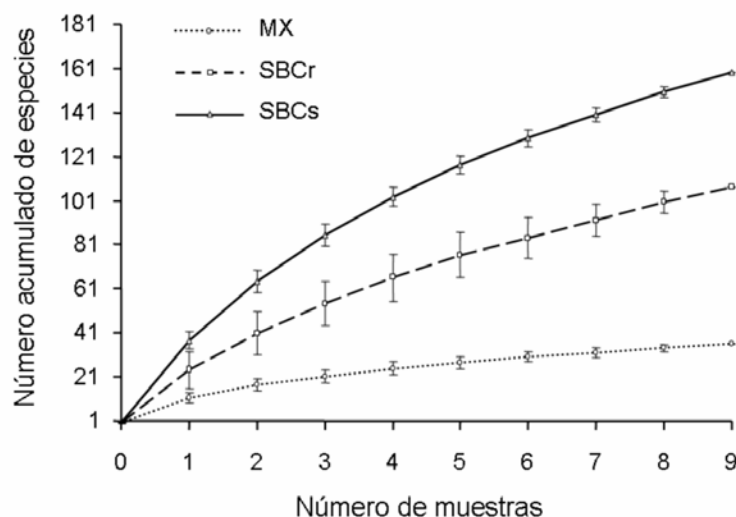


Fig. 8. Curvas de acumulación de especies como función del área (número de muestras de 100 m²) en los EVX de Nizanda, Oaxaca. MX = matorral xerófilo, SBCr = selva baja caducifolia en roca, SBCs = selva baja caducifolia en suelo. Barras de error indican ± 1 D.E.

Tabla II. Promedio de similitud para las comparaciones de muestras de vegetación de los EVX de Nizanda. N = número de comparaciones, Prom.(%) = promedio porcentual del índice de Sørensen, E.E. = error estándar.

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

La similitud florística promedio valorada con el índice de Sørensen fue mayor para pares de muestras ubicadas en un mismo EVX que entre muestras situadas en distintos EVX (Tabla IIa, b, c), lo que sugiere que existe un aumento en la diversidad β con la distancia; sin embargo, este efecto difirió entre comunidades, ya que fue más fuerte en las SBCs que en las dos comunidades xerófilas (MX y SBCr; Tabla IIb, c). Independientemente del EVX, la similitud promedio de las comparaciones entre todos los cuadros (39.8%) fue más del doble que la obtenida entre comunidades (16.7%), lo cual refuerza la idea de que el gradiente edáfico promueve una mayor diferenciación florística (Tabla IIa,

d). En contraste, la separación espacial no tuvo un efecto determinante sobre la similitud entre comunidades (Tabla IIe, f).

5.3. Conclusiones

Los resultados de este estudio muestran cómo afectan la separación espacial y la heterogeneidad de hábitat (gradiente edáfico) a la diversidad β . Asimismo, sugieren que dichos efectos pueden ser aditivos, ya que ninguna combinación parcial se acercó al valor global de diversidad β ($\beta_w = 8.58$). En el sistema estudiado, la variación asociada al gradiente ambiental es muy grande, incluso a través de distancias cortas, por lo que la diversidad β que tiene una base ambiental es mayor que la originada exclusivamente por la separación espacial.

Los resultados de este estudio contrastan con los hallazgos de Balvanera *et al.* (2002), obtenidos en una SBC en la región de Chamela, Jalisco, ya que ellos encontraron un efecto más fuerte de la separación espacial. Esta discrepancia puede deberse a que el gradiente ambiental estudiado por ellos no es tan fuerte como el de los EVX de Nizanda. Merece la pena considerar que la alta frecuencia de las especies del MX en todo el sistema, al margen de la separación espacial entre los EVX, se traduce en una similitud promedio muy alta entre los cuadros de esta comunidad; sin embargo, este hecho no oculta la intensidad del cambio florístico entre la SBCs y el MX.

La magnitud de la diversidad β en los EVX varía dependiendo de la comunidad vegetal en cuestión. Este resultado amerita estudiarse más a fondo, ya que puede estar relacionado con una amplia gama de factores, pero no queda claro con cuál. Estos factores incluyen desde los atributos biológicos de las especies (*e.g.* los tipos de dispersión o las tolerancias relativas de las especies a la desecación del sustrato y a la luminosidad a nivel del suelo), hasta efectos dependientes del tipo de análisis empleado (*e.g.* la variación en los índices de similitud debida a las disparidades numéricas de la riqueza en cada muestra, o a la presencia de especies muy frecuentes y tolerantes capaces de minimizar el recambio florístico asociado a otros componentes).

6. Estudio de caso III: Diferenciación florística entre la sabana y la selva baja caducifolia

La selva baja caducifolia y la sabana son las dos comunidades que cubren la mayor parte de la región de Nizanda (Pérez-García *et al.*, 2001). Ellas contrastan mucho entre sí respecto a su fisonomía y además sus respectivos regímenes de disturbio son muy distintos. En la sabana los niveles de insolación son muy altos y en ella ocurren fuegos de manera recurrente. Por el contrario, las perturbaciones más frecuentes en la SBC resultan de la caída de árboles o ramas y por lo tanto su extensión es muy localizada; además, la incidencia de luz a nivel del suelo es muy estacional y heterogénea. No obstante estas diferencias, se ha sugerido que en una determinada región los cambios climáticos de gran escala ocurridos en el pasado han producido el reemplazo intermitente de cada una de estas comunidades por la otra (Pennington *et al.*, 2000).

La SBC de Nizanda es una comunidad dominada por árboles, cuyo dosel alcanza alturas que fluctúan entre 4 y 15 m (Pérez-García *et al.*, 2001). El estrato arbóreo es continuo y por lo general la cobertura supera 350% (Pérez-García, 2002; Gallardo-Cruz *et al.*, 2005). En la sabana, por el contrario, el componente leñoso es abierto y está conformado por arbustos y árboles pequeños y aislados, concentrados hacia los ecotonos de esta comunidad con otras (López-Olmedo, 2001). La fisonomía de la sabana está dada por la presencia de hierbas gramíneas de Poaceae y Cyperaceae (Pérez-García *et al.*, 2001); la especie dominante, *Trachypogon spicatus* (L.f.) Kuntze (= *T. plumosus* [Humb. & Bonpl. ex Willd.] Nees), contribuye con 80% de la cobertura total de la comunidad (López-Olmedo, 2001).

Las posibles causas de las diferencias fisonómicas entre estas dos comunidades pueden ser de varios tipos. En primer lugar, si los contingentes florísticos de las dos comunidades fueran los mismos, las diferencias podrían deberse a cambios en las abundancias relativas de dichas especies. Por otro lado, es posible que las diferencias sean el resultado de un recambio prácticamente completo de las especies entre los dos sistemas. Finalmente, la causa de las diferencias podría ser una combinación de las dos anteriores. El presente estudio representa un intento por determinar cuál de estas posibilidades explica mejor la diferenciación entre ambos tipos de vegetación. Cabe mencionar que las diferencias de composición pueden reflejar divergencias en las estrategias adaptativas, situación que podría estar reflejada en los espectros morfológicos de cada comunidad. Entonces, uno puede preguntarse en qué medida las diferencias fisonómicas entre la SBC y la sabana están dadas por la diferenciación florística a varios niveles taxonómicos (especies, géneros y familias), y si esta diferenciación se refleja en los patrones de estrategias de vida. Para buscar las respuestas, se plantearon los siguientes objetivos: (1) evaluar las diferencias en la composición florística a través la jerarquía taxonómica entre la SBC y la sabana de Nizanda, y (2) explorar si existen diferencias en las estrategias adaptativas de las plantas de estas comunidades a partir de datos morfológicos (formas de vida y de crecimiento) y de hábitos de crecimiento.

6.1. Consideraciones metodológicas

A partir del inventario florístico actualizado de la región, complementado con datos obtenidos en 98 cuadros de 100 m² (39 para sabana y 58 para SBC), se produjo una lista combinada de especies presentes en las dos comunidades. Sólo se incluyeron entidades determinadas hasta especie, pues sólo de esta manera era posible realizar el análisis a varios niveles en la jerarquía taxonómica. Utilizando el índice de similitud de Sørensen (IS) se hicieron comparaciones florísticas globales entre las dos comunidades para los niveles de especie, género y familia.

Las especies fueron clasificadas de acuerdo con tres criterios: (1) forma de crecimiento (árbol, arbusto, helecho, hierba gramínoide, forbia, trepadora, rastrera y roseta); (2) forma de vida (camefitas, fanerofitas, hemi-criptofitas, criptofitas y terofitas; Mueller-Dombois & Ellenberg, 1974); y (3) hábitos de crecimiento (epífito, herbáceo, leñoso, sufruticoso, parásito y suculento). Las posibles diferencias en estrategias adaptativas de las plantas entre las dos comunidades se analizaron a partir de histogramas de frecuencias de estos tres conjuntos. La asignación de una especie a una categoría se basó en el máximo grado de desarrollo que ésta puede alcanzar. Vale la pena aclarar que no existe una tautología entre la distinción fisonómica de las dos comunidades y las diferencias en los histogramas, ya que mientras que la fisonomía es un atributo vegetacional, los histogramas ilustran un atributo de la flora, pero no de la vegetación, pues su elaboración no considera las abundancias relativas de las especies.

6.2. Resultados

El listado total incluyó 600 especies, 457 de las cuales estuvieron presentes en la SBC y 174 en la sabana (tabla III). Ambos sistemas compartieron 31 especies, lo que equivale a una similitud (IS) de 10% para este nivel taxonómico. Aun cuando se registraron 306 géneros en la SBC y 109 en la sabana, sólo hubo 40 géneros comunes a ambas comunidades, por lo que la similitud florística en este nivel no aumentó notablemente (IS = 21%). En fuerte contraste, la similitud a nivel de familia fue mucho más alta (IS = 72%), pues a pesar de que la SBC tuvo casi el doble de familias (85) que la sabana (43), ambos sistemas compartieron 34 de ellas (tabla III). Otras peculiaridades relacionadas con la composición florística de estas dos comunidades, por ejemplo la distribución de especies por géneros y por familias, se presentan en el trabajo de Pérez-García y Meave (some-tido).

Tabla III. Comparación florística entre la selva baja caducifolia (SBC) y la sabana. IS = Índice de Sørensen (%).

	SBC	Sabana	Compartidas	Total	IS (%)
Especies	441	183	41	585	14
Géneros	297	120	50	367	27
Familias	80	48	38	90	84

Fig. 9. Espectros de formas de crecimiento para la selva baja caducifolia (SBC) y la sabana (Sab).

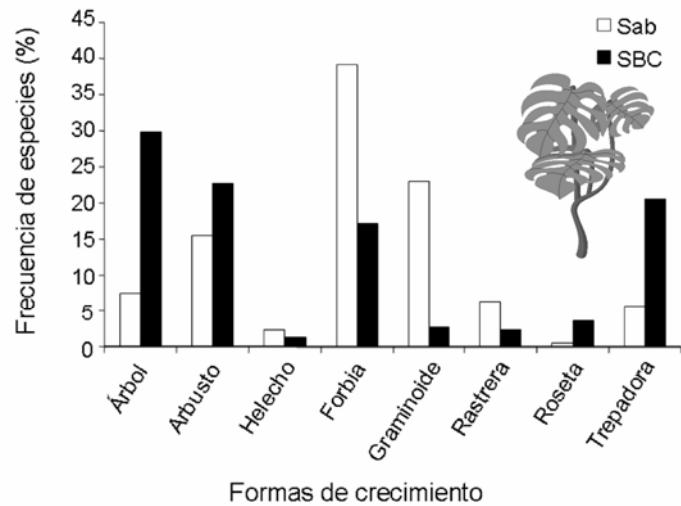


Fig. 10. Espectros de formas de vida para la selva baja caducifolia (SBC) y la sabana (Sab).

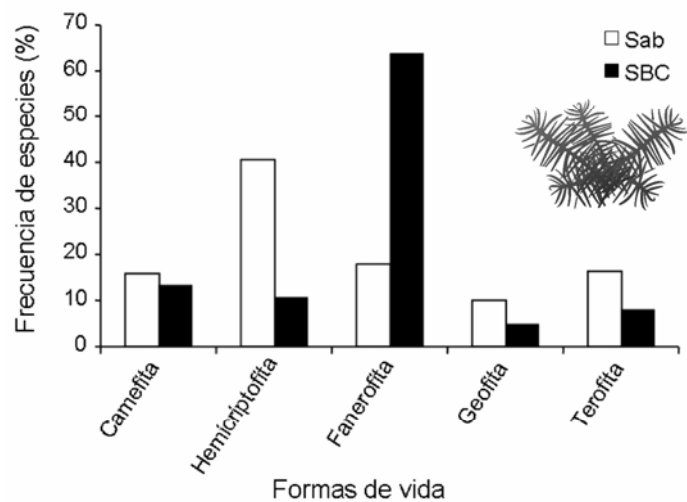
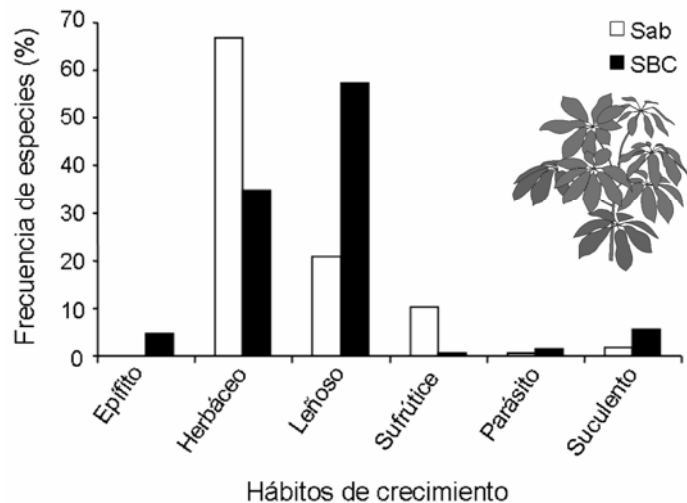


Fig. 11. Espectros de hábitos de crecimiento para la selva baja caducifolia (SBC) y la sabana (Sab).



En términos de las formas de crecimiento, los árboles fueron el conjunto más numeroso para la SBC, y éstos estuvieron seguidos por los arbustos, mientras que en las sabanas prevalecieron las forbias, seguidas por las hierbas gramínoideas (fig. 9). Estos resultados no sorprenden, ya que corresponden exactamente con las fisonomías típicas de cada comunidad. Sin embargo, la contribución de otras formas de crecimiento no era tan fácilmente predecible a partir de la fisonomía. Éste es el

caso de la buena representación de forbias y rastreras en las sabanas, de las trepadoras en la SBC, así como la representación similar de helechos en ambas comunidades.

El histograma de frecuencias de formas de vida (fig. 10) sugiere que la SBC se desarrolla en un ambiente más favorable para el desarrollo vegetal que el de la sabana, ya que la mayoría de sus especies fueron clasificadas como fanerofitas, mientras que en segundo lu-

gar, muy lejos de éstas, se ubicaron las camefitas. En el más equitativamente entre las distintas categorías, aunque sobresalieron las plantas hemicriptofitas.

El resultado mostrado en el histograma de frecuencias de hábitos de crecimiento (fig. 11) es congruente con los dos anteriores, ya que en la SBC dominaron las plantas leñosas y en la sabana lo hicieron las especies herbáceas. Además, destaca la ausencia de epífitas y la escasez de suculentas y parásitas en la sabana, comunidad donde los sufrutices están sobrerrepresentados en comparación con la SBC.

6.3. Conclusiones

Bajo el mismo régimen climático, en la región de Nizanda coexisten dos comunidades vegetales, la SBC y la sabana, que son substancialmente distintas tanto en sus atributos morfológicos como en su composición. El establecimiento de la sabana en las cimas de los cerros de filitas puede ser explicado razonablemente por las limitaciones edáficas que allí imperan. Sin embargo, tan pronto como aparece en el paisaje un suelo más desarrollado, éstas son abruptamente reemplazadas por la SBC, o en ocasiones por matorrales espinosos y subinermes. Aunado al factor edáfico se debe considerar que el disturbio por fuego, factor exclusivo de la sabana, parece promover una diferenciación florística masiva. La baja similitud florística entre la sabana y la SBC, expresada inclusive a nivel de género, como las discrepancias en sus espectros morfológicos y de hábitos de crecimiento, sustentan esta posibilidad.

Asimismo, es razonable concluir que las estrategias adaptativas de las especies de ambas comunidades son muy diferentes, si bien existen semejanzas en algunas categorías. En particular, se puede inferir el efecto del fuego como factor selectivo de estrategias de vida de las plantas a partir de las categorías morfológicas encontradas en algunos grupos en las dos comunidades. Por ejemplo, las orquídeas típicas de la sabana son geofitas, mientras que en la SBC todos sus confamiliares son epífitos o litófitos. Igualmente, es notable la baja representación de la suculencia en la sabana, a pesar de que este sistema está asociado a ambientes con limitaciones hídricas.

Los resultados de este estudio permiten concluir de manera general que la SBC y la sabana de Nizanda no poseen conjuntos florísticos intercambiables en el espacio. Futuros análisis deberán determinar la probabilidad de que un intercambio de este tipo pueda o no darse en el tiempo.

7. Estudio de caso IV: Diferenciación florística a nivel de paisaje a través de la jerarquía taxonómica

En el estudio de caso anterior se reveló el alto grado de diferenciación florística entre la SBC y la sabana en Nizanda, y que estas diferencias se manifiestan en diversos atributos florísticos de dichas comunidades. No obstante, estos resultados no permiten ver si las contribuciones cuantitativas de las especies (sobre todo de las compartidas) a sus respectivas comunidades, medidas a

caso de la sabana, las especies estuvieron distribuidas a través de sus frecuencias, difieren lo suficiente como para traducirse en divergencias al nivel de vegetación. De hecho, si la diferenciación florística fuera suficientemente profunda, sería esperable que las diferencias en las frecuencias de los distintos táxones en la vegetación fueran evidentes no sólo a nivel de especie, sino también a niveles taxonómicos superiores. Para abordar esta cuestión, en este trabajo se formularon las siguientes preguntas: ¿Qué tan fuertes son las relaciones florísticas generales entre los tipos de vegetación mejor representados en Nizanda? y de forma más importante, ¿hasta qué nivel de la jerarquía taxonómica se reflejan las diferencias florísticas entre los distintos tipos de vegetación que conforman el paisaje nizandense?

7.1. Particularidades metodológicas

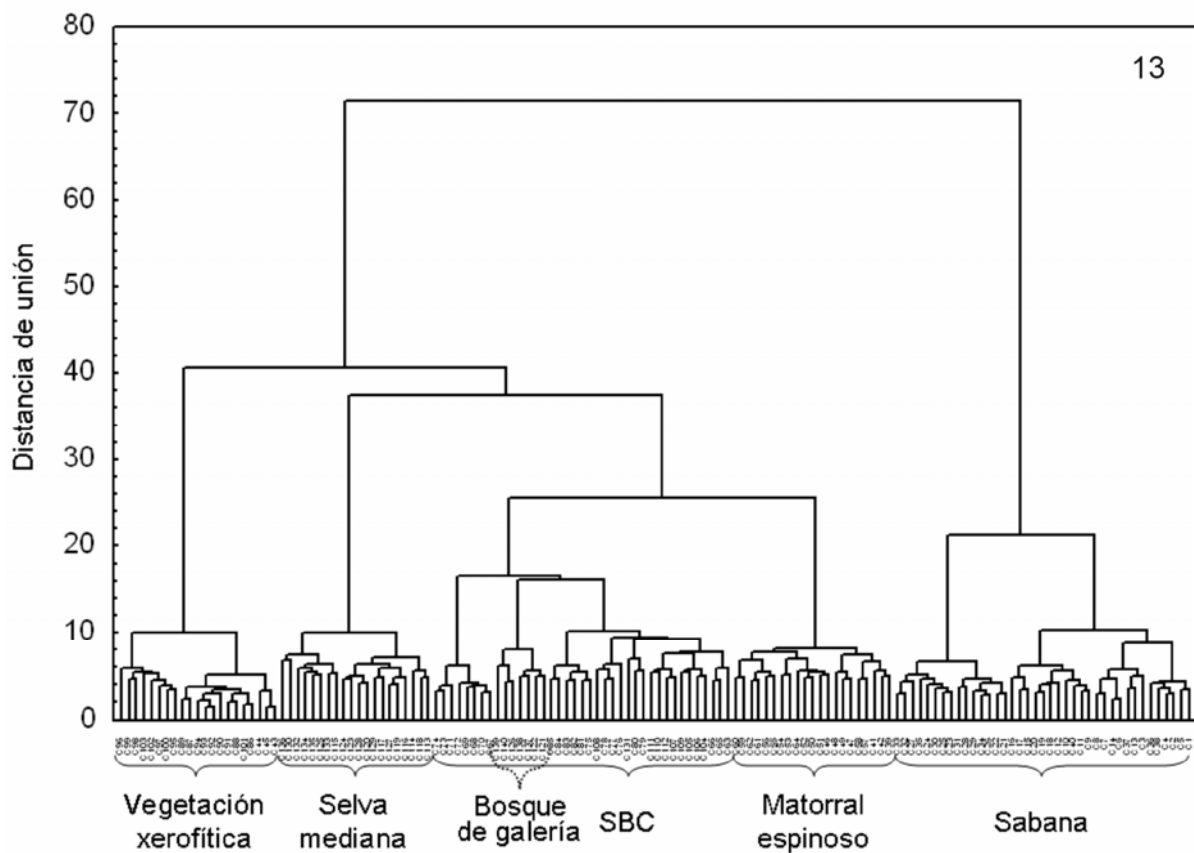
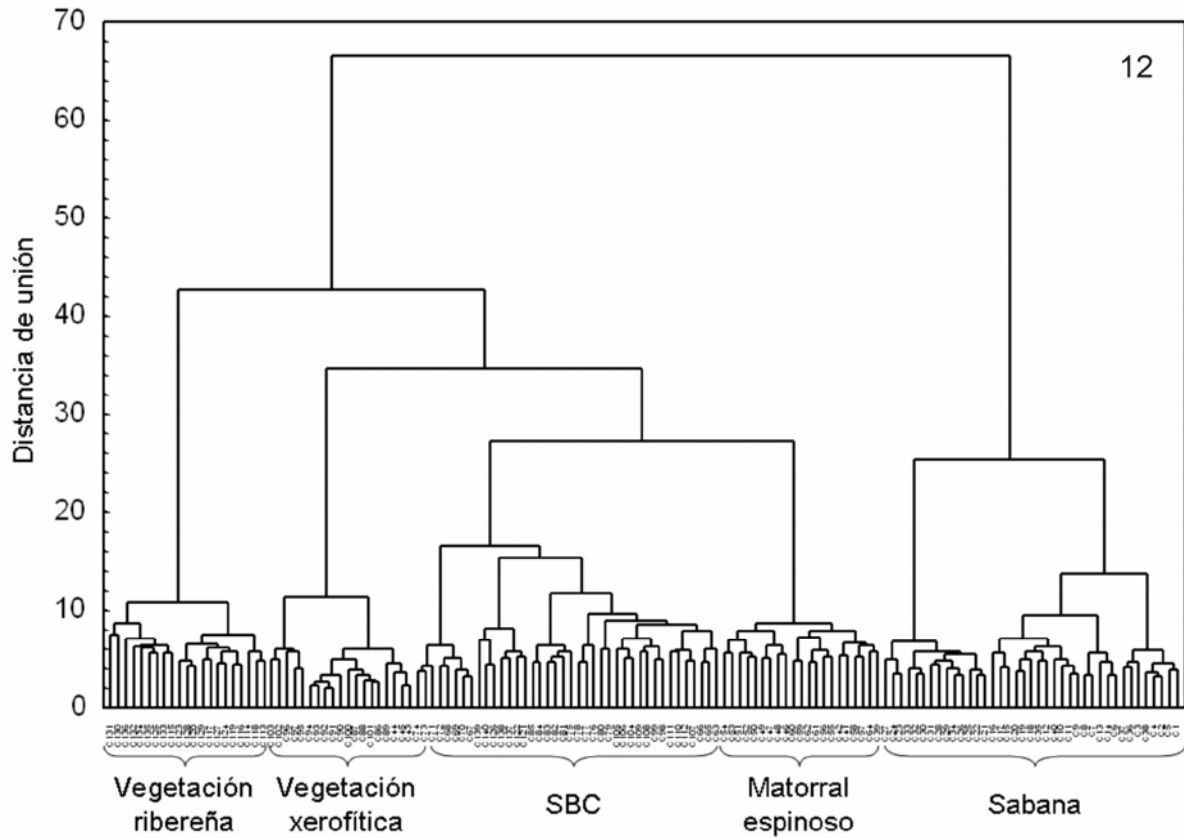
Este análisis se basó en datos obtenidos en 140 cuadros de 100 m², distribuidos entre los principales tipos de vegetación de la región, en los que se registró la presencia de las especies. Con esta información se construyeron tres matrices de datos binarios (presencia-ausencia), para las especies, los géneros y las familias presentes en los cuadros, en las que se hicieron evidentes las frecuencias de aparición de los distintos táxones en los cuadros. El análisis formal incluyó la realización de tres clasificaciones, una por cada nivel taxonómico, basadas en estas matrices.

Adicionalmente se llevó a cabo un análisis de las similitudes florísticas empleando el IS y el β_w entre los tipos de vegetación más extendidos en Nizanda, incluyendo a las comunidades secundarias. Este análisis se basó en la lista más reciente de la flora local.

7.2. Resultados

La clasificación basada en la matriz de especies permitió distinguir grupos que en general coinciden con los tipos de vegetación definidos con base en criterios puramente fisonómicos (fig. 12). Los cuadros de sabana formaron el conjunto más distinto, manteniéndose separado del resto de las comunidades hasta una distancia de unión de más de 65. Excluyendo a la rama del dendrograma donde se ubicaron los cuadros de sabana, en este análisis los tipos de vegetación que primero se agruparon fueron la SBC y el matorral espinoso. A niveles más bajos de similitud, al conjunto así formado se incorporó la vegetación xerófila (que agrupó al matorral xerófilo y a la SBCr), y por último la vegetación ribereña (selva mediana y bosque de galería).

En el dendrograma obtenido para los géneros se observaron básicamente los mismos grupos que los encontrados en la clasificación por especies (fig. 13), a excepción de dos diferencias importantes. En primer lugar, las muestras del bosque de galería se incorporaron desde un principio al grupo de la SBC, en lugar de hacerlo al conjunto de la vegetación ribereña. Además, la secuencia de agrupamiento fue diferente; en este caso, en la primera fusión de grandes grupos se unieron el matorral espinoso con la SBC (donde estaba incluido el bosque de galería), y posteriormente a este nuevo grupo se incorporó la selva mediana y finalmente la vegetación xerófila.



Figs. 12-13. Dendrogramas de clasificación de 140 muestras de vegetación obtenido por el método de Ward. **12.** La distancia de unión se calculó empleando datos binarios de presencia-ausencia de 445 especies utilizando las distancias euclidianas. **13.** La distancia de unión se calculó a partir de datos binarios de presencia-ausencia de 392 géneros empleando las distancias euclidianas.

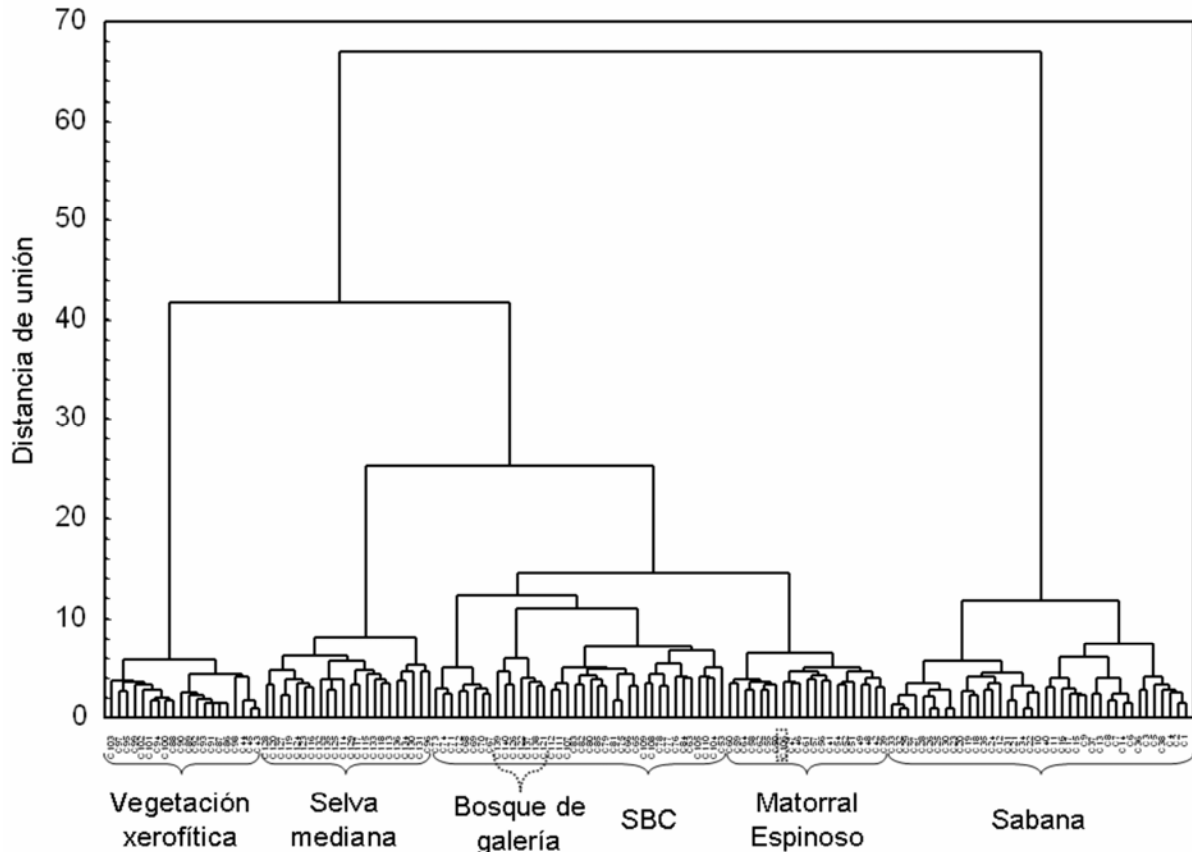


Fig. 14. Dendrograma de clasificación de 140 muestras de vegetación producido por el método de Ward. La distancia de unión se calculó empleando datos binarios de presencia-ausencia de 92 familias a partir de distancias euclidianas.

Con respecto a la clasificación para las familias los resultados fueron prácticamente iguales, ya que la única diferencia respecto a la obtenida para los géneros fue que un cuadro de SBC se incorporó a uno de los grupos iniciales correspondiente al matorral espinoso (fig. 14). Asimismo, las distancias de unión para los grupos principales observados para las tres clasificaciones se mantuvieron más o menos constantes.

La tabla IV muestra los valores de riqueza total por tipo de vegetación, así como los indicadores de similitud y de diferenciación calculados para compararlos. Estas cifras revelan que, en términos de la composición florística, la vegetación secundaria difiere notablemente de las comunidades vegetales restantes. En particular, llama la atención que la flora de la vegetación secundaria prácticamente no tiene elementos comunes con la sabana de la región.

Las comunidades primarias cuyas floras mostraron la mayor afinidad entre sí fueron la selva mediana y la SBC (IS = 51.7%), mientras que las menos similares fueron aquellas establecidas en ambientes que representan los extremos en la disponibilidad de agua, es decir, la selva mediana y el matorral xerófilo (IS = 4.7%; tabla IV, arriba). En concordancia con los análisis de clasificación descritos arriba, la sabana mostró bajos niveles de similitud florística con las otras comunidades, principalmente con las arbóreas propias de ambientes húmedos, y sólo tuvo una similitud medianamente alta con el matorral espinoso, que es la comunidad que la circunda.

Con los resultados obtenidos para el índice β_w se generó una nueva matriz cuya estructura fue una especie de imagen especular de la matriz elaborada para los datos del IS (tabla IV, centro). Si bien esto no sorprende porque estos dos índices tienen interpretaciones recíprocas acerca de un mismo fenómeno, no hubo una coincidencia total entre los valores altos de una de las matrices y los bajos de la otra, lo cual sugiere que la utilización de ambos índices en un mismo estudio no es necesariamente redundante. Esta afirmación se corrobora por el hecho de que en el caso de β_w es posible obtener un valor global para el paisaje completo (que en este caso fue de 4.59), el cual no es igual al promedio de los valores calculados para este índice por pares de comunidades (de nuevo, en este caso el valor global equivalió a más del doble); esto contrasta fuertemente con el comportamiento del IS, ya que para éste el valor global sí sería igual al promedio de todos los valores calculados por pares.

La parte baja de la tabla IV muestra los números totales de especies obtenidos al combinar los listados de pares de comunidades. Las comunidades que en conjunto acumularon más especies (604) fueron la SBC y la selva mediana, mientras que el segundo lugar correspondió a la combinación de la sabana con la SBC (590). La elevada riqueza acumulada en estos dos pares está determinada por la suma de sus respectivas diversidades alfa (α), que son las mayores, más que por el efecto de la diversidad β_w . Esto fue particularmente notorio en el caso de la combinación de SBC-selva

Tabla IV. Diversidad beta y riqueza de especies en seis tipos de vegetación primaria y en la vegetación secundaria de la región de Nizanda, Oaxaca, México. En la diagonal principal de los tres bloques se indica la riqueza de especies de cada comunidad (en *itálicas*). En cada bloque se presentan los resultados de la comparación entre pares de comunidades. Bloque superior: valores porcentuales del índice de Sørensen. Bloque intermedio: índice de diversidad beta de Whittaker. Bloque inferior: riqueza combinada de especies. Los diagramas muestran gráficamente las relaciones de similitud entre las comunidades; líneas más gruesas denotan mayor diferenciación florística; los círculos rellenos corresponden a las comunidades más mésicas y los abiertos a las más xéricas de la región. Sab = sabana, SBC = selva baja caducifolia, ME = matorral espinoso, MX = matorral xerófilo, SM = selva mediana (subcaducifolia y subperennifolia), BG = bosque de galería, VS = vegetación secundaria.

Comunidad	Sab	SBC	ME	MX	SM	BG	VS
Índice de Sørensen	Sab	189					
	SBC	14.2	443				
	ME	23.9	46.9	130			
	MX	8.7	17.7	14.7	74		
	SM	7.0	51.7	26.9	4.7	317	
	BG	7.0	20.5	21.7	6.9	29.3	105
	VS	9.7	10.6	5.6	2.4	5.5	15.3
Índice β de Whittaker	Sab	189					
	SBC	1.87	443				
	ME	1.79	1.62	130			
	MX	1.92	1.84	1.86	74		
	SM	1.93	1.59	1.76	1.95	317	
	BG	1.93	1.81	1.8	1.93	1.75	105
	VS	1.91	1.9	1.95	1.98	1.95	1.86
Riqueza de especies	Sab	189					
	SBC	590	443				
	ME	285	465	130			
	MX	252	475	190	74		
	SM	489	604	394	382	317	
	BG	284	497	212	173	369	105
	VS	268	508	216	164	398	183

mediana, porque a este par correspondió el valor más bajo de β_w , mientras que la combinación de las dos comunidades con menor α , el matorral xerófilo y el bosque de galería, mostró uno de los valores de β_w más altos.

7.3. Conclusiones

Las clasificaciones realizadas en este estudio, caracterizadas por una gran consistencia entre niveles taxonómicos, ponen de manifiesto que la diferenciación florística entre los tipos de vegetación de Nizanda no se restringe al nivel de especie. Por el contrario, se mantiene a través de la jerarquía taxonómica, alcanzando al menos el nivel de familia, revelando así un grado profundo de diferenciación. Este fenómeno puede ser explicado de varias maneras desde un punto de vista ecológico, pero sin duda es también plausible invocar explicaciones de tipo evolutivo y biogeográfico. Esta aseveración descansa en la idea de que la taxonomía debe reflejar la filogenia de los táxones, de manera que al ascender a través de la jerarquía taxonómica uno debería esperar relaciones de ancestría más lejanas (fig. 15) y por lo tanto orígenes biogeográficos más divergentes (Briggs, 1995).

Para ilustrar esta idea vale la pena mencionar que las SBC y las sabanas mexicanas parecen tener orígenes biogeográficos distintos. De hecho, en México las SBC más ricas en especies, así como las de mayor extensión geográfica, se ubican en la planicie costera del Pacífico, en el occidente del país (Lott & Atkinson, 2002). Hacia el sur del país y en la vertiente atlántica su extensión se reduce notablemente, excepto en la Península de Yucatán (Rzedowski, 1978; Pennington & Sarukhán, 1998). Por el contrario, las sabanas americanas son sistemas típicos de la vertiente atlántica, cuyos núcleos más importantes se localizan en América del Sur y en Centroamérica (Bourlière & Hadley, 1970; Eiten, 1986; Huber, 1987; Furley, 1999). Por ello, para poder entender a fondo el origen de la diferenciación florística en Nizanda es esencial considerar el carácter extraordinario de la confluencia de estos dos sistemas en una misma región.

La estructura de los dendrogramas obtenidos permite aproximarse a los factores causales de la diferenciación florística a distintos niveles. Por ejemplo, los grandes grupos formados al inicio de la clasificación (distancias de unión pequeñas) corresponden a las principales unidades de paisaje. En cambio, los subgrupos contenidos en ellos parecen estar asociados a otros

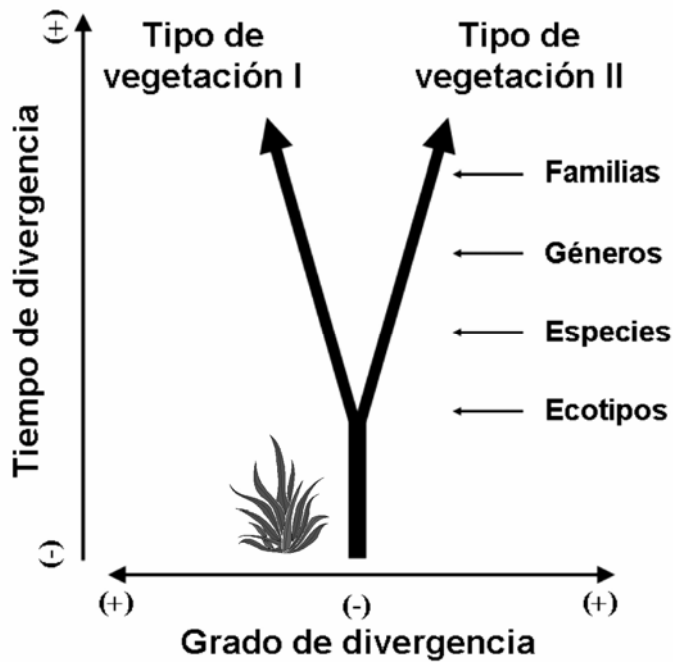


Fig. 15. Modelo hipotético del grado de diferenciación biológica entre dos comunidades que comparten un origen biogeográfico y que han permanecido aisladas durante periodos variables de tiempo. Las comunidades separadas durante un tiempo corto estarán conformadas por biotas muy similares que apenas diferirán en la presencia de ciertos ecotipos. En contraste, se espera que comunidades que han divergido durante mucho tiempo poseerán biotas que diferirán profundamente, incluso en la presencia de táxones de rango superior.

factores, como la orientación de ladera, la unidad topográfica (ladera altas o cañadas) o incluso la ubicación geográfica precisa (en la porción norte o sur de Nizanda) de los sitios donde fueron establecidas las parcelas. Estos análisis deberán guiar futuros estudios encaminados a dilucidar el papel de cada uno de estos componentes del ambiente en la diferenciación florística representada en Nizanda.

Una última derivación de los resultados de este estudio de caso, pero de ninguna manera la menos importante, es la confirmación de que una alta diversidad beta no necesariamente se traduce en una alta diversidad total o gamma (γ) de un sistema. Por ello, la comprensión cabal de esta última no puede conseguirse sin integrar la evaluación de las diversidades α y β (Arita & Rodríguez, 2001; Rodríguez & Vázquez, 2003).

8. Discusión general

La diversidad β es una abstracción conceptual que permite evaluar numéricamente el grado de diferenciación biológica. Sin pasar por alto la variedad de expresiones matemáticas propuestas para evaluarla y la necesidad de llegar a acuerdos más universales sobre ellas, es importante reconocer toda la variedad de agentes causales que hay detrás de los patrones de distribución de las especies en el espacio. Éstos incluyen desde tolerancias fisiológicas diferenciales entre las especies hasta divergencias en sus historias biogeográficas, pasando por eventos aleatorios, limitaciones en la dispersión y diferentes interacciones bióticas, entre otros. Además, es posible que se presenten sinergias entre algunas de estas causas, lo cual podría incrementar los valores de β en un sistema. La situación se complica aún más porque algunos de estos factores podrían, bajo ciertas circunstancias, limitar en lugar de promover el grado de diferenciación biológica. Aunado a esto, hay que considerar

que puede ser muy difícil, si no imposible, desenmarañar en su totalidad los determinantes de la diversidad β en estudios de campo. A pesar de esto, los estudios de caso presentados aquí muestran cómo ciertos análisis permiten aproximarse gradualmente a su comprensión.

En los estudios realizados en Nizanda la magnitud de la diferenciación biológica se evaluó de distintas maneras. En particular, el cálculo simultáneo del índice β_w y el IS fue muy productivo, porque los resultados mostraron que a pesar de que sus interpretaciones son casi recíprocas, su uso resultó ser complementario más que redundante. Por ello, los estudios basados en uno solo de estos índices podrían llegar solamente a interpretaciones limitadas. Por otra parte, los resultados también destacan la necesidad de integrar el análisis de la diversidad β a través del índice de Whittaker con la evaluación de las diversidades α y γ ; de hecho, no se debe olvidar que β surge de la relación que guardan entre sí estos dos últimos conceptos (Whittaker, 1972; Ricklefs & Schluter, 1993). Además, debido a su carácter adimensional, el valor de β carece de sentido en ausencia de las medidas de riqueza de especies. Así, se puede concluir que la gran diversidad regional registrada en Nizanda debe explicarse en términos de combinaciones de alfa y beta, pero sin perder de vista el aporte absoluto que cada comunidad hace al conjunto.

Los factores examinados en los cuatro estudios de caso son de varios tipos y se expresan a diferentes escalas, desde las propiedades del suelo, pasando por la elevación, la orientación de ladera y la separación espacial, hasta la historia biogeográfica. Aunque la selección de factores investigados se basó en un razonamiento acerca de cuáles factores podrían mostrar, y por lo tanto producir, la mayor variación en la región, de ninguna manera se puede afirmar que han quedado cubiertos todas las causas potenciales de diferenciación florística en el paisaje de Nizanda.

Los resultados de estos estudios muestran en conjunto que cada uno de los factores analizados explica en mayor o menor grado esta diferenciación. Por supuesto, las diferencias en este potencial explicativo son grandes y es claro que mientras algunos operan en el paisaje completo, otros tienen una influencia mucho más localizada. El reconocimiento de la sabana como el tipo de vegetación más distinto entre todos los demás permitió identificar al tipo de sustrato como el factor causante de la mayor diferenciación florística en el sistema. Sin embargo, también señaló el importante papel del fuego, factor que opera casi exclusivamente en la sabana, como generador de diferencias tanto en la composición como en las características biológicas de las plantas de este sistema.

Es interesante que la profundidad del suelo también parece ser el principal eje de diferenciación florística para la vegetación de los enclaves de vegetación xerofítica en los afloramientos de roca caliza. Esto significa que un mismo factor puede actuar a diferentes escalas, aunque sus efectos precisos sean algo distintos. En este sentido, llama la atención que si bien el tipo de roca fue determinante en la definición de los tipos de vegetación, como se discutió más arriba, es obvio que se presenta una sinergia entre el sustrato geológico y la profundidad del suelo, ya que el efecto del primero sólo fue notorio cuando estaba asociado a suelos someros. En concreto, cuando el suelo es somero, sobre las calizas expuestas se establece vegetación xerofítica, mientras que sobre las filitas se establece la sabana. La gran divergencia entre estas dos comunidades está claramente ilustrada por las gramíneas, pues mientras que las especies de Poaceae son dominantes en la sabana, en la vegetación xerofítica no se ha registrado ninguna especie de esta familia. Este patrón contrasta con el hecho de que en sitios con suelo más desarrollado se puede establecer la SBC, independientemente del tipo de roca, y las comunidades resultantes son tan semejantes en su composición que la clasificación numérica es incapaz de segregarlas. Esto significa que una vez que el suelo deja de ser limitante, el clima es el factor que determina la expresión vegetal de la región.

Un efecto similar fue hallado en relación con los gradientes de humedad edáfica. En los sitios más húmedos, particularmente a lo largo de los cursos de agua, se establece la vegetación más mélica; sin embargo, la vegetación de este hábitat tampoco es homogénea, ya que en sitios donde el suelo es menos profundo se encuentran la selva mediana subperennifolia, mientras que en la planicie de inundación, donde la profundidad de los suelos puede ser mucho mayor, ésta es reemplazada por un bosque de galería (Lebrija-Trejos, 2001; Pérez-García *et al.*, 2001).

Por otra parte, el primer estudio de caso mostró que en situaciones en las que el sustrato es homogéneo, otros aspectos topográficos también pueden ser causantes de diferenciación florística. En particular, dicho estudio mostró que diferentes combinaciones de altitud y orientación de la pendiente pueden estar asociadas a distintos contingentes florísticos, incluso sin que la vegetación muestre tal diferenciación en sus características estructurales (Gallardo-Cruz, 2004).

De forma complementaria al papel del ambiente físico en la diversidad β , la diferenciación observada al interior y entre los enclaves de vegetación xerofítica (estudio de caso II), así como en sitios con igual orientación (ladera N del Cerro Verde; estudio de caso I), constituyen fuertes indicios de que la separación espacial también juega un papel importante. La distancia es un factor complejo que engloba a otros que a su vez influyen en las probabilidades de establecimiento y permanencia de las especies. Por ello, hace falta profundizar en la investigación para entender mejor qué factores y procesos están detrás de la diferenciación espacial.

Un aspecto particularmente interesante de este trabajo es que los resultados sugieren que la heterogeneidad florística observada en Nizanda también está asociada a procesos históricos, ya que permite la coexistencia de contingentes florísticos con distintos orígenes biogeográficos. Por ejemplo, el último estudio de caso evidenció que la gran diferenciación florística entre comunidades se expresa en varios niveles taxonómicos, desde el específico hasta el genérico cuando el análisis se limita a la composición florística, y hasta el de familia cuando se cuantifica la frecuencia de los táxones en la vegetación. Las hipótesis biogeográficas relacionadas con la diferenciación florística deben ser examinadas a fondo en el contexto de la historia de esta flora (*e.g.* Rzedowski, 1991; Wendt, 1998; Cevallos-Ferriz & Ramírez, 2004) antes de poder extraer conclusiones más definitivas sobre ellas.

Un último aspecto que amerita reflexión se refiere a los varios significados que para este tipo de análisis tiene, por un lado, la información numérica sobre la riqueza, y por el otro, la información de las identidades taxonómicas. Es indudable que desde diversos puntos de vista no se puede conferir el mismo nivel de importancia a todas las especies. En particular, considerando las implicaciones de la diferenciación florística como sustento de acciones de conservación, es relevante saber qué tipo de especies aporta cada comunidad, ya que puede darse el caso de que alguna haga una contribución numérica considerable a una región, pero con especies de bajo interés biológico. En Nizanda esto sucede con la vegetación secundaria, la cual está constituida en gran medida por plantas introducidas (ruderales o malezas), cuya conservación debiera tener una baja prioridad; lo contrario sucede en algunas comunidades primarias, las que, a pesar de contar con pocas especies, situación ejemplificada por las comunidades xerofíticas de Nizanda, concentran muchas de las especies raras o endémicas de la región.

9. Conclusiones

La comprensión de los factores que causan diferenciación florística en la región de Nizanda es aún incompleta. Esto se debe en parte a la insuficiente información microambiental para las distintas unidades del paisaje, así como al desconocimiento de los aspectos dinámicos de sus correspondientes comunidades vegetales. No obstante, ahora se tiene una mejor idea de la gama de causas que pueden explicar la diversidad β regional. Por

ejemplo, una conclusión general derivada de estos estudios es que ningún factor es capaz por sí solo de generar la altísima diversidad γ de Nizanda, la cual se acerca al millar de especies de plantas. Asimismo, estos estudios permiten enfatizar que la variación de los factores que tienen efectos locales, como la profundidad del suelo, la orientación de ladera, la topografía y el régimen de disturbio, no sólo generan diferencias en los valores numéricos de β , sino que además reflejan una fuerte diferenciación biológica, en ocasiones tan profunda que hace sospechar que es muy antigua.

10. Agradecimiento

El trabajo de campo de los estudios aquí reseñados contó con la valiosa colaboración de numerosos estudiantes de la carrera de Biología en la Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México (UNAM) y de los pobladores de Nizanda, en particular de la familia Reyes-Manuel. Marco A. Romero asistió en la elaboración y manejo de la base de datos. En sus distintas fases, los estudios contaron con el apoyo económico de la CONABIO (FB214/G018, FB528/L085), el fondo sectorial SEMARNAT del CONACYT (Proyecto 2002-C01-0267) y la DGAPA-PAPIIT de la UNAM (IN221503).

Bibliografía

- Acosta-Castellanos, S. 1995. Introducción a la fitogeografía de Oaxaca. En: M.A. Vásquez-Dávila (Ed.). *Sociedad y Naturaleza en Oaxaca. La Tecnología Agrícola Tradicional*. Instituto Indigenista Interamericano, CONACyT e Instituto Tecnológico de Oaxaca. Oaxaca. 39-47.
- Arita, H. 1997. The non-volant mammal fauna of Mexico: species richness in a megadiverse country. *Biodiversity and Conservation*, **6**: 787-795.
- Arita, H. & P. Rodríguez. 2001. Ecología geográfica y macroecología. En: J. Llorente-Bousquets & J. J. Morrone (Eds.). *Introducción a la Biogeografía en Latinoamérica: Teorías, Conceptos, Métodos y Aplicaciones*. Las prensas de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México. México D. F. 63-80.
- Balvanera, P. 1999. *Diversidad beta, heterogeneidad ambiental y relaciones espaciales en una selva baja caducifolia*. Tesis de Doctorado (Ecología). UACPyP, Universidad Nacional Autónoma de México, México, D.F., 119 pp. Inédita.
- Balvanera, P., E. Lott, G. Segura, C. Siebe & A. Islas. 2002. Patterns of β -diversity in a Mexican tropical dry forest. *Journal of Vegetation Science*, **13**: 145-148.
- Barreto-Oble, D. 2000. *Análisis ecológico y distribucional de los anfibios y reptiles de la región de Nizanda, Istmo de Tehuantepec, Oaxaca*. Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México, 86 pp. Inédita.
- Beniston, M. 2000. *Environmental Change in Mountains and Uplands*. Oxford University Press, Nueva York.
- Bourlière, F. & M. Hadley. 1970. The ecology of tropical savannas. *Annual Review of Ecology and Systematics*, **1**: 125-152.
- Briggs, J. C. 1995. *Global Biogeography. Developments in Palaeontology and Stratigraphy 14*. Elsevier. Amsterdam.
- Brown, J.H. 1995. *Macroecology*. The University of Chicago Press, Chicago.
- Cevallos-Ferriz, S. R. & J. L. Ramírez. 2004. Bosquejo de la evolución florística. En: A. J. García-Mendoza, M. J. Ordóñez & M. Briones-Salas (Eds.). *Biodiversidad de Oaxaca*. Instituto de Biología, UNAM-Fondo Oaxaqueño para la Conservación de la Naturaleza-World Wildlife Fund, México, D. F. 87-104.
- Colwell, R. K. 2001. EstimateS, Versión 6.0b1. Programa de cómputo. University of Connecticut. <http://viceroy.eeb.uconn.edu/estimates>. (Consultada el 15-04-2004).
- Durán, E., L. Galicia, E. Pérez-García & L. Zambrano. 2002. El paisaje en ecología. *Ciencias*, **67**: 44-50.
- Eiten, G. 1986. The use of the term "savanna". *Tropical Ecology*, **27**: 10-22.
- Furley, P. 1999. The nature and diversity of neotropical savanna vegetation with particular reference to the Brazilian cerrados. *Global Ecology and Biogeography Letters*, **8**: 223-241.
- 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 en Biología. Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México. México, D.F. 79 pp. Inédita.
- Gallardo-Cruz, J. A., J. A. Meave & E. A. Pérez-García. 2005. Estructura, composición y diversidad de la selva baja caducifolia del Cerro Verde, Nizanda (Oaxaca), México. *Boletín de la Sociedad Botánica de México*, **76**: 19-35.
- García, E. 1988. *Modificaciones al Sistema de Clasificación Climática de Köppen (para Adaptarlo a las Condiciones de la República Mexicana)*. Editado por la autora. 4ª ed. México, D.F.
- Gaston, K. & T. Blackburn. 2000. *Pattern and Process in Macroecology*. Blackwell Science, Oxford.
- Gotelli, N. J. & G. R. Graves. 1996. *Null Models in Ecology*. Smithsonian Institution Press, Washington, D.C.
- Gray, J. S. 2000. The measurement of marine species diversity, with an application to the benthic fauna of the Norwegian continental shelf. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, **250**: 23-49.
- Halffter, G. & L. Arellano. 2002. Response of dung beetle diversity to human-induced changes in a tropical landscape. *Biotropica*, **34**: 144-154.
- Halffter, G. & E. Ezcurra. 1992. ¿Qué es la biodiversidad? En: G. Halffter (Ed.). *La Diversidad Biológica de Iberoamérica. Acta Zoologica Mexicana* (N.S.) Número especial: 3-24.
- Haslett, J. R. 1997. Mountain ecology: organism responses to environmental change, an introduction. *Global Ecology and Biogeography Letters*, **6**: 3-6.
- Huber, O. 1987. Neotropical savannas: their flora and vegetation. *Trends in Ecology and Systematics*, **2**: 67-71.
- Hugget, R. J. 1995. *Geocology: an Evolutionary Approach*. Routledge, Nueva York.
- Jongman, R. H. G., C. J. F. Ter Braak & O. F. R. Van Tongeren. 1995. *Data Analysis in Community and Landscape Ecology*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Lebrija-Trejos, E. E. 2001. *Análisis estructural de la vegetación ribereña en la región de Nizanda, Oaxaca, México*. Tesis de Licenciatura en Biología. Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México. México, D.F. 133 pp. Inédita.
- López-Olmedo, L. I. 2001. *Estructura y composición florística de las sabanas de la región de Nizanda y Chivela, Istmo de Tehuantepec (Oaxaca), México*. Tesis de Licenciatura en Biología. Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México. México, D.F. 74 pp. Inédita.
- Lorence, D. H. & A. García-Mendoza. 1989. Oaxaca, Mexico. En: D.G. Campbell & H. D. Hammond (Eds.). *Floristic Inventory of Tropical Countries: The Status of Plant Systematics, Collections, and Vegetation, Plus Recommendations for the Future*. New York Botanical Garden. Nueva York. 253-269.
- Lott, E. J. & T. H. Atkinson. 2002. Biodiversidad y fitogeografía de Chamela-Cuixmala, Jalisco. En: F.A. Noguera, J.H. Vega & M. Quesada (Eds.). *Historia Natural de Chamela*. Instituto de Biología. Universidad Nacional Autónoma de México, México, D. F. 83-97.
- Magurran, A. E. 1988. *Ecological Diversity and its Measurement*. Princeton University Press. Princeton.
- Moreno, C. E. & G. Halffter. 2001. Spatial and temporal analysis of alpha, beta and gamma diversities of bats in a fragmented landscape. *Biodiversity and Conservation*, **10**: 367-382.
- Mueller-Dombois, D. & H. Ellenberg. 1974. *Aims and Methods of Vegetation Analysis*. John Wiley & Sons, Nueva York.
- Olivero, A. M. & D. M. Hix. 1998. Influence of aspect and stand age ground flora of southeastern Ohio forest ecosystems. *Plant Ecology*, **139**: 177-187.

- Pennington, R. T., D. E. Prado & C. A. Pendry. 2000. Neotropical seasonally dry forest and Quaternary vegetation changes. *Journal of Biogeography*, **27**: 261-273.
- Pennington, T. D. & J. Sarukhán. 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 xerófitica en regiones mésicas: caracterización, análisis de su diversidad florística, e importancia en el mantenimiento de floras xerófiticas*. Tesis de Maestría en Ecología Básica. Universidad Nacional Autónoma de México. México, D. F. Inédita.
- Pérez-García, E. A. & J. A. Meave. 2005. Heterogeneity of xerophytic vegetation of limestone outcrops in a tropical deciduous forest region. *Plant Ecology*, **175**: 147-163.
- Pérez-García, E. A. & J. A. Meave. [En evaluación] Coexistence and divergence of tropical dry forests and savannas in southern México. *Journal of Biogeography*.
- Pérez-García, E.A., J. Meave & C. Gallardo. 2001. Vegetación y flora de la región de Nizanda, Istmo de Tehuantepec, Oaxaca. *Acta Botanica Mexicana*, **56**: 19-88.
- Peterson, A. T., J. Soberón & V. Sánchez-Cordero. 1999. Conservatism of ecological niches in evolutionary time. *Science*, **285**: 1265-1267.
- Pianka, E. R. 1994. *Evolutionary Ecology*. 5ª ed. Harper Collins College Publishers, Nueva York.
- Pineda E. & G. Halffter. 2004. Species diversity and habitat fragmentation: frogs in a tropical montane landscape in Mexico. *Biological Conservation*, **117**: 499-508.
- Primack, R. B. 1993. *Essentials of Conservation Biology*. Sinauer Associates, Inc. Sunderland.
- Ricklefs, R. E. 1992. *Ecology*. 3ª ed. Chiron Press, Nueva York.
- Ricklefs, R. E. & D. Schluter. 1993. Species diversity: Regional and historical influences. En: R. E. Ricklefs & D. Schluter (Eds.). *Species Diversity in Ecological Communities: Historical and Geographical Perspectives*. The University of Chicago Press. Chicago. 350-363.
- Rodríguez, P. & E. Vázquez Domínguez. 2003. Escalas y diversidad de especies. En: J.J. Morrone & J. Llorente Bousquets (Eds.). *Una Perspectiva Latinoamericana de la Biogeografía*. Las prensas de Ciencias, México, D.F. 109-114.
- Rodríguez-Contreras, V. 2004. *Distribución de las aves en Nizanda, Istmo de Tehuantepec, Oaxaca*. Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México, México D. F. 56 pp.
- Rzedowski, J. 1962. Contribuciones a la fitogeografía florística e histórica de México I. Algunas consideraciones acerca del elemento endémico en la flora mexicana. *Boletín de la Sociedad Botánica de México*, **27**: 52-65.
- Rzedowski, J. 1978. *Vegetación de México*. Limusa, México, D.F.
- Rzedowski, J. 1991. Diversidad y orígenes de la flora fanerogámica de México. *Acta Botanica Mexicana*, **14**: 3-21.
- Sánchez-Herrera, O. & G. López-Ortega. 1988. A theoretical analysis of some indices of similarity as applied to biogeography. *Folia Entomologica Mexicana*, **75**: 119-145.
- Sarukhán, J., J. Soberón & J. Larson-Guerra. 1996. Biological conservation in a high beta-diversity country. En: F. di Castri & T. Younés (eds.). *Biodiversity, Science and Development: Towards a New Partnership*. CAB International. Londres. 246-262.
- Schluter, D. & R. E. Ricklefs. 1993. Species diversity, an introduction to the problem. En: R. E. Ricklefs & D. Schluter (Eds.). *Species Diversity in Ecological Communities: Historical and Geographical Perspectives*. The University of Chicago Press. Chicago. 1-10.
- SPP. 1981. *Atlas Nacional del Medio Físico*. Secretaría de Programación y Presupuesto, México, D.F.
- 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.
- StatSoft, Inc. 1995. *Statistica for Windows*. Tulsa.
- Stoutjesdijk, P. H. & J. J. Barkman. 1992. *Microclimate: Vegetation and Fauna*. Opulus Press, Uppsala.
- Torres-Colín, R. 2004. Tipos de vegetación. En: A. J. García-Mendoza, M. J. Ordóñez & M. Briones-Salas (Eds.). *Biodiversidad de Oaxaca*. Instituto de Biología, UNAM-Fondo Oaxaqueño para la Conservación de la Naturaleza-World Wildlife Fund, México, D.F., 105-117.
- Turner, M. G. 1989. Landscape ecology: the effect of pattern on process. *Annual Review of Ecology and Systematics*, **20**: 171-197.
- Wendt, T. 1998. Composición, afinidades florísticas y orígenes de la flora arbórea del dosel de los bosques tropicales húmedos de la vertiente mexicana del Atlántico. En T.P. Ramamoorthy, R. Bye, A. Lot & J. Fa (compiladores). *Diversidad Biológica de México. Orígenes y Distribución*. Universidad Nacional Autónoma de México. México D.F., 581-664.
- Wilson, M. V. & A. Shmida. 1984. Measuring beta diversity with presence-absence data. *Journal of Ecology*, **72**: 1055-1064.
- Whittaker, R. H. 1972. Evolution and measurement of species diversity. *Taxon*, **21**: 213-251.
- Wright D. H. & J. H. Reeves 1992. On the meaning and measurement of nestedness of species assemblages. *Oecologia*, **92**: 416-428.

Capítulo V. Floristic differentiation in continental Neotropical limestone outcrops of southern Mexico and central Brazil: a Beta diversity approach.

Eduardo A. Pérez-García^{1*}, Anderson C. Sevilha², Jorge A. Meave¹ and Aldicir Scariot²

¹ *Departamento de Ecología y Recursos Naturales, Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México. Circuito Exterior s/n., Ciudad Universitaria, México, D.F. 04510, Mexico.*

² *Laboratório de Ecologia e Conservação, EMBRAPA Recursos Genéticos e Biotecnologia (CENARGEN). Brasília, D.F., Brazil.*

*Corresponding author: Departamento de Ecología y Recursos Naturales, Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México. Circuito Exterior s/n. Ciudad Universitaria, México, D.F. 04510, MÉXICO. Phone: +52 (55) 5622-4835. Fax: +52 (55) 5622-4828.

E-mail address: eapg@fciencias.unam.mx (E.A. Pérez-García).

Abstract

We studied the spatial arrangement of floristic diversity in two systems of limestone outcrops, located in two distant sites of the Neotropical realm: the region of Nizanda, S Mexico, and the Paranã Valley, Central Brazil. We addressed the question if their vegetation could display similar zonation, and we explored the relative effects of distance and an environmental gradient on α -, β - and γ diversities. The limestone outcrops at both sites are similar in size and in elevation, but strongly differ in between-outcrop distance by an order of magnitude. At each study site three individual limestone outcrops were selected; in each of them three plant communities along the edaphic gradient were distinguished (a xerophytic scrub and two tropical dry forests types, one of which had a more xeric character than the other), and sampled for structural variables and floristic composition in 100-m² plots. At both study sites, structural variables responded similarly to the edaphic gradient. Species density was larger in Nizanda for both α - and γ diversity, but the largest value of β diversity was obtained in Paranã. A larger β diversity was accounted for by the edaphic gradient rather than by a simple distance effect, with the interaction of both factors resulting in an even larger β diversity. Classification analyses by site showed larger floristic similarities between the two xerophytic communities than those existing between them and the more mesic forests. The spatial arrangement of diversity showed that both α - and γ diversities were smaller for the xerophytic communities. As hypothesized, the more extreme changes in community physiognomy were associated with larger β diversity values.

Key words: Alpha diversity; Gamma diversity; Landscape heterogeneity; Rupicolous plants; Species turnover; Tropical dry forest.

Introduction

A major goal in conservation biology is the protection of the largest possible number of species in areas which may be, in some cases, relatively small. To this end, knowledge of the spatial arrangement of biodiversity may be crucial (Arita and Rodríguez, 2001), since a large gamma (γ) diversity may result from different combinations of their alpha (α) and beta (β) components (Whittaker, 1960; Felfili and Felfili, 2001).

At the landscape level, strong differences in species composition may exist between plant communities, even when those communities involved occur under the same climatic regime (Prance, 2006). The underlying reason is that plants tend to respond individually to local variations in topography, surface lithology, and soil depth, among other factors (Balvanera et al., 2002). Variations in water availability between the various patches of a landscape may be more important in those systems dominated by tropical dry forest (TDF) than in those where tropical rain forest prevails (Trejo and Dirzo, 2002).

A further feature that makes TDF of particular interest is that, unlike those forests typical of the almost continuous humid areas in the Neotropics (from Amazonia to the Mexican Atlantic watershed; Hartshorn, 2002), TDF regions of this realm are more discontinuous (Fig. 1), and the largest areas of this vegetation type are geographically very distant (Miles et al., 2006). Habitat continuity allows species to disperse across large distances of biogeographic scale (Cox, 2001). This is relevant because it appears that Mesoamerican tropical rain forests represent a relative new evolutionary subset derived from the Amazonian species pool (Wendt, 1998), although for the TDF this is not necessarily true, as this forest type may have a diverging evolutionary history (Gentry, 1995; Cevallos-Ferriz and Ramírez, 2004; Becerra, 2005).

Throughout the TDF biome various vegetation types can coexist (Lott and Atkinson, 2006) even in small areas, due to local variations in water and nutrient availability (Pérez-García et al., 2001). Such variability encompasses a complex array of plant communities ranging from dense, large biomass and relatively tall riparian forests, through several types of savanna and deciduous scrub, to open, sparse, xerophytic vegetation typical of limestone outcrops. In particular, this latter vegetation type is of special interest, given its noticeable share of endemic species that are absent from the surrounding vegetation (Borhidi, 1996; Silva and Scariot, 2003, 2004a, b). Another feature of this vegetation is its azonal character (Ehrendorfer, 1962, cited in Major, 1988; Pérez-García and Meave, 2004).

Despite the biological importance and the particular ecological conditions of these rocky systems, few studies have examined their characteristics in detail. An example is found in the work of Borhidi (1996), who described seven plant associations on limestone outcrops (*mogotes*) in Cuba. He distinguished two different *mogote* forest types: one typical of the deeper soils of piedmonts, and the other growing on bare rock; besides, among non-forest vegetation he recognized monocot-dominated (with Bromeliaceae and *Agave*), and shrub-dominated

communities. The presence of succulent plants, such as *Agave* and columnar or liana-like cacti, epiphytes, and water storing trees with barrel-shaped trunks are characteristic of the extremely dry and hot habitats of these limestone outcrops. A similar vegetational differentiation was found by Pérez-García and Meave (2004) in limestone outcrops systems located in the Isthmus of Tehuantepec region (Oaxaca, S Mexico). They described three different plant communities based on their physiognomy; two of them corresponded to different types of forest communities possessing a continuous canopy. The differentiation between them was based on the fact that each is associated to a different substrates; one of them grows on the exposed limestone bedrock, and the other develops on continuous and deeper soils.

Restrictions for plant growth and the consequent ecological specialisation of their flora are general attributes of rock outcrop vegetation (Palvetic and Trinajstic, 1997; Barthlott and Porembski, 2000). This phenomenon can be explained in terms of soil discontinuity and soil volume reduction on the outcrops; these traits often generate gradients of decreasing humidity and nutrient availability towards hilltops. Therefore, in comparing sets of vegetation samples, one may expect that larger physiognomical differences will be associated with a large floristic turnover (β diversity). In turn, when large physiognomic differences occur in combination with large between-sample distances, which may bring about dispersal limitations, it is reasonable to expect an even higher β diversity.

Due to the biogeographic discontinuity of the TDF biome throughout the Americas, those communities located at opposite ends of its distribution hardly share any species; this differentiation is particularly evident for mature forest species (Lott and Atkinson, 2006). Given such transcontinental floristic differentiation, it is unclear whether systems of limestone outcrops located in far-apart locations within this region display similar vegetation arrangements. The study of such patterns may be useful in exploring the hypotheses about β diversity stated above. Therefore, having identified two distant systems of limestone outcrops in the Americas (southern Mexico and central Brazil), our goal was to make a comparison between them and to answer the following questions: What is the contribution of α - and β diversity to γ diversity in these limestone outcrops? and, Which environmental factor, i.e. the edaphic gradient or the spatial separation (distance), is more strongly associated with a larger floristic differentiation?

Material and methods

Study areas

The study was conducted in two localities of the Neotropical dry forest region far apart from each other, with the shortest distance between them being $\approx 6,200$ km (Fig. 1).

a) Nizanda (Oaxaca), Mexico. The site is located on the Pacific slope of the Isthmus of Tehuantepec (Fig. 1). The regional climate is highly seasonal, warm and sub-humid, with a mean annual temperature of 26°C . Annual precipitation (mean ≈ 1000 mm) concentrates from August to

November (Pérez-García and Meave, 2004). A published vascular plant checklist for this region includes 746 species (Pérez-García et al., 2001), although an updated inventory comprises over 900 species. The prevailing vegetation type is a low stature, tropical dry forest (*selva baja caducifolia*, after Miranda and Hernández-X., 1963), with a mean canopy height of *ca.* 7 m. Maximum elevation at the three studied limestone outcrops ranges between 250 and 350 m a.s.l. These outcrops, are relative small and with a low altitude (Table 1), and have an east to west alignment and are separated from each other by narrow ravines cut by seasonal streams (Pérez-García and Meave, 2004).

b) Paranã River basin, Brazil. The location of this site is central Brazil, Goiás state (Fig. 1). The Paranã River basin (hereafter Paranã only) has a S to N orientation, and its elevation ranges from 400 to 600 m a.s.l. This valley is surrounded by high plateaus exceeding 1000 m. Regional climate is warm, with a mean annual temperature of 24°C, and an average total annual precipitation of 1500 mm (Silva and Scariot, 2003, 2004a, b). Rainy season concentrates in five months between spring and summer (Scariot and Sevilha, 2005). Seasonally dry tropical forest (*floresta estacional decidual* or *mata seca*) is the predominant natural vegetation type, with a canopy height of around 20 m; this community may thus be classified as medium-height tropical deciduous forest, *sensu* Miranda and Hernández-X. (1963). The three limestone outcrops studied at Paranã form part of São Domingos municipality (Goiás State), and are located in different cattle farms each (Table 1): Fazenda São José (Silva and Scariot, 2004a), Fazenda São Vicente (Silva and Scariot, 2004b), and Fazenda Canadá (Silva and Scariot, 2003).

All studied limestone outcrops are well conserved, which is undoubtedly due to their rocky nature and to their very irregular topography. In contrast, one major difference between the two systems is the spatial separation between the limestone outcrops. The largest between-limestone outcrop distance in the Mexican locality is ≈ 2.0 km, whereas outcrops in Brazil are separated by distances as large as ≈ 84 km. For the two systems plant surveys were available (Silva and Scariot, 2003, 2004a, b, Pérez-García and Meave, 2004), but for the Brazilian LO the floristic list are only for trees.

Vegetation sampling

In each individual limestone outcrop at both localities we distinguished and sampled three plant communities. The first one occurs on the piedmonts where soil is continuous and relatively deep (> 50 cm), and was referred to as tropical dry forest on soil (TDF_S). Following the topographic gradient a second forest type is found, which is established on the exposed limestone matrix and named tropical dry forest on bare rock (TDF_R). According to Pérez-García and Meave (2004), these two forests are not only floristically different (the TDF_S being richer in species), but they also differ in physiognomical attributes, such as a larger occurrence of trees with water-accumulating stems in the TDF_R. The third community, restricted to outcrop tops and scarps with

exposed limestone, was classified as xerophytic scrub (XS) due to its discontinuous canopy and the low stature (< 4 m) of the woody stratum (Fig. 2). The area occupied by each community depends on the hardness of the limestone rock and on the abruptness of its topography. In the studied limestone outcrops the two forest communities have a widespread occurrence, while the xerophytic scrub has a narrower and more patchy distribution. The small extent of this latter community determined the use of small-sized sampling units.

Vegetation was sampled in 10 × 10 m plots, in which we recorded all individuals ≥ 1 cm DBH (upper stratum), rooted within the plot. A lower stratum was sampled in five 2 × 2 m subplots placed at each corner and in the centre of the plot; this stratum included woody plants and herbs ≥ 30 cm tall but < 1 cm DBH, globose cacti ≥ 5 cm in diameter, and terrestrial rosettes and colonial plants (individual or colonial cover ≥ 20 cm in diameter). In Paranã, only one plot by vegetation type was taken in each limestone outcrop, resulting in a total of nine plots (1 plot by community × 3 communities × 3 limestone outcrops), whereas in Nizanda three plots were taken by community, giving 27 in total (3 plots by community × 3 communities × 3 limestone outcrops). Within the plots, cover (two diameters) and height of each individual plant were measured, and its identity recorded, and for upper stratum plants DBH were also measured. The high frequency of clonal plants in the lower stratum prevented the counting of individuals and therefore density values were calculated for the upper stratum only.

Based upon the most frequent species by community and by site, we identified probable ecologically equivalent species. To this end we considered both species actually encountered in our samples, and those reported in the published checklists (Pérez-García et al., 2001; Silva and Scariot, 2003, 2004a, b; Scariot y Sevilha, 2005). Ecological equivalence was assessed according to similar habitat preferences, taxonomic identities, and morphological attributes. Among the latter, we took into consideration the natural variability in the vegetation of the two study systems, as trees in Paranã may be twice as big as those at Nizanda. In addition, we used morphological criteria such as trunk thickness, relative softness of the wood, plant height, leaf morphology, and presence of spines.

Data analysis

A binary (presence-absence) data matrix of species distributions for each of the two studied sites was constructed. With these matrices we were able to arrange the samples in several ways in order to evaluate the effect of plot location on species density and overall β diversity of these systems. Because vegetation sampling at each site involved three different communities and three separate limestone outcrops (LO), samples were taken in groups of three (which we called triplets). Each triplet included one of three possible combinations: (1) all samples from the same community but from different LO, (2) one sample from each community, all from the same LO, and (3) one sample from each community, each from a different LO.

For each triplet we calculated Whittaker's beta diversity index (β_W , Whittaker, 1960; Wilson and Shmida, 1984), as follows:

$$\beta_W = \gamma/\alpha$$

where γ is total number of species for the triplet, and α is mean species density by plot. Indices were calculated only for plots located in the same site, but not for groups involving both Mexican and Brazilian plots.

In order to evaluate a distance-related effect on β_W , we calculated this value for each triplet of plots from the same community (either TDF_S, TDF_R or XS), but with each plot coming from a separate limestone outcrop, i.e. first triplet combination described above (Fig. 3, exemplified by plots labelled with number 1). Because of the limited sampling intensity in Paranã (only three plots by community), we were able to calculate β_W only once for each community. In contrast, the larger number of plots by community in Nizanda enabled us to obtain several values for β_W , which allowed to calculate a mean (± 1 S.E.) value (in the tables of Results the number of triplets used for its calculation is indicated). In all cases, each plot was used only once in calculating each value of this index.

To evaluate the effect of the environmental gradient on β_W we used triplets of plots each from a different community but all from the same LO, i.e. second triplet combination described above (Fig. 3, exemplified by plots labelled number 2). In addition, we assessed the combined effect of distance and environmental gradient on β_W , which required using triplets of plots both from different communities and different LO, i.e. the third above-described combination (Fig. 3, exemplified by plots labelled number 3). Again, plots were used only once in each calculation. The smaller number of plots in Brazil prevented us from comparing the spatial configuration of diversity within the same community and same LO.

The sampling plots of Nizanda were numbered 1 to 3 for each community. In the comparisons between LOs or between communities, only plots bearing the same number were compared. The basic scheme of triplet construction is illustrated in Table 2; the arrangement shown includes of all of the Paranã samples, while it exemplifies the set of triplets containing all plots numbered 1 for Nizanda. For this latter site, subsequent calculations of β_W were done by using the same order, changing only plot number.

Discrimination of the magnitude of the effects of distance and the environmental gradient in limestone outcrops required examining the between-site differences of mean β_W values calculated for different sets of triplets. Absolute differences, however, may not be comparable, as they would reflect the magnitude of the original β_W values rather than that of their difference. Therefore, we expressed these differences as percentages, as follows:

$$\% \text{ difference} = [1 - (\beta_{WS} / \beta_{WL})] \times 100$$

where β_{WS} is the smaller and β_{WL} is the larger value being compared. According to this

procedure, estimated percent differences were always either positive, or zero when the two compared values of β_w were identical.

We performed numerical classifications of the samples of each site using Ward's (minimum variance) clustering method, with Euclidean distances as measure of dissimilarity (Kent and Coker, 2003), using the STATISTICA software (StatSoft Inc., 1995).

Results

Quantitative structure

Total number of recorded species in the twenty-seven 100 m² plots from Nizanda was 211, whereas in the nine equal-sized plots from Paranã total richness was 78. At both study sites, TDF_S had the largest mean species density, and this was always followed by TDF_R, with the lowest values corresponding to XS (Table 3). Overall, plots from Nizanda were more diverse than those from Paranã, but this was particularly noticeable for the two xerophytic communities (i.e. the TDF_R and the XS). In contrast, the partitioning of species density values by stratum (upper and lower) did not produce any clear pattern, neither between sites nor between communities. Mean contribution of the upper stratum to total species density by plot was 60%, while the contribution of the lower one was 57%. This means that on average each stratum harbours exclusively ca. 40% of the total species density, implying a strong complementarity (given by the shared species) between-strata.

Total plant cover was lowest in XS. This is consistent with the sampling criterion based on the physiognomic distinction between communities. However, according to the same criterion no differences between the two forest types could be predicted, as both are characterized by a continuous tree cover. TDF_S cover was in both sites around 75% larger than that of TDF_R, implying that in absolute terms in the TDF_S there is virtually an additional layer of foliage (100% extra of plant cover). As expected, in both forest types and at both sites, the upper stratum made the largest contribution to total cover. The similarity between total cover of TDF_S in the two sites was remarkable (405% and 407% for Nizanda and Paranã, respectively), which was not the case for XS, as the value for Nizanda was 1.6 times that of Paranã (Table 3). Similar decreasing trends from TDF_S to XS were observed for basal area and density, with two important exceptions: a much larger basal area (0.66 m²/100 m²) for the TDF_R of Nizanda, and a low density for the TDF_S of Paranã. In fact, density values for both forests types in Paranã were considerably smaller than their Nizanda counterparts (Table 3).

Floristic differences between the two study systems

Due in part to environmental differences, but mainly to the large geographical separation between the two sites, there are practically no coincidences between the two systems at the species level

(Table 4). *Tabebuia impetiginosa* (Mart. ex DC.) Standl. is a noteworthy exception; this species is important in Paranã according to its frequency and structural contribution (Silva and Scariot, 2004a, b), and it is also a common tree in the TDF_S of Nizanda (Pérez-García and Meave, 2004). Some taxa were found in Paranã's outcrops but not in those of Nizanda, although in the latter region they occur but are restricted to moister communities such as riparian forests or higher-elevation moist forests. This is the case of the species *Guazuma ulmifolia* Lam., *Celtis iguanaea* (Jacq.) Sarg., and *Ficus insipida* Willd., and of the genera *Aspidosperma*, *Astronium*, *Cecropia*, and *Sapium*. In fewer cases some shared genera were frequent in the TDF of Nizanda, either on the limestone outcrops or beyond them: *Casearia*, *Cordia*, and *Heliocarpus*. No species were shared between the xerophytic communities of the two localities, although we found several genera common to both, such as *Hechtia*, *Cnidoscolus*, *Ficus*, *Jatropha*, and *Pseudobombax*. Their corresponding species were taken as potential ecological equivalents, given the uniqueness of the habitats where they grow, and their morphological convergences (Table 4).

Spatial arrangement of limestone outcrop diversity

a) Same community, different limestone outcrop

At the two sites, when triplets of plots located in the same community but in separate LO were analysed, XS plots had the lowest γ diversity (average for Nizanda: 21 species; total for Paranã: 15 species). Gamma diversity by triplet was intermediate in TDF_R (average for Nizanda = 55.0; total for Paranã = 36), and highest in TDF_S (average for Nizanda = 87.3; total for Paranã = 51). The same pattern was also true for α diversity values in the three communities at the two sites (Table 5).

b) Between communities

At the two study sites, mean γ diversity by triplet for plots located in different communities (62.9 and 39.3 species in Nizanda and Paranã, respectively) was larger than the corresponding mean value for plot triplets sharing community (Nizanda = 54.4 and Paranã = 34 species). Particularly, γ diversity for triplets of plots located in different communities was slightly larger for plots coming from separate LO than for those located in the same one (Table 5).

The analysis of plot triplets located in different communities (i.e. along the edaphic gradient) and in separate LO produced larger mean β diversity values (Nizanda = 2.60; Paranã = 2.73), than the corresponding ones for plots differing in community but not in LO (Nizanda = 2.54; Paranã = 2.63). All these values, including their averages, were larger than mean β diversity obtained for triplets sharing community but differing in LO (Nizanda = 2.12; Paranã = 2.42; Table 5).

Comparison of β_w of triplets located in the same community with those located in a different one (but always from separate LO) allowed to assess the effect of environmental gradient upon this index. As expected, this comparison produced very large differences: for Nizanda the percent difference was 18.5% ($\beta_w = 2.60$ for triplets differing in community vs. $\beta_w = 2.12$ for triplets located within the same community), while in Paranã the percent difference was 11.4% (between the corresponding $\beta_w = 2.73$ and $\beta_w = 2.42$). These percent differences contrasted strongly with those obtained from the comparison of triplets always differing in community, but located either in the same LO or in a different one. For Nizanda this percent difference was 2.31% (between respective values of $\beta_w = 2.60$ and $\beta_w = 2.54$ for triplets located in different and the same LO), and 3.7% for Paranã (between the corresponding β_w values of 2.63 and 2.42). These results indicate a relatively small effect of the spatial separation, and of the same order of magnitude at both sites (< 1 percent points), whereas the effect of the edaphic gradient, despite being also of the same order of magnitude, was larger in Nizanda than in Paranã (> 7 percent points).

Classification analysis

The dendrograms resulting from the classification of plots based on their floristic composition showed two clearly distinct groups in the two study sites, at a linkage distance of 12 for Nizanda, and of 7 for Paranã. In both cases, one of these groups comprised all TDF_S plots, and the other included all plots from the two xerophytic communities. The separation of the TDF_S group is in complete agreement with the original vegetation categorisation; however in neither case it was a very homogeneous group, as between-sample similarity was rather low (Figs. 4 and 5). In contrast, XS samples displayed larger similarities between them, and therefore they grouped at smaller linkage distances. For Nizanda a partial differentiation between TDF_R and XS samples was observed (Fig. 4), a situation which was not true in the case of Paranã (Fig. 5).

Discussion

Quantitative structure

The LO of Nizanda have a larger species density than those of Paranã, since they had not only a higher mean α diversity, but also a larger γ diversity. The fact that diversity is larger at Nizanda is not surprising, because the Mexican TDF biome is recognised to include many highly diverse communities (Gentry, 1995; Trejo and Dirzo, 2002; Gallardo-Cruz et al., 2005). However, it was difficult to make an equally clear prediction for species density of XS and TDF_R, given the scarce knowledge available for these two xerophytic communities. For Nizanda's XS we were able to estimate its total richness (74 species, including those shared with other communities; unpublished data). Also, for XS both a large diversity and a high structural importance of

monocotyledons have been observed (Pérez-García and Meave, 2004); unfortunately we lack information to attempt similar comparisons with other localities.

For the TDF of Paranã a complete regional species survey is not yet available, although there are indications that this region also harbours a large floristic diversity (total richness ca. 496; A. Scariot and A. Sevilha, unpublished data). In fact, the TDF that grows on plain areas in the same region is more diverse than that growing on LO (Ivanauskas and Rodrigues, 2000; Scariot and Sevilha, 2005). The existing information on species richness for Paranã's LO refers basically to canopy trees ($DBH \geq 5$ cm; Silva and Scariot 2003; 2004a, b; Scariot and Sevilha, 2005). Therefore, we cannot estimate with precision the total species richness in this system, a limitation which is particularly true for xerophytic communities.

Some factors may explain the lower species densities of Paranã with respect to Nizanda. The first one is the much shorter distance from Nizanda to the sea, both from the Gulf of Mexico and the Pacific Ocean, a circumstance which results in a frequent exposure to humid winds at this locality (Romero-Centeno and Zavala-Hidalgo, 2003). This may be the reason for the profuse growth of soil-drought resistant plants, despite their vulnerability to atmospheric drought (e.g. some Bromeliaceae and Orchidaceae). The presence of plants of this kind is frequent in LO of Cuba, which are relatively closer to the sea. A biogeographic effect on this floristic similarity due the geographic proximity of Cuba and Mexico may not be the best explanation, because the biogeographic origin of the Cuban flora is more complex than the result of such vicinity (Borhidi, 1996). Nevertheless, the proximity to the coast alone does not explain the abundance of epiphytes in the LO of Nizanda, as illustrated in the surrounding TDF beyond LO, or further West on the Oaxacan coast, near Huatulco, where a considerably taller TDF has a very low epiphyte density and diversity (Salas-Morales et al., 2003).

A second explanation may be related to the fact that species richness is a function of the number of sampled individuals (Magurran, 2004), leading to the argument that the lower density observed in the TDF_S of Paranã is responsible for it being poorer than that of Nizanda. However, this explanation is not supported by our results, given that the TDF_R of Paranã had more individuals but less species than the TDF_S in the same locality (Table 3); a pattern of low species density in this forest type was recorded for TDF all over the Paranã valley (Scariot and Sevilha, 2005).

A third possible explanation may be related to the geographic location of Nizanda and its relative proximity to the large arid regions of central Mexico. This situation may result in an abnormal increase in the number of xerophytic species occurring on the outcrops, a phenomenon also observed in some granite outcrops or inselbergs (Porembski et al. 1995). There is some evidence supporting this possibility, as illustrated by some xerophytic species such as *Jatropha oaxacana* J. Jiménez-Ram. et R. Torres and *Echeveria acutifolia* Lindl., which are shared between the LO of Nizanda and the arid Tehuacán Valley in central Mexico. Nonetheless, the unequal

floristic knowledge available for our study sites in Mexico and Brazil precludes drawing a definite conclusion about this factor.

The structural values calculated for all forest communities at both sites fall within the reported range for other TDF localities (Gentry, 1995; Trejo and Dirzo, 2002; Gallardo-Cruz et al., 2005). The largest basal area was found in the TDF_R of Nizanda, but this figure could be strongly influenced by plants capable of storing water in their stems (pachycauls), and thus it may not represent proper wood (Pérez-García and Meave, 2004). Therefore, the largest woody basal area may actually be that observed for the TDF_S of Paranã, where the biggest trees were present. The recorded basal area in this study was larger than the value previously reported for these limestone outcrops as a whole, without distinction between communities (Silva and Scariot, 2003, 2004a, b), but the large value of Paranã recorded here was accounted for to some extent by a single individual of *Cavanillesia arborea* (Willd.) K. Schum. having a DBH of 89 cm. This exemplifies the extent to which the presence of a pachycaul plant may lead to a magnification of basal area.

Spatial arrangement of floristic diversity

On average, a larger β diversity was observed along the edaphic gradient at both sites, but in association with longer between-outcrop distances (i.e. in Paranã), species turnover was even larger. Moreover, the more extreme physiognomy (from the tallest vegetation to the most open xerophytic scrub) observed in Paranã coincided with the largest mean β diversity ($\beta_W = 2.73$). Nevertheless, it is noteworthy that the largest individual β diversity value by triplet was found for the TDF_R of Paranã ($\beta_W = 3.00$). In Nizanda, this community is very heterogeneous in species composition (e.g. its mean β diversity has the largest standard error). This variability encompasses dense thickets of the columnar cactus *Neobuxbaumia scoparia* (Poselg.) Backeb., patches of *Plumeria rubra* L., or of the lithophytic *Ficus* trees (Moraceae). Also, the associated arrays of understory plants are very different, including mats of clonal monocots like *Anthurium nizandense* Matuda (Araceae), *Agave nizandensis* Cutak (Agavaceae), *Cyrtopodium macrobulbum* (La Llave et Lex.) G.A. Romero (Orchidaceae). Unfortunately, we lack sufficient information to draw stronger conclusions about the very high β diversity in the TDF_R of Paranã.

At the two sites, both α - and γ diversities were smaller for the xerophytic communities, particularly for the XS. Consequently, a clear pattern may be generalised of species reduction towards the more stressing environments. Contrastingly, we did not find an equally clear pattern for β diversity: only in Nizanda there was a reduction in β diversity in the xerophytic communities, unlike the case of Paranã. Moreover, the observed values of α and β diversity were not clearly related with each other. Again both in Nizanda and Paranã, the percent differences in β diversity associated to the distance effect were relatively small. This is particularly relevant because between-outcrop distances in Paranã were one order of magnitude larger than those at

Nizanda. Apparently, small β_w values related to geographical distance are common; for example, in the Brazilian Cerrado β diversity between adjacent communities is very low, and it is necessary to travel across huge distances before observing a significant floristic differentiation, except when soil differences exist (Felfili and Felfili, 2001). Nonetheless, in a TDF of western Mexico Balvanera et al. (2002) found contrasting evidence, as distance turned out to out-weight the edaphic gradient. We may thus argue in favour of the possibility of a trade-off between distance and magnitude of the environmental gradient as determinants of β diversity, although further information on the relative effects of both factors on between-community floristic differentiation is needed in order to achieve sounder conclusions.

Implications for conservation

The exclusive component of the xerophytic communities stands out given their particular morphological attributes, and their high level of endemism (Torres-Colín, 1989; Pérez-García and Meave, 2004; Silva and Scariot, 2004a). Indeed, the high level of endemism observed in the LO matches to the known patterns for Mexican arid zones (Rzedowski, 1962, 1991). For the LO of Nizanda several endemic species have been recorded, such as *Agave nizandensis*, *Barkeria whartonia* (C.Schweinf.) Soto Arenas, *Cephalocereus nizandensis* (Bravo & T.MacDoug.) Buxb., *Encyclia nizandensis* Pérez-García & Hågsater, and *Solandra nizandensis* Matuda (Pérez-García et al., 2001). Similarly, new species of *Aspidosperma*, *Commiphora* and *Luetzelburgia* have been discovered recently in the LO of Paranã (Scariot and Sevilha, 2005). In the two dendrograms formed with the classification for both sites (Figs. 4 and 5), those mixed groups that include both samples from TDF_R and XS demonstrate that these communities have more species in common than those they share with TDF_S, despite the intermediate structural character of the TDF_R. Therefore, we may conclude that the xerophytic component of the LO has its own identity, rather than being an impoverished species subset of TDF_S.

An important conclusion derived from this study is that for LO systems, or for other systems with similar spatial configurations of their diversity, species density may not necessarily be the best criterion to establish a protected area. Among the three communities studied by us, TDF_S had the largest mean α - and γ diversity values regardless the site, but these quantities were not matched by the largest β_w value. In contrast, the mean larger beta diversity values were obtained from assessment between communities with most dissimilar physiognomies. One implication of this finding, underlying the concept of β diversity, is that the larger is β diversity, the greater is the overall biological differentiation. Very limiting habitats sites are often poorer in species and thus make a smaller contribution to total gamma diversity of a region. However, the most specialised adaptations tend to concentrate in them, and they sometimes represent the only habitats for relictual species (e.g. *Phragmipedium xerophyticum* and other rupicolous plants; Pérez-García and Meave, 2004). Consequently, the incorporation of habitats into conservation schemes generally results in an increased diversity of life- and growth form patterns, leaf

morphology, ecological dispersal mechanisms, and ultimately, of evolutionary lineages (Chain-Guadarrama, 2005; López-Olvera, 2005; Pérez-García and Meave, 2006). Therefore, a conservation strategy uniquely aimed at maximising species richness while disregarding species identities may be detrimental for the conservation of sets of species with an important biological value.

More studies providing detailed evaluations of the floristic similarities and differences between Neotropical LO are required. Particular interest should be paid to assess the role of these systems as seed sources, either for the regeneration of disturbed communities at present (Silva and Scariot, 2004b), or before a situation of longer-term climatic change (see Pennington et al., 2000; Prance, 2006). In any case, the conservation of LO will rely upon the amount of knowledge that we can gather for these systems, since important attributes for their conservation, such as their large share of endemic species, may not be perceived at first look.

Acknowledgements

The Mexican Commission for Biodiversity (CONABIO - G018 and L085) and the National Council for Science and Technology (CONACYT-SEMARNAT-C01-0267) financed field work in Mexico and the first author's travel to Brazil. Field work in Brazil was supported by EMBRAPA-CENARGEN. P. Guadarrama, O. Núñez, N.F. Barbosa, A.R. Oliveira, and the peoples of Monte Alto and Nizanda, particularly the Carmelito's and Reyes-Manuel families helped during field work, and Y. Martínez, A. Bonesso Sampaio, M.A. Romero, and I. Sánchez-Gallén assisted in the laboratory work. CONACyT and DGAPA-UNAM awarded graduate scholarships to E.A.P.-G.

References

- Arita, H., Rodríguez, P., 2001. Ecología geográfica y la macroecología. In: Llorente-Bousquets, J., Morrone, J.J. (Eds.), *Introducción a la Biogeografía en Latinoamérica: Teorías, Conceptos, Métodos y Aplicaciones*. Las Prensas de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México. México, D.F., pp. 63-80.
- Balvanera, P., Lott, E., Segura, G., Siebe, C., Islas, A., 2002. Patterns of β -diversity in a Mexican tropical dry forest. *J. Veg. Sci.* 13, 145-158.
- Barthlott, W., Porembski, S., 2000. Vascular plants on inselbergs: Systematic overview. In: Porembski, S., Barthlott, W. (Eds.), *Inselbergs: Biotic Diversity of Isolated Rock Outcrops in Tropical and Temperate Regions*. Ecological Studies, Vol. 146. Springer-Verlag, Berlin, pp. 103-116.
- Becerra, J.X., 2005. Timing the origin and expansion of the Mexican tropical dry forest. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*, 102, 10919-10923.
- Borhidi, 1996. *Phytogeography and vegetation ecology of Cuba*. Akadémiai Kiadó, Budapest.
- Cevallos-Ferriz, S.R., Ramírez, J.L., 2004. Bosquejo de la evolución florística. In: García Mendoza, A.J., Ordóñez, M.J., Briones-Salas, M. (Eds.), *Biodiversidad de Oaxaca*. Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México, Fondo Oaxaqueño para la Conservación de la Naturaleza and World Wildlife Fund. México, D.F., pp. 87-104.
- Chain-Guadarrama, A., 2005. Síndromes de dispersión en el mosaico vegetacional de la región de Nizanda (Oaxaca), México. B.Sc. thesis, Universidad Nacional Autónoma de México, México, D.F.
- Cox, B., 2001. The biogeographic regions reconsidered. *J. Biogeogr.* 28, 511-523.
- Felfili, M.C., Felfili, J.M., 2001. Diversidade alpha e beta no cerrado sensu stricto da Chapada Pratinha, Brasil. *Acta Bot. Bras.* 15, 243-254.
- Gallardo-Cruz, J.A., Meave, J.A., Pérez-García, E.A., 2005. Composición y diversidad de la selva baja caducifolia del Cerro Verde, Nizanda (Oaxaca), México. *Bol. Soc. Bot. Méx.* 76, 19-35.
- Gentry, A.H., 1995. Diversity and floristic composition of Neotropical dry forests. In: Bullock, S.H., Mooney, H.A., Medina, E. (Eds.), *Seasonally Dry Tropical Forests*. Cambridge University Press. Cambridge, pp. 146-194.
- Hartshorn, G.S., 2002. Biogeografía de los bosques neotropicales. In: Guariguata, M.R., Kattan, G.H. (Eds.), *Ecología y Conservación de Bosques Neotropicales*. Libro Universitario Regional. San José, pp 59-81.
- Ivanauskas, N.M., Rodrigues, R.R., 2000. Florística e fitosociologia de remanescentes de floresta estacional decidual em Piracicaba, São Paulo, Brasil. *Rev. bras. Bot.* 23, 291-304.
- Kent, M., Coker, P., 2003. *Vegetation Description and Analysis: A Practical Approach*. John Wiley & Sons. New York.
- López-Olvera, I., 2005. Patrones de morfología foliar y formas de crecimiento de las Fabaceae en la región de Nizanda (Oaxaca), México B.Sc. thesis, Universidad Nacional Autónoma de México, México, D.F.
- Lott, E.J., Atkinson, T.H. 2006. Mexican and Central American seasonally dry forests: Chamela-Cuixmala, Jalisco, as a focal point for comparison. In: Pennington, T.T., Lewis, G.P., Ratter J.A. (Eds.). *Neotropical Savannas and Seasonally Dry Forests: Plant Diversity, Biogeography, and Conservation*. The Systematic Association. Boca Ratón, FL, pp. 315-342.
- Magurran, A.E., 2004. *Measuring Biological Diversity*. Blackwell Publishing. U.K.

- Major, J., 1988. Endemism: a botanical perspective. In: Myers, A.A., Giller, P.S. (Eds.), *Analytical Biogeography: An Integrated Approach to the Study of Animal and Plant Distributions*. Chapman and Hall. London. pp. 117-146.
- Miles, L., Newton, A.C., DeFries, R.S., Ravilious, C., May, I., Blyth, S., Kapos, V., Gordon, J.E., 2006. A global overview of the conservations status of tropical dry forests. *J. Biogeogr.* 33, 491-505.
- Miranda, F., Hernández-X., E., 1963. Los tipos de vegetación en México y su clasificación. *Bol. Soc. Bot. Méx.* 28, 29-179.
- Palvetic, Z., Trinajstić, I., 1997. Rocky plant vegetation of the ass. *Campanulo-Centaureetum dalmaticae* H-ic (1934) 1939 (*Centaureo-Campanulion* H-ic) (1934) on the Island of Cres (Croatia). *Period. Biol.* 99, 441-443.
- Pennington, R.T., Prado, D.E., Pendry, C.A., 2000. Neotropical seasonally dry forest and Quaternary vegetation changes. *J. Biogeogr.* 27, 261-273.
- Pérez-García, E.A., Meave, J.A., 2004. Heterogeneity of xerophytic vegetation of limestone outcrops in a tropical deciduous forest region. *Plant Ecol.* 175, 147-163.
- Pérez-García, E.A., Meave, J.A., 2006. Coexistence and divergence of tropical dry forests and savannas in southern Mexico. *J. Biogeogr.* 33, 438-447.
- Pérez-García, E.A., Meave, J., Gallardo, C., 2001. Vegetación y flora de la región de Nizanda, Istmo de Tehuantepec, Oaxaca. *Acta Bot. Mex.* 56, 19-88.
- Porembski, S., Brown, G., Barthlott, W., 1995. An inverted latitudinal gradient of plant diversity in shallow depressions on Ivorian inselbergs. *Vegetatio* 117, 151-163.
- Prance, G.T., 2006. Tropical savannas and seasonally dry forests: an introduction. *J. Biogeogr.* 33, 385-386.
- Romero-Centeno, R., Zavala-Hidalgo, J., 2003. Isthmus of Tehuantepec wind climatology and ENSO signal. *J. Climate* 16, 2628-2638.
- Rzedowski, J., 1962. Contribuciones a la fitogeografía florística e histórica de México I. Algunas consideraciones acerca del elemento endémico en la flora mexicana. *Bol. Soc. Bot. Méx.* 27, 52-65.
- Rzedowski, J., 1991. Diversidad y orígenes de la flora fanerogámica de México. *Acta Bot. Mex.* 14, 3-21.
- Salas-Morales, S.H., Saynes-Vásquez, A., Schibli, L., 2003. Flora de la Costa de Oaxaca, México: Lista florística de la región de Zimatán. *Bol. Soc. Bot. Méx.* 72, 21-58.
- Scariot, A., Sevilha, A.C., 2005. Biodiversidade, estrutura e conservação de Florestas Estacionais Deciduais no Cerrado. In: Scariot, A., Sousa-Silva, J.C., Felfili, J.M. (Eds.), *Ecologia, Biodiversidade e Conservação do Cerrado*. Ministério do Meio Ambiente. Brasília, pp 121-139.
- Silva, L.Á., Scariot, A., 2003. Composição florística e estrutura da comunidade arbórea em uma floresta estacional decidual em afloramento calcário (Fazenda São José, São Domingos, GO, Bacia do Rio Paranã). *Acta Bot. Bras.* 17, 305-313.
- Silva, L.Á., Scariot, A., 2004a. Comunidade arbórea de uma floresta estacional decídua sobre afloramento calcário na Bacia do Rio Paraná. *Rev. Árvore* 28, 61-67.
- Silva, L.Á., Scariot, A., 2004b. Composição e estrutura da comunidade arbórea de uma floresta estacional decidual sobre afloramento calcário no Brasil central. *Rev. Árvore* 28, 69-75.
- StatSoft Inc. 1995. *STATISTICA for Windows*. Tulsa.
- Torres-Colín, L.M., 1989. Estudio florístico y descripción de la vegetación del Cerro Guiengola, en el Istmo de Tehuantepec, Oaxaca. B.Sc. thesis, Universidad Nacional Autónoma de México. Los Reyes Iztacala.

- Trejo, I., Dirzo, R., 2002. Floristic diversity of Mexican seasonally dry tropical forests. *Biodiv. Conserv.* 11, 2063-2084.
- Wendt, T., 1998. Composición, afinidades florísticas y orígenes de la flora arbórea del dosel de los bosques tropicales húmedos de la vertiente mexicana del Atlántico. In: Ramamoorthy, T.P., Bye, R., Lot, A., Fa, J. (Eds.), *Diversidad Biológica de México. Orígenes y Distribución.* Universidad Nacional Autónoma de México. México, D.F., pp. 581-664.
- Wilson, M.V., Shmida, A., 1984. Measuring beta diversity with presence-absence data. *J. Ecol.* 72, 1055-1064.
- Whittaker, R.H., 1960. Vegetation of the Siskiyou Mountains, Oregon and California. *Ecol. Monogr.* 30, 279-338.

Table 1. Location, altitude, and approximate size of the studied limestone outcrops, at Nizanda region (Oaxaca State), Mexico, and the Paranã River basin (Goiás State), Brazil.

Site	Latitude	Longitude	Altitude (m a.s.l.)	Size (m)
Nizanda				
Cerro de la Piedra Azul	16° 40' 10" N	95° 00' 34" W	250	≈ 500 × 100
Pedreira de la Vía	16° 40' 30" N	95° 00' 55" W	250	≈ 400 × 200
Birmaniano	16° 40' 51" N	95° 01' 28" W	350	≈ 600 × 250
Paraná				
Fazenda São José	13° 49' 34" S	46° 41' 55" W	478	≈ 600 × 300
Fazenda São Vicente	13° 31' 11" S	46° 29' 48" W	530	≈ 400 × 300
Fazenda Canadá	13° 04' 16" S	46° 44' 20" W	462	≈ 600 × 300

Table 2. Sampling plot sequences for triplet construction. For these triplets we calculated β - and γ diversity for different plant communities located in separate limestone outcrops (LO); the mean species diversity for each plot included in the triplet was α diversity. Shown are the arrangements performed for plots labelled number 1; in Paranã, Brazil, these represent the totality of plots, while for Nizanda, Mexico, the same sequence was reproduced for plots labelled number 2 and number 3. XS = xerophytic scrub; TDF_R = tropical dry forest on bare rock; TDF_S = tropical dry forest on deeper and continuous soil.

Triplet 1	Triplet 2	Triplet 3
LO1 XS1	LO2 XS1	LO3 XS1
LO2 TDF _R 1	LO3 TDF _R 1	LO1 TDF _R 1
LO3 TDF _S 1	LO1 TDF _S 1	LO2 TDF _S 1

Table 3. Summary of structural variables for each of the three communities in the studied limestone outcrops, assessed in nine 100 m² plots in the Nizanda region (Oaxaca State), Mexico, and for three 100 m² plots in the Paranã River basin (Goiás State), Brazil. XS = xerophytic scrub; TDF_R = tropical dry forest on bare rock; TDF_S = tropical dry forest on deeper and continuous soil.

Structural value	Nizanda			Paraná		
	XS	TDF _R	TDF _S	XS	TDF _R	TDF _S
Species (S/100 m²)						
Upper stratum	4.0	16.6	24.6	4.3	10.0	12.3
Lower stratum	9.6	12.3	18.1	4.0	4.0	18.3
<i>Total</i>	<i>11.6</i>	<i>25.3</i>	<i>36.9</i>	<i>6.6</i>	<i>12.0</i>	<i>25.3</i>
Plant cover (%)						
Upper stratum	37.6	264.4	312.8	36.5	291.4	358.5
Lower stratum	65.7	57.0	87.3	27.4	13.0	48.4
<i>Total</i>	<i>103.3</i>	<i>322.8</i>	<i>404.7</i>	<i>63.9</i>	<i>304.4</i>	<i>406.9</i>
Basal area (m²/100 m²)						
Upper stratum	0.06	0.66	0.32	0.13	0.28	0.47
Density (ind./100 m²)						
Upper stratum	9.9	44.8	55.1	15.0	36.0	33.0

Table 4. Potentials ecological equivalents between Nizanda (Mexico) and Paranã (Brazil), based on taxonomic identities, habitat distributions, and vegetative attributes. The species list is based on vegetation sampling. Underlined species were not found in the plots of one locality but were recorded in other floristic surveys for the site. The Paranã's species in bold were found in Nizanda only at moister places. TDF_s = Tropical dry forest on deeper and continuous soil.

Nizanda	Paraná
Xerophytic scrub	
<i>Hechtia caudata</i> L.B.Sm. (Bromeliaceae)	<i>Hechtia</i> sp. (Bromeliaceae)
<i>Cnidoscolus aconitifolius</i> (Mill.) I.M.Johnst. (Euphorbiaceae)	<i>Cnidoscolus</i> sp. 1 (Euphorbiaceae)
<i>Bursera schlechtendalii</i> Engl. (Burseraceae)	<i>Commiphora leptophloeos</i> (Mart.) J.B.Guillet (Burseraceae)
<i>Cephalocereus nizandensis</i> (Bravo et MacDoug.) Buxb. (Cactaceae)	<i>Cereus</i> sp. 1 (Cactaceae)
<i>Pseudosmodingium multifolium</i> Rose (Anacardiaceae)* ¹	<i>Cabralea canjerana</i> (Vell.) Mart. (Meliaceae)* ¹
Tropical dry forest on bare rock	
<i>Bursera excelsa</i> (Kunth) Engl. (Burseraceae)	<i>Commiphora leptophloeos</i> (Mart.) J.B.Guillet (Burseraceae)
<i>Ficus pertusa</i> L.f. (Moraceae)	<u><i>Ficus pertusa</i></u> L.f. (Moraceae)
<i>Ficus petiolaris</i> Kunth (Moraceae)	<i>Ficus insipida</i> Willd. (Moraceae)
<i>Randia thurberi</i> S.Watson (Rubiaceae)	<i>Randia armata</i> (Sw.) DC. (Rubiaceae)
<i>Pseudobombax ellipticum</i> (Kunth) Dugand (Bombacaceae)	<i>Pseudobombax tomentosum</i> (Mart. & Zucc.) A.Robyns (Bombacaceae)
<i>Pilosocereus collinsii</i> (Britton & Rose) Byles & G.D.Rowley (Cactaceae)	<i>Cereus</i> sp. 2 (Cactaceae)
<i>Comocladia enlgeriana</i> Loes (Anacardiaceae)	<i>Astronium fraxinifolium</i> Schott (Anacardiaceae)
<i>Spondias purpurea</i> L. (Anacardiaceae)	<i>Myracrodruon urundeuva</i> Fr.All. (Anacardiaceae)
<i>Bursera simaruba</i> (L.) Sarg. (Burseraceae)	<i>Commiphora</i> sp.nov. (Burseraceae)

Nizanda

Paraná

Tropical dry forest on deeper and continuous soil

Tabebuia impetiginosa (Mart.) Standl. (Bignoniaceae)
Ceiba grandiflora Bartlett (Bombacaceae)
Cnidoscolus megacanthus Ined. (Euphorbiaceae)
Bauhinia divaricata L. (Caesapiniaceae)
Cordia dentata Poir. (Boraginaceae)
Lysiloma divaricatum (Jacq.) J.F.Macbr. (Mimosaceae)
Apoplanesia paniculata C.Presl (Fabaceae)
Thouinia villosa DC. (Sapindaceae)
Plumeria rubra L. (Apocynaceae)
Jacaratia mexicana A.DC. (Caricaceae) *²
Ximenia americana L. (Olacaceae)

Tabebuia impetiginosa (Mart.) Standl. (Bignoniaceae)
Chorisia pubiflora (A.St.-Hil.) G.Dawson (Bombacaceae)
Cnidoscolus sp. 2 (Euphorbiaceae)
Bahunia unguolata L. (Caesapiniaceae)
Cordia glabrata (Mart.) DC. (Boraginaceae)
Anadenanthera peregrina (L.) Speg. (Mimosaceae)
Luetzelburgia sp. (Fabaceae)
Dilodendron bipinnatum Radlk. (Sapindaceae)
Aspidosperma subincanum Mart. (Apocynaceae)
Cecropia saxatilis Snethl. (Cecropiaceae) *²
Ximenia americana L. (Olacaceae)

Other habitats

Alibertia edulis (Rich.) A.Rich. ex DC. (Rubiaceae) in moist forest
Celtis iguanaea (Jacq.) Sarg. (Ulmaceae) in riparian forest
Guazuma ulmifolia Lam. (Sterculiaceae) in riparian secondary vegetation

Alibertia edulis (Rich.) A.Rich. ex DC. (Rubiaceae) in TDF_S
Celtis iguanaea (Jacq.) Sarg. (Ulmaceae) in TDF_S
Guazuma ulmifolia Lam. (Sterculiaceae) in TDF_S

* Species belonging to different families but with a similar distribution and similar morphological attributes. ¹ Small trees with compound leaves. ² Tall trees with soft wood and big, lobate leaves.

Table 5. Floristic diversity obtained for several spatial arrangements of plots (in triplets) in the limestone outcrops (LO) at Nizanda region (Oaxaca State), Mexico, and the Paranã River basin (Goiás State), Brazil. The total value or the mean (± 1 S.E.), when the latter could be obtained, are shown. N = number of triplets used for calculating the means; XS = xerophytic scrub; TDF_R = tropical dry forest on bare rock; TDF_S = tropical dry forest on deeper and continuous soil.

Plot arrangement	Nizanda				Paraná			
	Gamma	Alpha	Beta	N	Gamma	Alpha	Beta	N
Same community, different LO								
XS	21.0 (0.6)	11.6 (0.3)	1.82 (0.0)	3	15	6.6 (0.3)	2.25	1
TDF _R	55.0 (9.6)	25.3 (4.0)	2.16 (0.1)	3	36	12.0 (2.0)	3.00	1
TDF _S	87.3 (1.7)	36.9 (0.1)	2.37 (0.0)	3	51	25.3 (2.4)	2.01	1
<i>Mean</i>	<i>54.4 (9.9)</i>	<i>24.6 (3.8)</i>	<i>2.12 (0.1)</i>	<i>9</i>	<i>34.0 (10.4)</i>	<i>14.7 (5.5)</i>	<i>2.42 (0.3)</i>	<i>3</i>
Different community								
Different community, same LO	62.1 (3.1)	24.6 (1.5)	2.54 (0.0)	9	38.7 (2.8)	14.7 (1.0)	2.63 (0.0)	3
Different community, different LO	63.8 (2.5)	24.6 (1.1)	2.60 (0.0)	9	40.0 (3.6)	14.7 (1.3)	2.73 (0.0)	3
<i>Mean</i>	<i>62.9 (1.9)</i>	<i>24.6 (0.9)</i>	<i>2.57 (0.0)</i>	<i>18</i>	<i>39.3 (2.1)</i>	<i>14.7 (0.7)</i>	<i>2.68 (0.0)</i>	<i>6</i>

Legends to figures

Fig. 1. Distribution of tropical dry forest in the Americas (map modified from Pennington et al., 2000), and location of the study areas in Mexico and Brazil. (A) Nizanda, Isthmus of Tehuantepec (Oaxaca state), southern Mexico, and (B) Paranã River basin (Goiás State), central Brazil. Note the differences in scales between the local maps from Mexico and Brazil. 1 = Cerro de la Piedra Azul, 2 = Pedrera de la Vía, 3 = Birmaniano, 4 = Fazenda São José, 4 = Fazenda São Vicente, 5 = Fazenda Canadá.

Fig. 2. Photographs and schematic diagram of the vegetation in a limestone outcrop (not at scale). XS = xerophytic scrub; TDF_R = tropical dry forest on bare rock; TDF_S = tropical dry forest on deeper and continuous soil; a = TDF_R, and b = XS of Nizanda, Mexico; c = XS of Paranã, Brazil.

Fig. 3. Schematic representation of the sampling and data analysis design for limestone outcrops (LO) of Nizanda. Plots labelled with number 1 are examples of a triplet of plots from the same community type (in this case XS), but from separate LO. Plots number 2 exemplify a triplet of plots situated in different communities but from the same limestone outcrop. Plots number 3 belong to a triplet conformed by plots situated in different communities and in separate limestone outcrops. XS = xerophytic scrub; TDF_R = tropical dry forest on bare rock; TDF_S = tropical dry forest on deeper and continuous soil.

Fig. 4. Classification analysis performed with Ward's clustering method and Euclidean distances for presence/absence data of species distributions in limestone outcrops at Nizanda (Oaxaca State), southern Mexico. XS = xerophytic scrub; TDF_R = tropical dry forest on bare rock; TDF_S = tropical dry forest on deeper and continuous soil.

Fig. 5. Classification analysis performed with Ward's clustering method and Euclidean distances for presence/absence data of species distributions in limestone outcrops at Paranã River basin (Goiás State), central Brazil. XS = xerophytic scrub; TDF_R = tropical dry forest on bare rock; TDF_S = tropical dry forest on deeper and continuous soil.

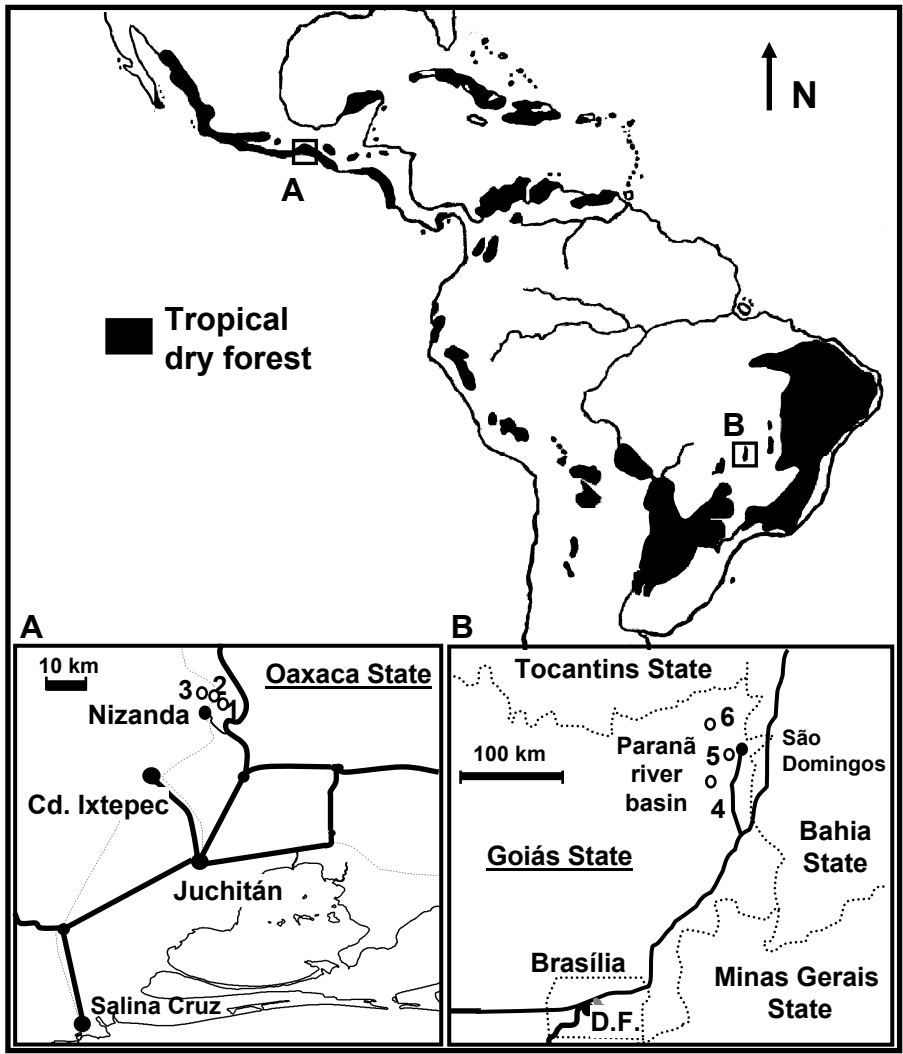


Figure 1

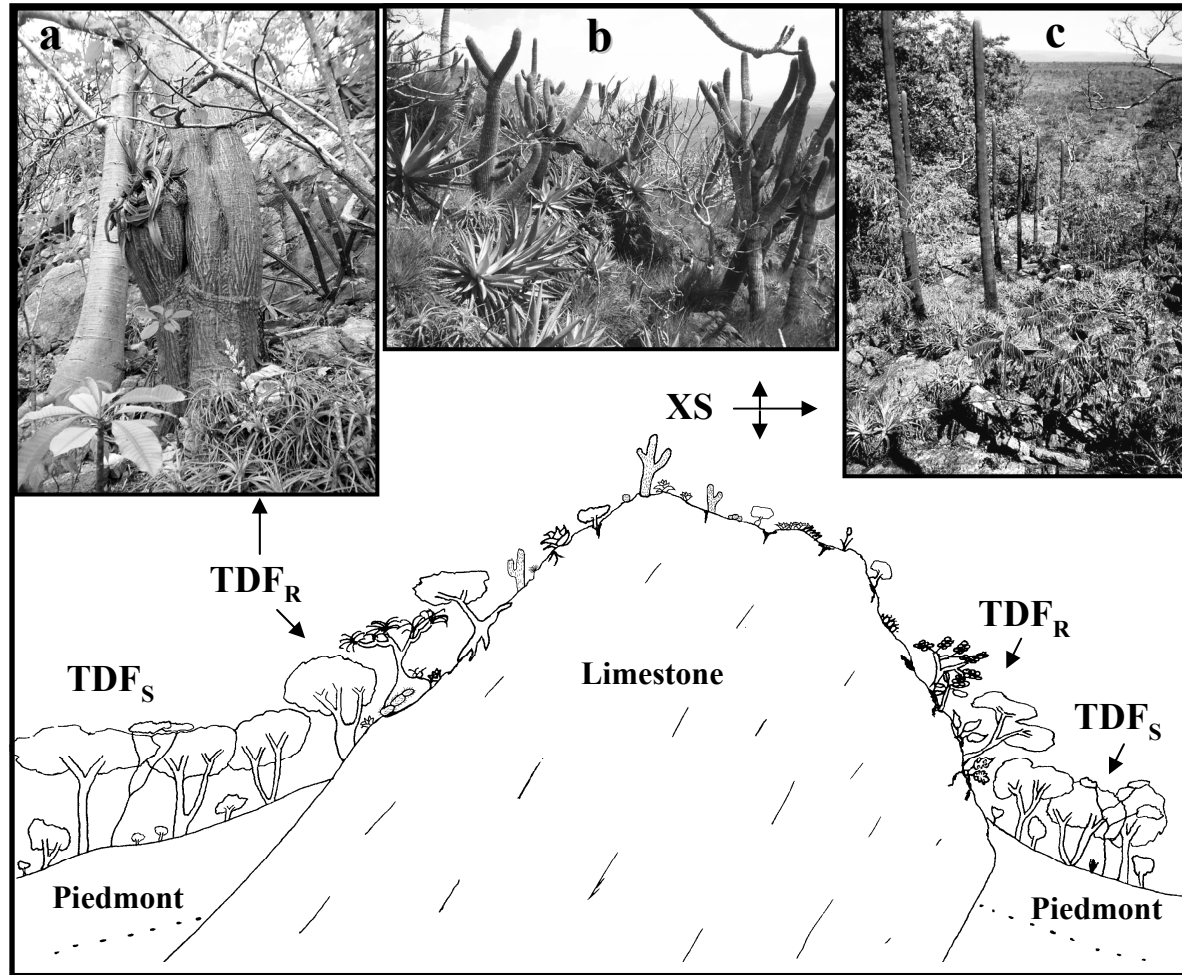
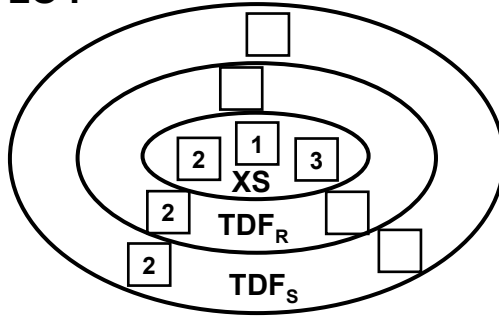
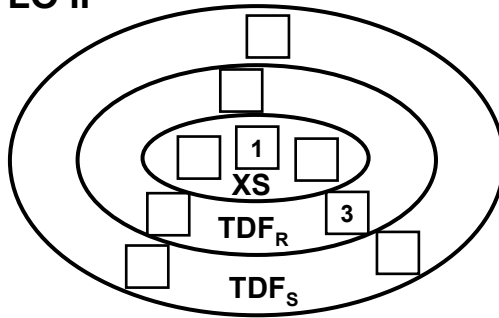


Figure 2

LO I



LO II



LO III

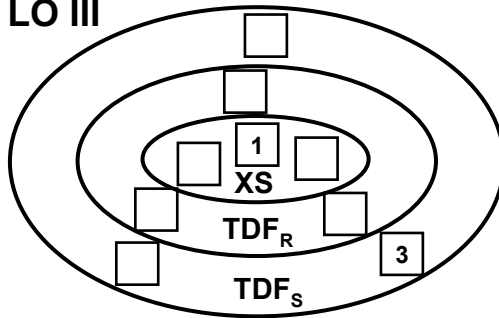


Figure 3

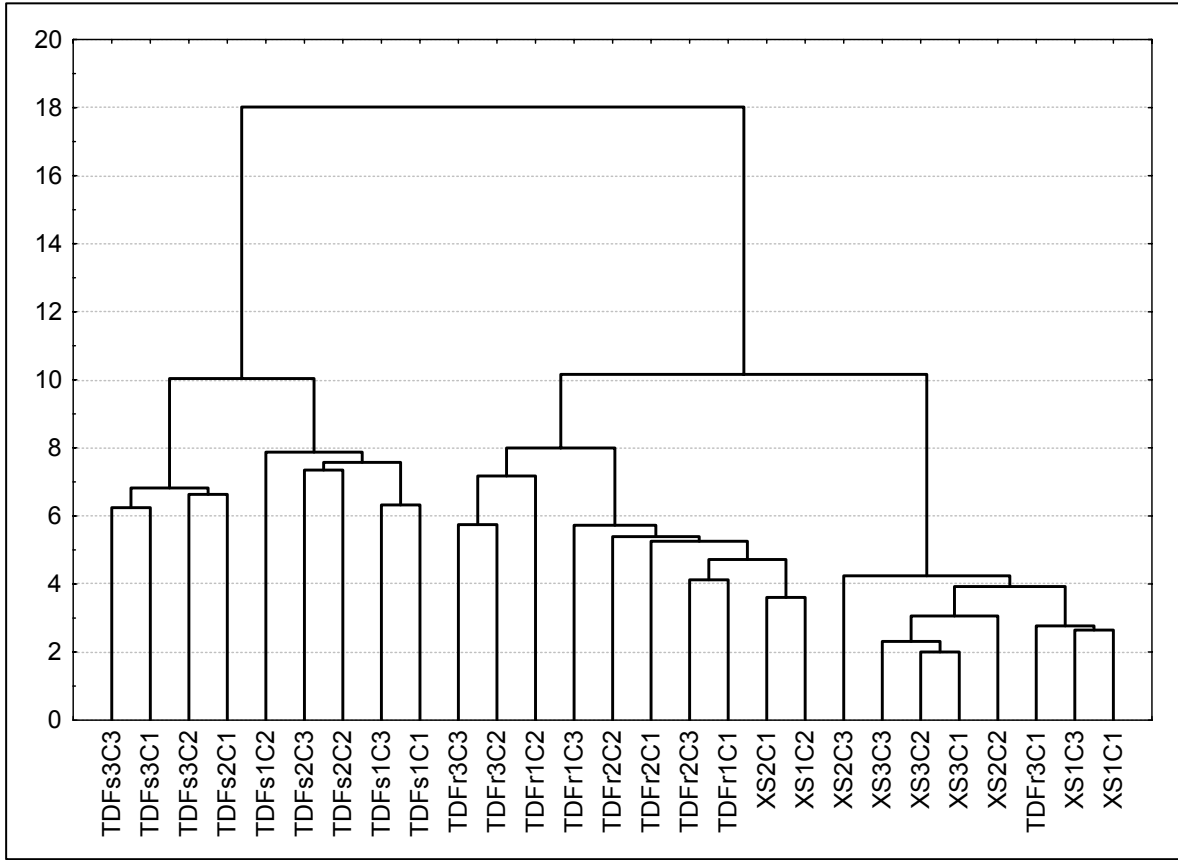


Figure 4

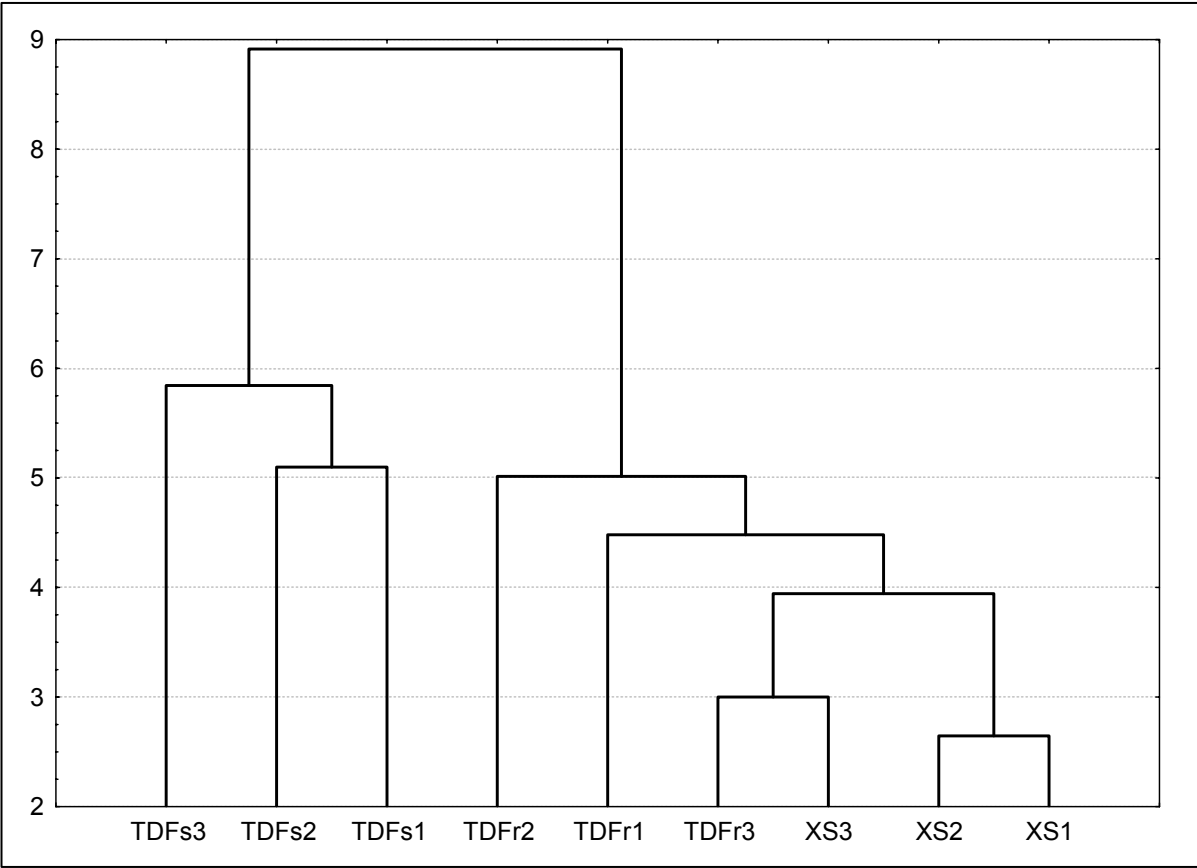


Figure 5

Capítulo VI. Vegetation heterogeneity and life-strategy diversity in the flora of the heterogeneous landscape of Nizanda, Oaxaca, México

E.A. Pérez-García, J.A. Meave, J.L. Villaseñor, J.A. Gallardo-Cruz y E. Lebrija-Trejos

Introduction

In the vast territory comprised by North and Central America, only in three lowland areas distances between the Atlantic and the Pacific coasts are sufficiently short as to enable an intense biotic exchange between the two watersheds: the Isthmus of Tehuantepec in Mexico, the Isthmus of Panamá and the Isthmus of Papagayo in Nicaragua (Steenburgh *et al.*, 1998). Therefore, these areas represent potential biological corridors for the thermophilous biota of Mesoamerica. Among these corridors, the Isthmus of Tehuantepec is the most northerly located, which makes it very relevant for North American biogeographical patterns (Gonzalez-Silvera *et al.*, 2004). Mesoamerica is one of the most biologically interesting areas in all of tropical America due to its flora richness (Kier *et al.*, 2005), its endemic component (Lorence y García-Mendoza, 1989; Pérez-García *et al.*, 2001, García-Mendoza, 2004), but also by its role as contact zone between the tropical flora of seasonally dry regions of North America with that of southern Amazonic floras (Wendt, 1998). Undoubtedly, a series of successive biogeographical exchanges that have taken place in this region through geologic history are very complex; among other things, the Isthmus has acted as a selective filter for several taxa (Peterson *et al.*, 1999; Cevallos-Ferriz and González-Torres, 2005). Moreover, a complex suite of ecological mechanisms that currently allow the maintenance of a very diverse local flora (Pérez-García *et al.*, 2005) confer additional biological interest to the region.

Considering its large plant diversity, it is surprising that very few detailed floristic studies have been conducted in Oaxaca's Pacific slope, particularly in the Isthmus of Tehuantepec (Zizumbo and Colunga, 1980; Torres-Colín, 1989, 2004; Torres-Colín *et al.*, 1997; Pérez-García *et al.*, 2001, Salas-Morales *et al.*, 2003, 2007). Moreover, its vegetation has been described mostly based on physiognomy rather than on precise compositional data and species' distribution patterns. Consequently, numerous factors affecting community physiognomy and structure may have been overlooked. Among them, a very important one refers to the ways in which plants cope with the environment through vegetative features (Reich *et al.*, 2003; Rowe and Speck, 2005, Bhattarai and Vetaas, 2003), which sometimes are correlated with phenological and reproductive patterns (Westoby *et al.*, 1990; Ramírez, 2002), and with their biotic interactions (Çakan and Karataş, 2006). In fact, very few studies have attempted to classify all species of a single flora in ecological groups for any highly diverse seasonally dry tropical region anywhere in the world (Gentry, 1995; Batalha and Martins, 2004). The relevance of such an effort derives from the fact that the systems's seasonality may have consequences on species' survival and growth patterns, and lead to the development of strategies differing from those that the same

species may show under different environmental conditions (see Rowe and Speck, 2005).

The first floristic account that provided detailed information on species distributions for a vegetation mosaic in the Isthmian region comes from the surroundings of the village of Nizanda (Pérez-García *et al.*, 2001). In that inventory the occurrence of 746 species distributed in seven primary vegetation sites or in secondary vegetation was reported. With this preceding work being available for the region, one may wonder whether further floristic investigation at this locality was warranted. In this paper we aim at showing that it was so by presenting new results derived from more than one decade of floristic prospective work in the region. In particular, we report a numerical analysis of the regional flora together with a species classification according to life strategies, since this information may allow approach with fresh eyes the study of the plant distribution patterns in a landscape, whose is an old problem of plant ecology and for human use of plant resources. Specifically, this study aimed at: (a) providing an updated floristic checklist for the region, (b) characterizing the regional plant communities by pointing out their prevailing plant species, and (c) constructing a classification of the local flora according to growth form, life form, growth habit and growth type.

Study region

Nizanda (16 39' N, 95 00' W) is located in the southern of the Isthmus of Tehuantepec, Oaxaca State, just on the transition between the Central Isthmian Mountain Ranges and the Tehuantepec Coastal Plain (Williams, 1939; Ferrusquía-Villafranca, 1998). Elevation ranges from 100 to 750 m a.s.l. (at the top of Mount Cerro Naranjo), but the majority of the area lies between 150 and 300 m, particularly on the shale hills, the prevailing geoform. The matrix of metamorphic rocks is sporadically interrupted by faults where limestone rocks outcrop, reaching up to 450 m in elevation (Pérez-García *et al.*, 2001; Pérez-García and Meave, 2004).

Climate is typical of the lowlands of the Pacific watershed in southern Mexico, *i.e.* warm sub-humid, with summer (June-September) rains (Aw_0 ; García 2004). Annual precipitation is *ca.* 900 mm, although it appears to exhibit a large interannual variability which has not been properly documented. Once the short rainy season ends, precipitation is almost nonexistent, except for some rainfall falling almost horizontally because of strong winds caused by the arrival of cold polar air masses (“*nortes*”) from the Gulf of Mexico during fall and winter. Considering the extent of the study area (*ca.* $8 \times 10 \text{ km}^2$), the overall climate seems to be homogeneous, except at the highest reaches of Mount Cerro Naranjo, where humidity is notoriously higher due to a combined effect of elevation and fog. Thus, environmental heterogeneity related to relief and surface lithology appears to be the major determinant of the vegetational variability present in the region. The physiographic heterogeneity of this landscape has important consequences in soil depth, fertility, drainage, and water availability, and determines the occurrence of different disturbance regimes locally.

Pérez-García *et al.* (2001) described for this region seven primary vegetation types: (1) gallery forest, (2) spiny scrub, (3) xerophytic scrub, (4) savanna, (5) tropical dry forest [TDF], (6) tropical semi-deciduous/semi-evergreen forest, and (7) aquatic vegetation; a considerable presence amount of secondary vegetation from various origins was also reported. According to this classification of primary vegetation, only savanna and TDF cover continuous areas of considerable extent, whereas the remaining types are more limited in size. López-Olmedo *et al.* (2006) examined structure and floristics of the regional savannas and reported a strong dominance of graminoid herbs (Poaceae and Cyperaceae). Strikingly, these plants are lacking in the xerophytic vegetation growing on the limestone outcrops located a few hundred meters away from the savannas (Pérez-García and Meave, 2004, 2006). Pérez-García and Meave (2004) were able to differentiate three plant communities typical of limestone outcrops: TDF on more developed soil, TDF growing directly on the limestone bedrock, and xerophytic scrub. In turn, Lebrija-Trejos (2001) found clear-cut differences in the floristic composition of riparian communities, allowing him to distinguish between tropical semi-evergreen forest and the structurally more simple gallery forest; the former thrives on relatively shallow soils, whereas gallery forest is typical of floodplain habitats, where soils are deeper and sandier. The effect of elevation and slope aspect on TDF structure and composition was studied by Gallardo-Cruz *et al.* (2005); they found that the largest effects of these two topographic factors were more obvious in species composition than in vegetation structure. Sierra-Huelsz (2005) calculated indices of structural diversity as estimators of floristic richness but was unable to find any correlation between such indices and species densities; his study was, however, the first to integrate in vegetation analyses for the region samples of montane evergreen forests and of semi-spiny scrub, in addition to TDF, riparian evergreen forests, gallery forests, and xerophytic scrub.

Methods

We have been engaged in the botanical exploration of this locality for more than ten years, an activity that resulted in a collection of over 2,500 specimens. Vouchers are deposited in MEXU, MOBOT, SERB, and XAL, among other herbaria. Simultaneously to the preparation of the regional floristic inventory, vegetation was sampled in 188 100-m² plots established in different vegetation types; although minor sampling variants existed among them (Lebrija-Trejos, 2001; Pérez-García y Meave, 2004; Gallardo *et al.*, 2005; Sierra-Huelsz, 2005), presence-absence data are comparable. For comparative purposes, we constructed a single database for all species (and morphospecies) recorded in the sampling. Sampling plots were preferentially placed in well preserved vegetation, i.e. lacking recent signs disturbance such as stumps, fire or overgrazing. The sampling attempted to include as much of the regional's topographic and lithologic variability as possible.

In general, nomenclature for genera and families follows Torres-Colín *et al.* (1997) and

Pérez-García *et al.* (2001); however, we respected the nomenclature used by those specialists responsible for species determinations (Appendix I). For each species we recorded the vegetation type where it was found (more than one was possible), using both the information obtained from the sampling and from the regional floristic survey. Clearly occasional records in a given vegetation type, mostly corresponding to seedlings and saplings, were excluded from that community's record.

Four classifications at species level were performed based on the following criteria: (1) growth form, (2) life form, (3) growth type, and (4) growth habit, according to Pérez-García and Meave (2006). For each of them several categories were established. Each species was assigned to only one category in each classification. For the first classification we used the most developed form displayed by the species in the region; that is, if a species was found growing as a tree in the forest and as a shrub in the savanna, it was solely classified as a tree. To differentiate trees from shrubs a height limit of 3 m was used; non-woody plants capable of attaining large sizes (including arborescent plants such as palms and succulents) were also classified according to their maximum heights. For the life form classification we applied Raunkiaers's criteria (Müller-Dombois and Ellenberg, 1974). In the growth type classification we included in the suffrutex category those plants whose basal portions were perennial, lignified structures, regardless whether the plant's aerial parts die or not during the unfavorable dry season. In the case of growth habit, primary hemiepiphytes were classified as terrestrial.

Sample classification analyses

We performed classification analyses of the floristic information from the 188 sampling plots (presence/absence data) with Ward's method and Euclidean distances (Pérez-García and Meave, 2006). Analyses were performed at the levels of species, genus and family. The reason to use upper-level taxa in this analysis was that this gave us the opportunity to examine issues related to the differentiation of evolutionary histories in the region, both phylogenetic and biogeographic (Magurran, 2004; Pérez-García y Meave, 2006), as well as of life strategies (Reich *et al.*, 2003), as potentials indicators of adaptations, or lineage-linked morphological and physiological constraints (Webb *et al.*, 2002).

Results

Regional floristic inventory

The updated regional inventory included a total of 920 species, distributed in 554 genera and 124 families (Appendix II). With respect to the checklist published earlier, there were 51 nomenclatural modifications and changes of taxonomic determination, and 12 species were excluded. New families added in the current inventory are mainly represented by species

collected in the mountain evergreen forest on the mount Cerro Naranjo (Araliaceae, Begoniaceae, Davaliaceae, Valerianaceae, Violaceae, and one of two Melastomataceae), although there was also from the tropical dry forest (Lythraceae Opiliaceae, and Polemoniaceae). Excluded from the present list are Lemnaceae (now part of Araceae), Moringaceae (present in Nizanda only as cultivated plants) and Lomariopsidaceae (now part of Aspleniaceae), so that the final figure for family richness appears to reflect an increase of only five families when it is actually of nine. Similar situations occurred in the case of genera and species. For this latter taxonomic level 187 new taxa are now listed (considering the 12 excluded species), which represents an increase of around one fourth of the number in the previous checklist (Pérez-García *et al.*, 2001).

Forty-three families (34.6%) were represented by a single species. In contrast, the ten most diverse families concentrated 397 (43%) species, and 28 families had more than nine species each (Figure 2). Among the most speciose families were Fabaceae (66 species), Poaceae (59), Asteraceae (49), Orchidaceae (48) and Euphorbiaceae (43, Table 1). Species were also unevenly distributed among genera. The nine most diverse genera (≥ 8 species) accumulated together 82 species (8.9% out the total), whereas 381 (41.4%) genera were represented by a single species. The richest genera were *Ipomoea* (12 species), *Croton* (11) and *Tillandsia* (10; Table 1).

Classification analysis

In the 188 sampling plots 716 morphospecies were recorded, of which only 502 could be determined to species level; this was the set used for the classification analyses. In the dendrograms corresponding to the three taxonomic levels (species, genus and families) all savanna samples formed a single group which was always the best differentiated one among all other groups of samples (Figure 3); the savanna group only joined the others at a very low similarities (linkage distance of around 70 for species level and around 80 for genus level).

At the species level classification, riparian vegetation (*sensu* Lebrija-Trejos, 2001) split in two groups of samples: riparian forest (“selva mediana” according to the Miranda and Hernández-X classification, 1963) and gallery forest. The riparian forest was, after the savanna, the second best differentiated set, as it kept its individuality up to a linkage distance slightly over 40 (Figure 3). The distinction of these samples from other vegetation types decreased by moving up in the taxonomic hierarchy. At the genus level classification riparian vegetation became a single group (gallery forest and riparian forest) at a linkage distance of *ca.* 20, but this group also included mountain evergreen forest samples (Figure 4). At the family level classification this group was less well differentiated from TDF samples, and in fact some piedmont TDF samples mixed with those from riparian forest (Figure 5).

The third most distinct group at the species level classification (linkage distance *ca.* 37) was formed by samples dominated by short (< 6 m), deciduous, spiny legumes, from old stages

of secondary vegetation. This community had been previously classified as spiny scrub, but according to the information currently available it may be better classified as late stages of secondary vegetation. This secondary vegetation group was not very consistent at higher taxonomic levels, as from the genus level onwards (Figure 4) it became intermingled with TDF samples; its family level differentiation was even smaller.

In turn, xerophytic vegetation samples (i.e. xerophytic scrub plus TDF on exposed limestone bedrock; Pérez-García and Meave, 2004) formed a very consistent group. This group is not as clearly distinct as those formed by secondary vegetation samples and by riparian forest at species level. At the species level, these samples kept their identity up to a linkage distance of *ca.* 35 (Figure 3); notwithstanding, at higher taxonomic levels, particularly at family level, it was well differentiated (Figure 5).

Below a linkage distance of 25 in the species level classification, the remaining samples were organized in small groups in which various plant communities mixed. Among them are noteworthy all samples from TDF on developed soil (established on a different parent material), gallery forest, semi-spiny scrub, and mountain evergreen forest. At the two higher taxonomic levels semi-spiny scrub samples, unlike those from gallery forest and mountain evergreen forest, grouped together at smaller linkage distances with those from TDF (Figures 3-5).

Based on the results of the classification analyses, only the following floristic sets will be hereafter considered: gallery forest (GF), mountain evergreen forest (MEF), riparian forest (RF), savanna, tropical dry forest (TDF), and xerophytic vegetation (XV; including xerophytic scrub and TDF on exposed limestone bedrock). In addition, the rich ensemble of ruderal species typical of open areas such as roadsides and crop fields were included in a single category called secondary vegetation (SV). Finally, a small group of species associated to water bodies, mainly in open, sunlit sites, was classified as aquatic and sub-aquatic vegetation (AV).

Floristics by vegetation types

Floristic richness and composition varied considerably among communities. Not one single species was present in all of them. The most widely distributed species was *Croton yucatanensis*, which appeared in five out of the eight floristic sets finally recognized, although it is not an abundant taxon in the region. Nineteen species (2% of the flora) that occurred in four vegetation types ranked second regarding distribution width, and 80 species were recorded in three communities. 95 of the 100 most frequent species were recorded in the TDF and none in the AV. Interestingly, of the 188 savanna species only 20 were among the 100 most widely distributed species in the region.

The 100 most frequent species were mainly trees (43 species), climbers (22) and shrubs (16); contrastingly, only two graminoid herbs and no creepers were on this set. In terms of life

forms, this set was dominated by phanerophytes (73 species), followed by chamaephytes (13), whereas the remaining categories were poorly represented. At the other end of the distribution spectrum, the large majority of species of this region (603 species, 65.5%) were restricted to a single vegetation type.

In TDF were recorded the largest numbers of families, genera and species (82, 283 and 424, respectively). The two kinds of mesic forests (riparian and mountain) were the following vegetation types in terms of richness at the three taxonomic levels (Appendix II). Family richness in savanna was not particularly large (this community ranked sixth at this level), but this community was considerably diverse in lower taxa, with 3.3 genera by family and 1.58 species by genus. Regarding the genera/family ratio, savanna ranked third for primary vegetation types (after TDF and RF), and first for the species/genera ratio.

Overall, some similarity existed in the patterns of species distribution by family between TDF and RF, but this was not the case for the remaining vegetation types (savanna, MEF and XV, Figure 6). By using TDF as a reference for comparing species distribution patterns by vegetation type, the dissimilarities in species richness by family between them may be better perceived. Because of such differences, family patterns in the regional flora (Figure 2) were not identical to any of those observed in individual vegetation types. For example, with 32 grass species, Poaceae in the largest family in savanna, but is second in the general list, whereas this family occupied the ninth position in TDF. A similar situation was observed for Orchidaceae, whose largest diversity was recorded in MEF and in XV, and that ranked fourth in the regional list despite its low diversity in TDF. In other words, the fact that a family had ranked high in one or more vegetation types does not necessarily imply a high position in the regional flora, since this is rather dependent on how many species are contributed by each vegetation type. For example, Euphorbiaceae ranked first in RF, second in TDF and fourth in XV, but its species richness put it in the fifth place in the regional list.

Biological spectra

The growth form spectrum for the entire flora of Nizanda region showed that, with slightly more than one fourth of the species (248 species; 26.9%), forbs were the most numerous ensemble, with trees being the second one (223 species; 24.2%). Shrubs (170; 18.4%) and climbers (159; 17.2%) occupied the third and fourth positions (Figure 7).

Phanerophytes were by far the most abundant category in the life form spectrum for the regional flora (52%), followed by hemicryptophytes (14.9%) and chamaephytes (14.4%). The most poorly represented category was cryptophytes (7.9%; Figure 8). In terms of growth type, herbs (428 species) were slightly more diverse than woody plants (409). These two categories together accounted for > 90% of all species. On the contrary, suffruticose, parasites and succulent plants represented less than 5% of the flora each (Figure 9). Finally, as expected for a

terrestrial habitat, plants rooted directly in the soil prevailed, but lithophytic plants turned out to be an important component of the flora, more so than epiphytes (Figure 10).

Biological spectra for individual vegetation types generally differed from those observed for the regional flora (Figures 8-10). In MEF the lack of creepers and graminoids was noticeable, but in turn forbs were better represented there. The two most differing growth form patterns were those obtained for savanna and secondary vegetation (Figure 7).

Despite the overall prevalence of phanerophytes in the regional flora of Nizanda, at three vegetation types (savanna, AV and SV) this life form was not the most abundant category. In two of these communities (savanna and AV) hemipterophytes were richer, whereas in the third (SV) therophytes prevailed (Figure 8). Regarding growth types, in TDF woody species were well represented, but this pattern was not true for four vegetation types (MEF, AV, savanna, and SV), where herbs prevail (Figure 9). There was a sharp difference between the woody and herbaceous plant categories with respect to the other growth types (suffruticose, parasitic and succulent plants); however, the abundance of succulents in XV and suffruticose plants in the savanna must be highlighted (Figure 9).

In relation to growth habit spectra, those observed for MEF and XV are worth noticing. For the MEF the abundance of epiphytes was noteworthy, and lithophytic plants (i.e. not growing on soil accumulated in crevasses) were relatively over-represented in XV. Moreover, in XV epiphyte richness was conspicuous (Figure 10). Due to the way in which plant communities were defined, but also reflecting a biological phenomenon, in AV only herbaceous plants (forbs or graminoids) were recorded, none of them classified as phanerophyte (Figures 7-10). It must be clarified that the number of species assigned to this category was very low (7 species only), and therefore this pattern must be taken with caution.

Discussion

Regional floristics

The new efforts of botanical exploration in Nizanda resulted, among other things, in an increase equivalent to one fourth in the size of the previously published checklist. Some of these species represented new records for the region or even for the entire state; for example *Leochilus scriptus* (new record for Oaxaca), *Quassia amara* and *Rinorea hummelii*, all of them typical of very humid habitats. Even further, a few collected species apparently are new to science. *Chysis* sp. nov. was previously known from the Los Tuxtlas region in Veracruz State, and *Catopsis* aff. *nutans*, whose morphology does not coincide with any other known specimen of this genus (C. Granados, com. pers.).

The addition of nine families to the current checklist represents an increment of *ca.* 7.6% for a taxonomic category considered to be very stable (Villaseñor *et al.*, 2005), although each one

of these families contributed only with one or two species. Undoubtedly, this finding reflects a biological fact, as the addition of families derived mainly from collections made in the community developing at the climatically most different site; however, it is also related to an insufficient taxonomic knowledge. This is the case for the most recent families enlisted for TDF. These families actually corresponded to species collected a long time ago, but it that were determined only recently. Because other taxa are in the same situation (i.e. waiting for determination), and if we add the need to explore more thoroughly the highest parts of the mount Cerro Naranjo, we can conclude that the floristic checklist for Nizanda is not yet complete.

As all cultivated species were excluded, the reported figures for Nizanda's floristic richness strictly refer to wild species, including non-native species naturalized in the region. In this context, Orchidaceae was the only family among the five most diverse ones without exotic elements. In turn, Legumes were an extremely diverse group, with a total of 128 species, i.e. more than twice as many as the family with the second largest richness (Poaceae, 59 species). The difference between these two latter families becomes more relevant when considering the alien component, as in Poaceae such set is quite numerous, whereas among legumes is much smaller. This pattern can be also observed at national level, where Poaceae was the family with the largest number of alien species in Mexico (171 species), and the second place was for Fabaceae *sensu lato* (57 species; Villaseñor and Espinosa-Garcia, 2004). One explication for this pattern could be a consequence of the intentional introductions of grasses as fodder for cattle (Villaseñor and Espinosa-Garcia, 2004). It is noteworthy that several legumes occurring in Nizanda are typical of disturbed environments, but that are native to the region (*Acacia cochliacantha*, *A. farnesiana*, *Mimosa acantholoba* var *eurycarpa*, *M. tenuiflora* among others; Lebrija-Trejos, 2004), whereas most grasses present in the SV are alien (López-Olmedo *et al.*, 2006).

The majority of Nizanda's most diverse families are typical of dry tropical habitats, but they do not always occupy the same prominent places in the floras (Gentry, 1995; Lott and Atkinson, 2002, 2006, Trejo and Dirzo, 2002, Salas-Morales *et al.*, 2003). Similarly, the most speciose genera occurring at Nizanda, namely *Ipomoea*, *Croton* and *Tillandsia*, are common throughout the Neotropics (Torres-Colín, 1989, 2004; Gentry, 1995, Trejo, 2005). However, the absence from this group of *Cassia s.l.* (including *Senna*), a genus that is more diversified in southeastern México and other neotropical areas, and of *Euphorbia*, which is more diverse in Chamela (Gentry, 1995, Lott and Atkinson, 2002, 2006) is remarkable. Moreover, At Nizanda, *Ipomoea* and *Tillandsia* still have some chances of increasing their known richness. For several Convolvulaceae species we collected only one specimen, so that most specimens of this family corresponded to different species. In the case of *Tillandsia*, their epiphytic habit makes access to them difficult, which is particularly critical in the MEF. Also, we suspect that the number of species of *Acalypha*, *Piper* and *Peperomia* will continue to increase as the process of species determination makes further progress, because we already have several undetermined specimens

that clearly belong to these genera. Unfortunately, at the genus level many taxonomic changes are taking place, thus comparing species by genus data without a profound process of systematization between floras is very difficult at present. For example, the common genus *Acacia* is now divided in two, *Acacia* and *Acaciella*.

Vegetation types at Nizanda

The classification analyses showed that the grouping of samples is consistent with the majority of those vegetation types previously recognized for the region based on physiognomic attributes (Pérez-García *et al.*, 2001). In terms of floristic composition, the savanna emerged as the most distinctly different vegetation type. Savanna establishes on habitats characterized by sites with very shallow soils and where fire is a recurring disturbance factor. Probably, fire is responsible for the uniqueness of this community at Nizanda, as has been reported for other localities (Pausas and Bradstock, 2007). In contrast XV, which also thrives on sites with shallow soils –or even with no soil–, hosts many epiphytic and lithophytic species, as well as many succulent plants, which are virtually absent from the savanna. Besides, in XV not a single grass species is present, unlike savannas where 32 species of this family have been recorded and where one of them (*Trachypogon spicatus*) accounts for 80% of dominance (López Olmedo *et al.*, 2006).

The classification analyses provided numeric arguments that supplemented our original field observations, and pointed out to the need of reclassifying Nizanda's plant communities. In this context, physiognomy and composition play supplementary roles, because similar physiognomies may be associated to substantially different compositions. This was the case of TDF on more developed soils and TDF on bare limestone bedrock, as the latter turned out to be more akin in its floristic composition to the xerophytic scrub (Pérez-García and Meave, 2004). Again, with some unique species the semi-spiny scrub were physiognomically different than TDF, but both vegetation types shared many species; therefore it was justified to integrate them in a single floristic set (TDF).

The family level classification analysis showed smaller linkage distances between samples. This pattern may be interpreted considering that families represent a widely shared component among communities. Because of this reason, it is noteworthy that even at this taxonomic level some samples keep their identity as a group, as was the case of savanna and XV samples. In contrast, SV and semi-spiny scrub samples were groups together with most samples from TDF in the family level classification. The high frequency of Polygalaceae, Oxalidaceae, Turneraceae and Caesalpiniaceae are likely to be responsible for the strong grouping of savanna samples, whereas Bromeliaceae, Cactaceae, Commelinaceae and Agavaceae may have the same effect on the well differentiated position of XV. In contrast, although some species characteristic of SV (Lebrija-Trejos, 2004), together with *Perymenium grande*, *Exostema caribaeum*, *Hintonia latiflora*, occurring in the semi-spiny scrub, they belong to families widely distributed in the

region, which is why samples of this vegetation type merge with those of TDF at this high taxonomic level.

In comparing species richness by family among the five richest vegetation types we found that their distributions were not coincident, possibly reflecting phylogenetic constraints in their abilities to colonize different environments. This may be exemplified by the large diversities in families whose species have high humidity requirements, such as epiphytes in the Orchidaceae family, ferns of the Polypodiaceae, Aspleniaceae, Pteridaceae and Thelypteridaceae families, and palms of the *Chamaedorea* genus (Arecaceae) in MEF. Similar situations have been reported for other systems worldwide (Grubb *et al.*, 1963; Bhattarai and Vetaas, 2003).

Biological spectra

The decision to assign each species to a single category in all four classifications related to biological spectra inevitably causes some problems, and surely these classifications may be bettered in the future. Also, and because they are not indicative of species' relative abundances, biological spectra for the regional flora are not necessarily faithful indicators to this landscape's vegetation. Nevertheless, these floristic spectra allow us to visualize in which categories concentrated the species richness, and which ones are less well represented.

Nizanda' flora is dominated by phanerophytes, *i.e.* trees, shrubs, epiphytes and climbing forbs. The abundance of phanerophytes suggests that the environment is not particularly unfavourable for plant growth and survival in this region. Yet with Nizanda being a region dominated by forest vegetation, it is noteworthy that herbs are the most diverse component of the flora, although the difference with woody plants is very small. Moreover, the lack of permanent water bodies in the region is reflected in a very low representation of clearly aquatic or subaquatic species. Several species, like *Arachnothryx leucophylla* and *Augusta rivalis*, were classified as terrestrial rather than as aquatic, although they always live on the border of the water courses but actually growing on land. Species from riparian vegetation developed along a gradient of dependence from water and thus it is very difficult to set completely objective limits.

The regional growth form spectrum was not matched by any of the communities taken individually. Considering that TDF contributes with the largest species richness to the regional flora, biological spectra for this community tended to mirror the regional ones, but this was not always so, as exemplified by forbs richness (Figure 7). The large contribution of savanna to the richness of forbs and of graminoids herbs modifies substantially the pattern found for the TDF. Nizanda's savanna is dominated by grasses, whilst trees and shrubs are almost completely absent; therefore, its life form spectrum is very different from that reported in a study of the Brazilian *cerrado* (Batalha and Martins, 2004). Nevertheless, it is worth mentioning that at Nizanda a plant community exists that may be classified as a shrubby savanna, whose floristic composition is more or less well known, but whose structure has not been quantified yet.

In MEF the lack of graminoid and creeping herbs is noticeable, whilst forbs had the largest representation there (Figure 7). Considering that this is the less well explored vegetation type this pattern could change in the future, especially for the categories that were absent, but the abundance of epiphytic forbs may be considered to be a true biological trait typical of this community. In this vegetation type an abundant and conspicuous Poaceae occurs, *Chusquea liebmanni*, which does not present the typical caespitose habit of most grasses and thus was classified as a climber. Contrastingly, in the physiognomically similar riparian forests, forbs were poorly represented, both epiphytic and understorey ones.

The savanna and the SV had the most similar life form spectra, because in them all categories were most evenly distributed. However, the differences between these two communities in terms of richness of chamaephytes (larger in savanna) and therophytes (larger in SV) are evident. The comparison with the growth form spectra also reveals important differences, as in SV climbers were much more numerous, whereas forbs prevailed in the savannas. It remains unclear why savanna forbs do not colonize disturbed sites with SV, or the other way around. In fact, such questioning may be extended for the majority of the flora typical of both vegetation types. Although in principle savanna species could be able to colonize those environments with deeper and more fertile soils that are used for agriculture and cattle raising, this simply does not happen.

Final remarks

It is frustrating that the comparison of life form spectra in Nizanda's flora can only be made against a handful of studies, simply because they are not available or because they do not report comparable classifications (*i.e.* Burke, 2001; Matallana *et al.*, 2005; Zhu *et al.*, 2005; Çakan and Karataş, 2006). Unfortunately, floristic work is being increasingly excluded from modern science prototypes, and if one adds to this situation the long time involved in preparing a complete floristic list for a diverse locality, it turns out that this type of research is more and more incompatible with those criteria used in evaluating the performance of botanical researchers in Mexico. Although this may appear to be a very specific issue for the Mexican scientific guild at first, it is certainly not as the same situation it likely to occur in other countries. More importantly, however, the case of Mexico should be taken as a cause of international concern, considering that this nation harbours one of the largest biological diversities in the world and that many species are endemic to it (Rzedowski, 1991, Challenger, 1998, Villaseñor 2003). Moreover, deforestation rates in Mexico are still very high (Trejo and Dirzo, 2002), and the threat faced by many plant communities due to climatic change may be even larger.

Regarding the question whether a new floristic prospection in this region was justified, the answer is a definite yes. This positive answer is not only based on the new records for the flora, but also on the fact that it made possible revisiting the vegetation classification scheme. And yet

the floristic inventory of this locality is not finished, as some communities have not been properly explored (like MEF), and because there are plant collections awaiting determination. Some plant attributes such as dispersal syndromes, phenology, leaf traits, and other functional attributes could provide more information on the structuring mechanisms operating in the multiple plant communities present in the heterogeneous landscape of Nizanda.

Acknowledgements

We thanks to CONABIO (grant L085), SEMARNAT-CONACYT (2002-C01-0267), PAPIIT-UNAM (IN221503), to the taxonomists enlisted in Appendix I, and to the people of Nizanda, especially to the Reyes-Manuel Family. Marco A. Romero help with the management of the data bases. P. Guadarrama, I. Sánchez-Gallén, O. Núñez-Castillo, and many students assisting in the field work.

References

- Batalha, M.A. and F.R. Martins. 2004. Floristic, frequency, and vegetation life-form spectra of a Cerrado site. *Brazilian Journal of Biology* **64**:203-209.
- Bhattarai, K.R. and O.R. Vetaas. 2003. Variation in plant species richness of different life forms along a subtropical elevation gradient in the Himalayas, east Nepal. *Global Ecology and Biogeography* **12**:327–340.
- Burke, A. 2001. Determinants of inselberg floras in arid Nama Karoo landscapes. *Journal of Biogeography* **28**:1211-1220.
- Çakan, H. and Ç. Karataş. 2006. Interactions between mycorrhizal colonization and plant life forms along the successional gradient of coastal sand dunes in the eastern Mediterranean, Turkey. *Ecological Research* **21**:301–310.
- Challenger, A. 1998. *Utilización y Conservación de los Ecosistemas Terrestres de México: Pasado, Presente y Futuro*. CONABIO, Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México y Agrupación Sierra Madre, A.C. México, D.F. 847 pp.
- Cevallos-Ferriz, S.R. and E.A. González-Torres. 2005. Geological setting and phytodiversity in Mexico. In: F.J. Vega, T.G. Nyborg, M. del C. Perrilliat, M. Montellano-Ballesteros, S.R. Cevallos-Ferriz and S.A. Quiroz-Barroso. *Studies on Mexican Paleontology*. Págs. 1-18. Springer. Amsterdam.
- Ferrusquía-Villafranca, I. 1998. Geología de México: una sinopsis. In: T.P. Ramamoorthy, R. Bye, A. Lot and J. Fa (Compiladores). *Diversidad Biológica de México*. Pp. 3-108. Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México. México D.F.
- Gallardo-Cruz, J.A., J.A. Meave and E.A. Pérez-García. 2005. Estructura, composición y diversidad de la selva baja caducifolia del Cerro Verde, Nizanda (Oaxaca), México. *Boletín de la Sociedad Botánica de México* **76**:19-35.
- García, E. 2004. *Modificaciones al Sistema de Clasificación Climática de Köppen*. 4a ed. Universidad Nacional Autónoma de México. México D.F. 90 pp.

- García-Mendoza, A.J. 2004. Integración del conocimiento florístico del estado. In: A.J. García-Mendoza, M.J. Ordóñez and M. Briones-Salas (Eds.). *Biodiversidad de Oaxaca*. Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México, Fondo Oaxaqueño para la Conservación de la Naturaleza and World Wildlife Fund. México, D.F. Pp. 305-325.
- Gentry, A. 1995. Diversity and floristic composition of Neotropical dry forests. In S.H. Bullock, H.A. Mooney and E. Medina (Eds.). *Seasonally Dry Tropical Forests*. Pp. 146-194. Cambridge University Press. Cambridge.
- Gonzalez-Silvera, A., E. Santamaria-del-Angel, R. Millán-Nuñez, H., Manzo-Muñoz. 2004. Satellite observations of mesoscale eddies in the Gulfs of Tehuantepec and Papagayo (Eastern Tropical Pacific). *Deep-Sea Research II* **51**:587–600.
- Grubb, P.J., J.R. Lloyd, T.D. Pennington and T.C. Whitmore. 1963. A Comparison of montane and lowland rain forest in Ecuador I. The forest structure, physiognomy, and Floristics. *The Journal of Ecology* **51**:567-601.
- Kier, G., J. Mutke, E. Dinerstein, T.H. Ricketts, W. Küper, H. Kreft and W. Barthlott. 2005. Global patterns of plant diversity and floristic knowledge. *Journal of Biogeography* **32**:1107–1116.
- Lebrija-Trejos, E. 2001. *Análisis Estructural de la Vegetación Ribereña en la Región de Nizanda, Oaxaca, México*. B.Sc. Thesis, Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México, México, D.F. 133 pp.
- Lebrija-Trejos, E. 2004. Secondary Succession in a Tropical Dry forests of Southern Mexico. M.Sc. Thesis. Wageningen University. Wageningen. 68 pp.
- López-Olmedo, L.I., E.A. Pérez-García and J.A. Meave. 2006. Estructura y composición florística de las sabanas de la región de Nizanda, Istmo de Tehuantepec (Oaxaca), México. *Acta Botanica Mexicana* **77**:41-67.
- Lorence, D.H. and A. García-Mendoza. 1989. *Oaxaca, Mexico*. En: D.G. Campbell and H.D. Hammond (eds.). *Floristic inventory of tropical countries: the status of plant systematics, collections, and vegetation, plus recommendations for the future*. Pp. 253-269. New York Botanical Garden. Bronx.
- Lott, E.J. and T.H. Atkinson. 2002. Biodiversidad y fitogeografía de Chamela-Cuitxmala, Jalisco. In: F.A. Nogra, J. Vega and M. Quesada (Eds.). *Historia Natural de Chamela*. Pp. 83-97. Instituto de Biología. Universidad Nacional Autónoma de México, México, D.F.
- Lott, E.J. and T.H. Atkinson. 2006. Mexican and Central American seasonally dry tropical forests: Chamela-Cuixmala, Jalisco, as a focal point for comparison. In: R.T. Pennington, G.P. Lewis and J.A. Ratter. *Neotropical Savannas and Seasonally Dry Forests. Plant Diversity, Biogeography, and Conservation*. Pags. 315-342. Taylor and Francis. U.S.A.
- Magurran, A.E. 2004. *Measuring biological diversity*. Blackwell Publishing. Oxford. 256 pp.
- Matallana, G., T. Wendt, D.S.D. Araujo and F.R. Scarano. 2005. High abundance of dioecious plants in a tropical coastal vegetation. *American Journal of Botany* **92**:1513–1519.
- Miranda, F. and E. Hernández-X. (1963) Los tipos de vegetación en México y su clasificación. *Boletín de la Sociedad Botánica de México* **28**:29-179.
- Müller-Dombois, D. and H. Ellenberg. 1974. *Aims and Methods of Vegetation Analysis*. John Wiley & Sons, New York.
- Pausas J.G. and R.A. Bradstock. 2007. Fire persistence traits of plants along a productivity and disturbance gradient in mediterranean shrublands of south-east Australia. *Global Ecology and Biogeography* **16**:330–340
- Pérez-García, E.A. and J.A. Meave. 2004. Heterogeneity of xerophytic vegetation of limestone outcrops in a tropical deciduous forest region. *Plant Ecology* **175**:147-163.

- Pérez-García, E.A. and J.A. Meave. 2006. Coexistence and divergence of tropical dry forests and savannas in southern Mexico. *Journal of Biogeography* **33**:438-447.
- Pérez-García, E.A., J. Meave and C. Gallardo. 2001. Vegetación y flora de la región de Nizanda, Istmo de Tehuantepec, Oaxaca. *Acta Botanica Mexicana* **56**:19-88.
- Pérez-García, E.A., J.A. Meave and J.A. Gallardo-Cruz. 2005. Diversidad β y diferenciación florística en un paisaje complejo del trópico estacionalmente seco del sur de México. In: G. Halffter, J. Soberón, P. Koleff and A. Melic (Eds.). Sobre Diversidad Biológica: el Significado de las Diversidades Alfa, Beta y Gamma. Pp. 123-142. Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad. Sociedad Entomológica Aragonesa. Zaragoza, Spain.
- Peterson, A.T., J. Soberón and V. Sánchez-Cordero. 1999. Conservatism of ecological niches in evolutionary time. *Science* **285**:1265-1267.
- Ramírez, N. 2002 Reproductive phenology, life-forms, and habitats of the Venezuelan Central Plain. *American Journal of Botany* **89**:836-842.
- Reich, P.B., I.J. Wright, J. Cavender-Bares, J.M. Craine, J. Oleksyn, M. Westoby and M.B. Walters. 2003. The evolution of plant functional variation: traits, spectra, and strategies. *International Journal of Plant Sciences* 164(3 Suppl.):S143-S164.
- Rowe, N. and T. Speck. 2005. Plant growth forms: an ecological and evolutionary perspective. *New Phytologist* **166**:61-72.
- Rzedowski, J. 1991. Diversidad y orígenes de la flora fanerogámica de México. *Acta Botanica Mexicana* **14**:3-21.
- Salas-Morales, S.H., A. Saynes-Vásquez and L. Schibli. 2003. Flora de la costa de Oaxaca, México: Región de Zimatán. *Boletín de la Sociedad Botánica de México* **72**:21-58.
- Salas-Morales, S.H., L. Schibli, A. Nava-Zafra y A. Saynes-Vásquez. 2007. Flora de la costa de Oaxaca, México (2): Lista florística comentada del Parque Nacional Huatulco. *Boletín de la Sociedad Botánica de México* **81**:101-130.
- Sierra-Huelsz, A. 2005. Relación entre la Diversidad Estructural y la Diversidad Taxonómica en Comunidades Leñosas de una Región Estacionalmente Seca. B.Sc. Thesis, Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México, México, D.F.
- Steenburgh, W.J., D.M. Schultz and B.A. Colle, 1998. The structure and evolution of gap outflow over the Gulf of Tehuantepec, Mexico. *Monthly Weather Review* **126**:2673-2691.
- Torres-Colín, L.M. 1989. *Estudio Florístico y Descripción de la Vegetación del Cerro Guiengola, en el Istmo de Tehuantepec, Oaxaca*. B.Sc. Thesis (Biología). Escuela Nacional de Estudios Profesionales, Campus Iztacala. Universidad Nacional Autónoma de México. Los Reyes Iztacala, Estado de México. 81 pp.
- Torres-Colín, R. 2004. Tipos de vegetación. In: A.J. García-Mendoza, M.J. Ordóñez and M. Briones-Salas (Eds.). Biodiversidad de Oaxaca. Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México, Fondo Oaxaqueño para la Conservación de la Naturaleza and World Wildlife Fund. México, D.F. Pp. 105-117.
- Torres-Colín, R., L. Torres-Colín, P. Dávila-Aranda and J.L. Villaseñor-Ríos 1997. *Listados Florísticos de México XVI. Flora del Distrito de Tehuantepec, Oaxaca*. Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México. México, D.F. 68 pp.
- Trejo, I. 2005. Análisis de la diversidad de la selva baja caducifolia en México. In: G. Halffter, J. Soberón, P. Koleff and A. Melic (Eds.). Sobre Diversidad Biológica: el Significado de las Diversidades Alfa, Beta y Gamma. Pp. 111-122. Sociedad Entomológica Aragonesa, Zaragoza, Spain.
- Trejo, I. and R. Dirzo. 2002. Floristic diversity of Mexican seasonally dry tropical forests.

- Biodiversity and Conservation* **11**:2063-2084.
- Webb, C.O., D.D. Ackerly, M.A. McPeck and M.J. Donoghue. 2002. Phylogenies and community ecology. *Annual Reviews in Ecology and Systematics* **33**:475-505.
- Villaseñor, J.L. 2003. Diversidad y distribución de las Magnoliophyta de México. *Interciencia* **28**:160-167.
- Villaseñor J.L. and F. Espinosa-Garcia, 2004. The alien flowering plants of Mexico. *Diversity and Distributions* **10**:113-123.
- Villaseñor, J.L., G. Ibarra-Manríquez, J.A. Meave and E. Ortiz. 2005. Higher taxa as surrogates of plant biodiversity in a megadiverse country. *Conservation Biology* **19**:1-7.
- Wendt, T. 1998. Composición, afinidades florísticas y orígenes de la flora arbórea del dosel de los bosques tropicales húmedos de la vertiente mexicana del Atlántico. In: T.P., Ramamoorthy, R. Bye, A. Lot and J. Fa (compiladores). *Diversidad biológica de México. Orígenes y distribución*. Pp. 581-664. Universidad Nacional Autónoma de México. México D.F.
- Westoby, M., B. Rice and J. Howe. 1990. Seed size and plant growth form as factors in dispersal spectra. *Ecology* **71**:1307-1315.
- Williams, L. 1939. Árboles y arbustos del Istmo de Tehuantepec, México. *Lilloa* **4**:137-171.
- Zizumbo, D. and P. Colunga. 1980. *La Utilización de los Recursos Naturales entre los Huaves de San Mateo del Mar, Oaxaca*. B.Sc. Thesis, Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México. México D.F.
- Zhu, H., J.P. Shi and C.J. Zhao. 2005. Species composition, physiognomy and plant diversity of the tropical montane evergreen broad-leaved forest in southern Yunnan. *Biodiversity and Conservation* **14**:2855–2870.

Appendix II. Plant specialists who participated in the determination of those botanical specimens on which the present floristic checklist was based.

Leonardo Alvarado	Rosaura Grether González	Ivón M. Ramírez Murillo
Gloria Andrade	Ana M. Hanan Alipi	Francisco Ramos
Daniel F. Austin	Patricia Hernández	Clara H. Ramos
Attila Borhidi	Guillermo Ibarra Manríquez	Alberto Reyes García
Lidia Cabrera	Jaime Jiménez Ramírez	Jerónimo Reyes Santiago
Ma. Goreti Campos Ríos	Rolando Jiménez Machorro	Jon Ricketson
Antonio Carrillo	Rafael Lira Saade	Lourdes Rico Arce
Javier Castrejón R.	Lilián López Chávez	Gerardo Salazar Chávez
Angélica Cervantes	Liliana Itzé López Olmedo	Ivonne Sánchez Del Pino
Fernando Chiang Cabrera	Francisco Lorea Hernández	Jorge Sánchez Ken
Ramiro Cruz Durán	Antonio Lot Helgueras	Miguel A. Soto Arenas
Alfonso Delgado	Lucio Lozada Pérez	Mario Sousa Sánchez
Nelly Diego Pérez	Esteban Martínez Salas	Oswaldo Téllez Valdés
Adolfo Espejo Serna	Martha Martínez Gordillo	Rafael Torres Colín
Gabriel Flores Franco	Jorge A. Meave del Castillo	Leticia Torres Colín
Rosa María Fonseca	Isidro Méndez Larios	Ernesto Velázquez Montes
Claudia Gallardo Hernández	Juan Carlos Montero	José Luis Villaseñor Ríos
Susana Gama López	Michael Nee	Tom Wendt
Abisaí García Guzmán	Rodolfo Noriega Trejo	
María Teresa Germán	Darisol Pacheco Rivera	
Rosa E. González F.	Eduardo A. Pérez García	
Beatriz González Hidalgo	Armando Ponce	
Carolina Granados Mendoza	Hermilo Quero Rico	

Table 1. The most diverse taxa of the flora of Nizanda. S = species richness, G = genus richness by family.

Family richness		Most diverse genera		Genus richness by family	
Family	S	Genus	S	Family	G
Fabaceae	66	<i>Ipomoea</i> (Convolvulaceae)	12	Asteraceae	37
Poaceae	59	<i>Croton</i> (Euphorbiaceae)	11	Poaceae	35
Asteraceae	49	<i>Tillandsia</i> (Bromeliaceae)	10	Orchidaceae	32
Orchidaceae	48	<i>Euphorbia</i> (Euphorbiaceae)	9	Fabaceae	30
Euphorbiaceae	43	<i>Acacia</i> (Mimosaceae)	8	Rubiaceae	19
Mimosaceae	36	<i>Dioscorea</i> (Dioscoreaceae)	8	Euphorbiaceae	17
Rubiaceae	28	<i>Cyperus</i> (Cyperaceae)	8	Cactaceae	16
Caesalpinaceae	26	<i>Cordia</i> (Boraginaceae)	8	Mimosaceae	16
Convolvulaceae	21	<i>Mimosa</i> (Mimosaceae)	8	Acanthaceae	14
Cactaceae	21			Bignoniaceae	14

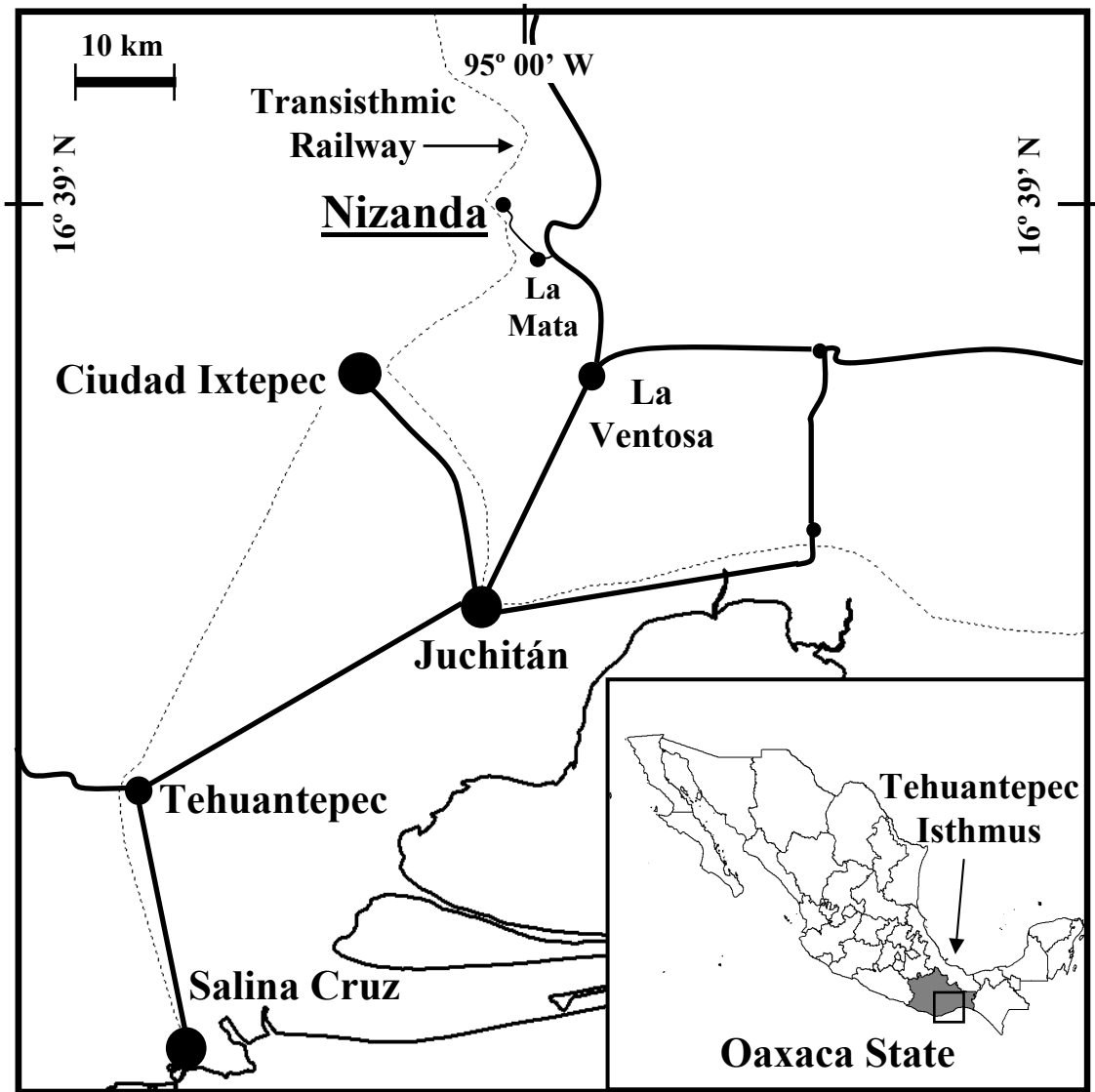


Figure 1. Study site localization at southern Mexico.

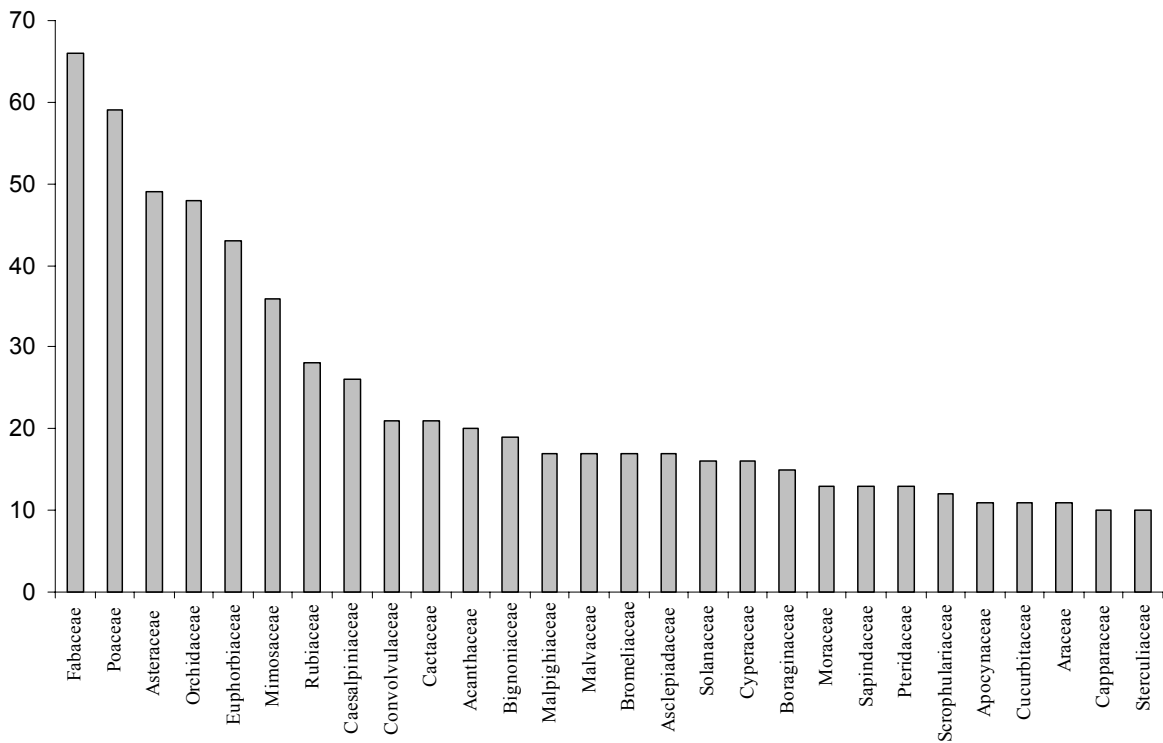


Figure 2. Species richness in the richest families (with more than nine species) of the Nizanda's flora, Oaxaca, México.

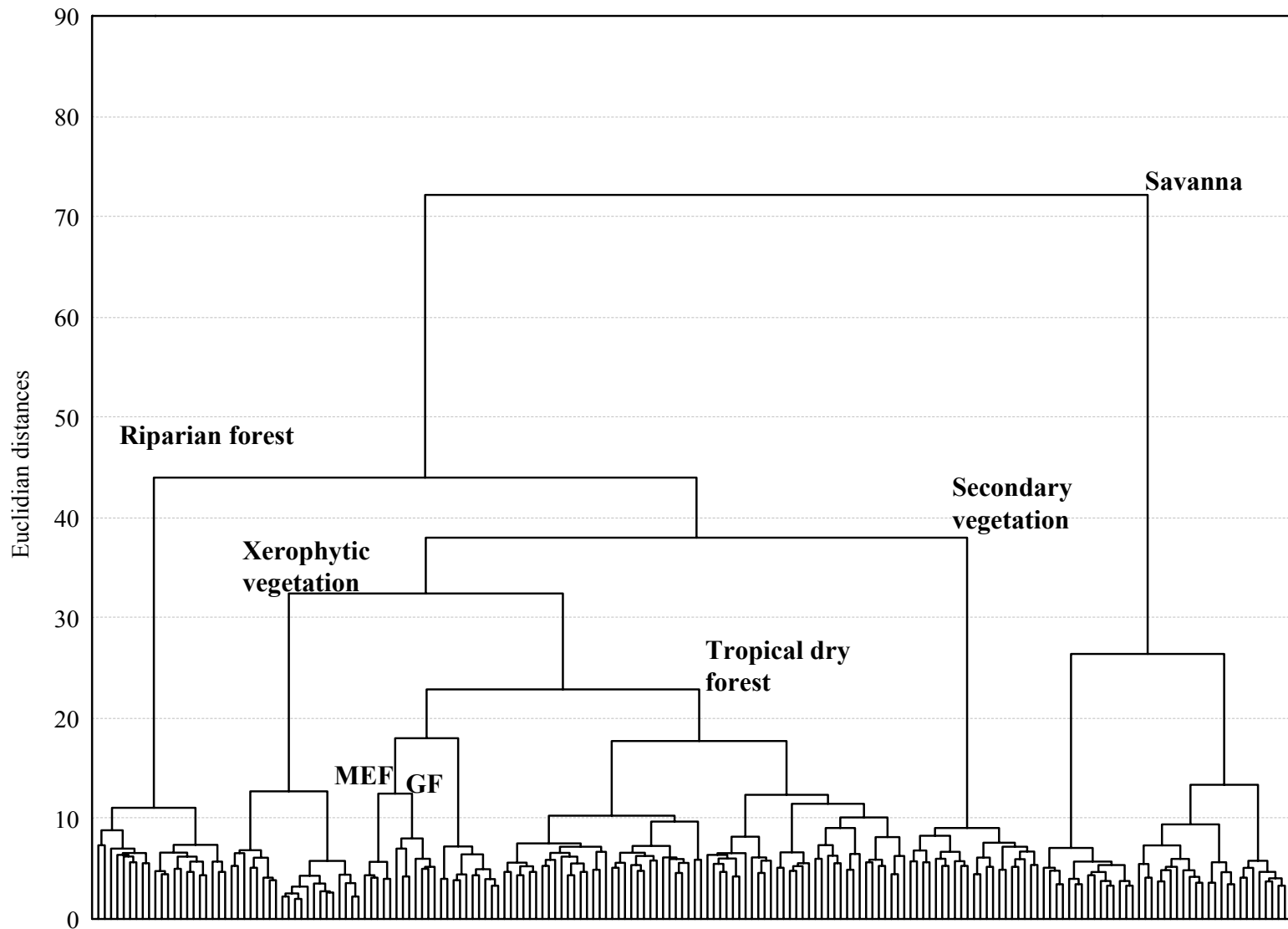


Figure 3. Dendrogram displaying affinities of species-based floristic structure among 188 vegetation samples (100 m²) from Nizanda, Mexico. The classification was performed with Ward's method and Euclidean distances, based on a matrix of presence/absence data. MEF = mountain evergreen forest, GF = Gallery forest.

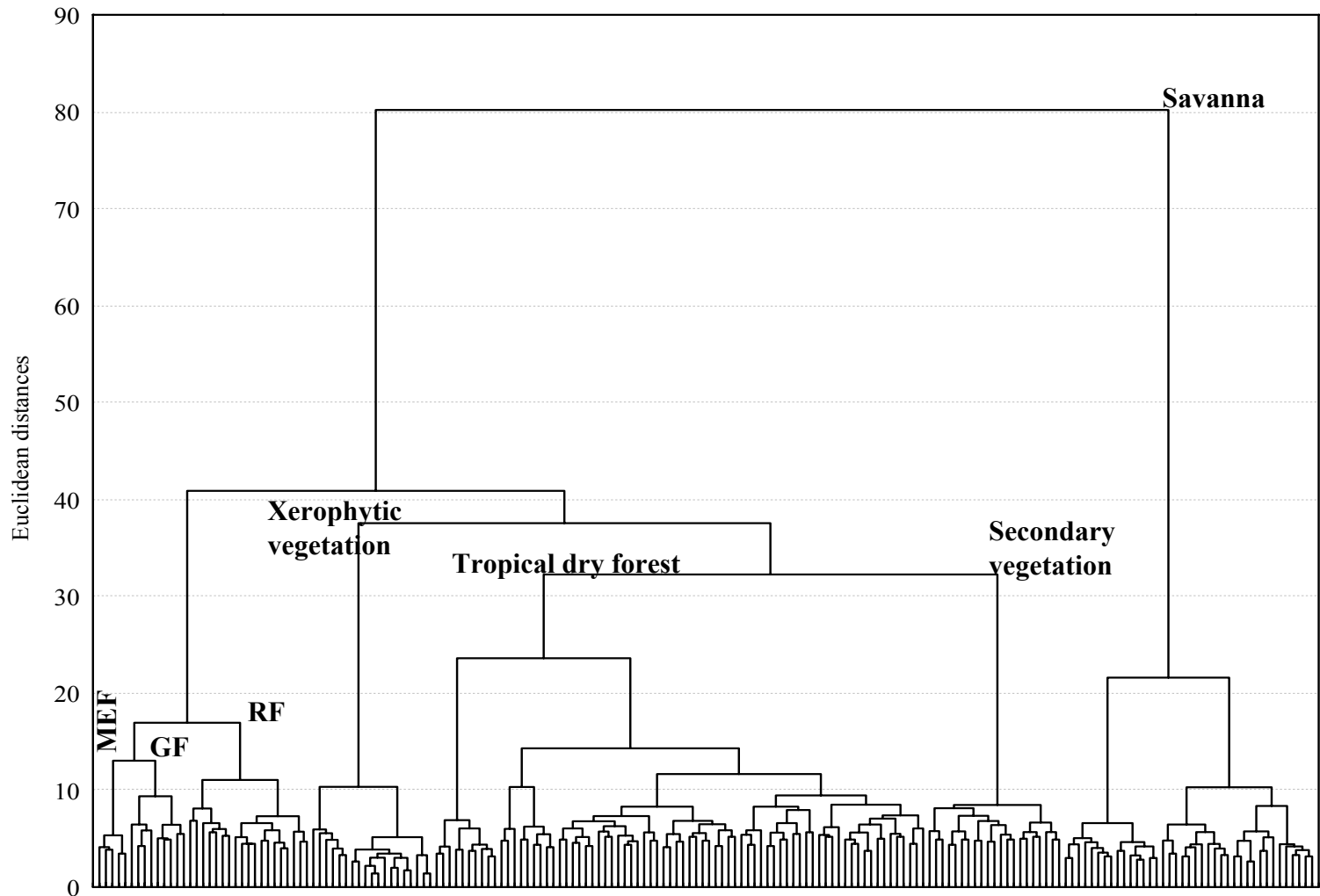


Figure 4. Dendrogram displaying affinities of genera-based floristic structure among 188 vegetation samples (100 m²) from Nizanda, Mexico. The classification was performed with Ward's method and Euclidean distances, based on a matrix of presence/absence data. GF = Gallery forest, MEF = mountain evergreen forest, RF = riparian forest.

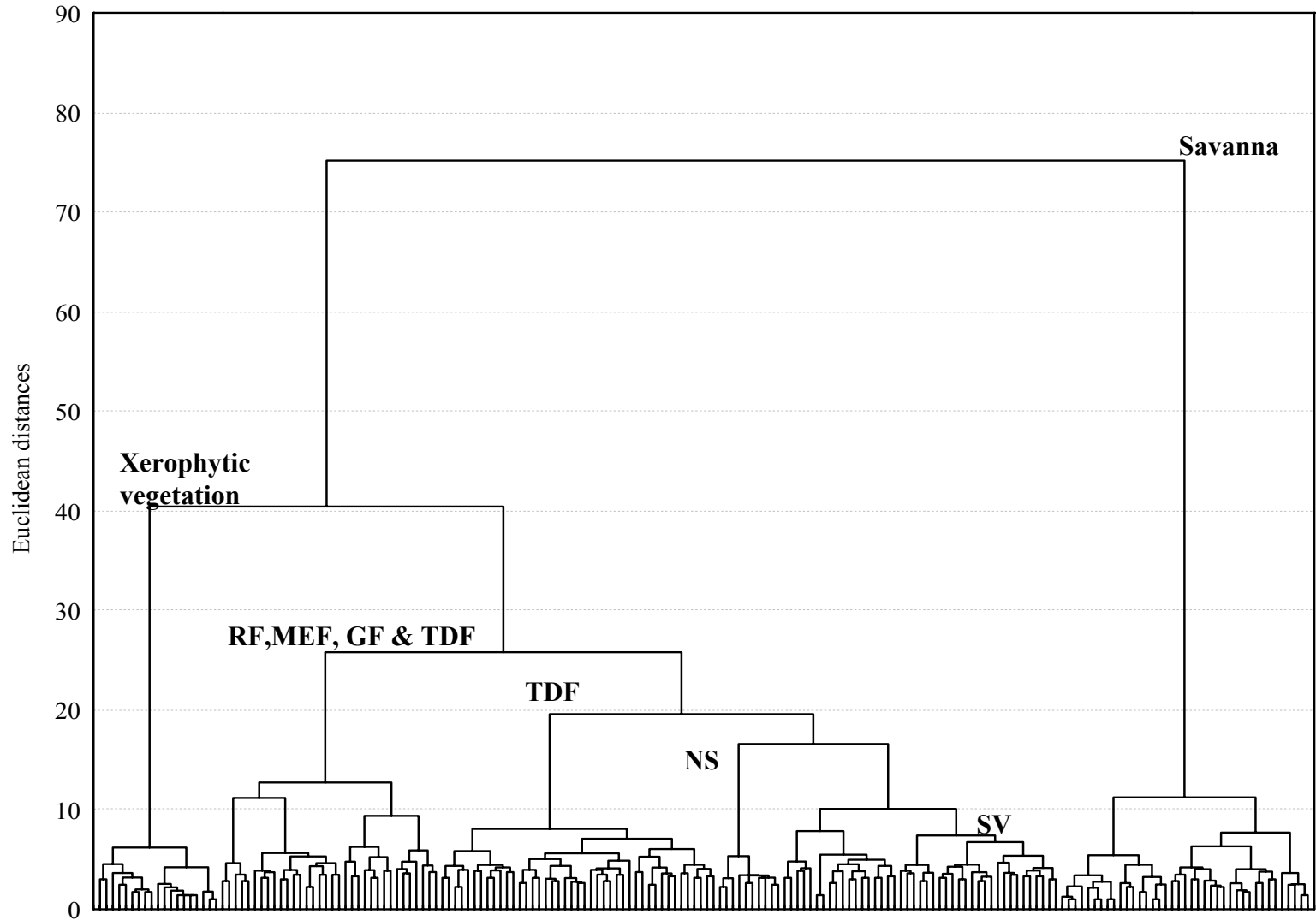


Figure 5. Dendrogram displaying affinities of family-based floristic structure among 188 vegetation samples (100 m²) from Nizanda, Mexico. The classification was performed with Ward's method and Euclidean distances, based on a matrix of presence/absence data. GF = gallery forest, MEF = mountain evergreen forest, NS = non spiny scrub, RF = Riparian forest, SV = secondary vegetation, TDF = tropical dry forest.

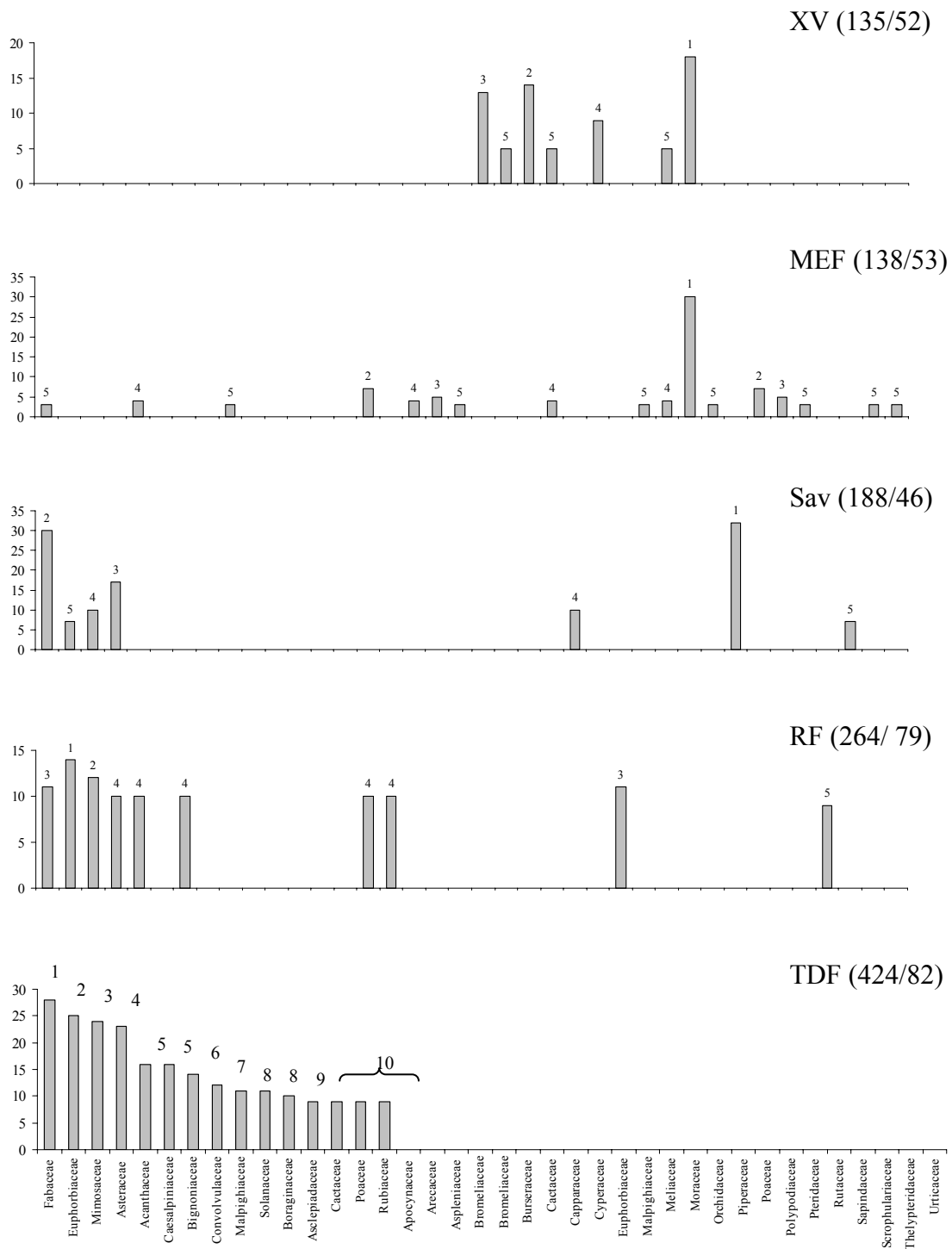


Figure 6. Number of species in the top ranking families in species richness, in the five most diverse vegetation types of Nizanda's region, Oaxaca, México. The number on the columns indicates the rank order of the first ten (in TDF) or the first five (for the other vegetation types) species richest families. For TDF the families of without rank are not in order of its species richness. Numbers in parenthesis indicates the total species number in the vegetation type (top) and total family richness (bottom). MEF = mountain evergreen forest, RF = Riparian forest, Sav = savanna, XV = xerophytic vegetation.

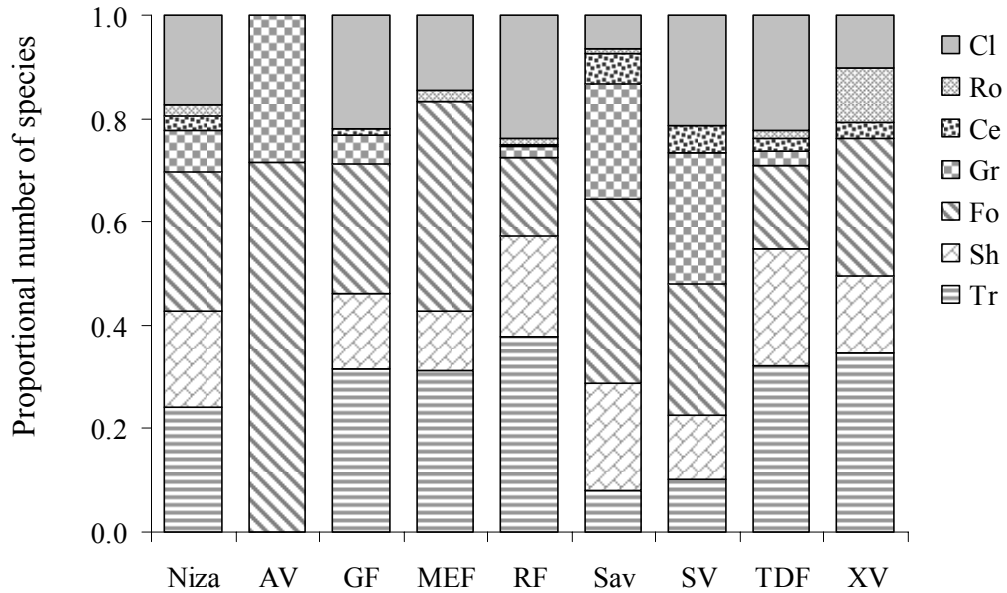


Figure 7. Growth form spectrum for the flora of Nizanda (Niza) and by vegetation types. Tr = tree, Sh = shrub, Fo = forb, Gr = graminoid, Ce = creeper, Ro = rosette, Cl = climber. AV = aquatic vegetation, GF = gallery forest, MEF = mountain evergreen forest, RF = riparian forest, Sav = savanna, TDF = tropical dry forest, XV = xerophytic vegetation.

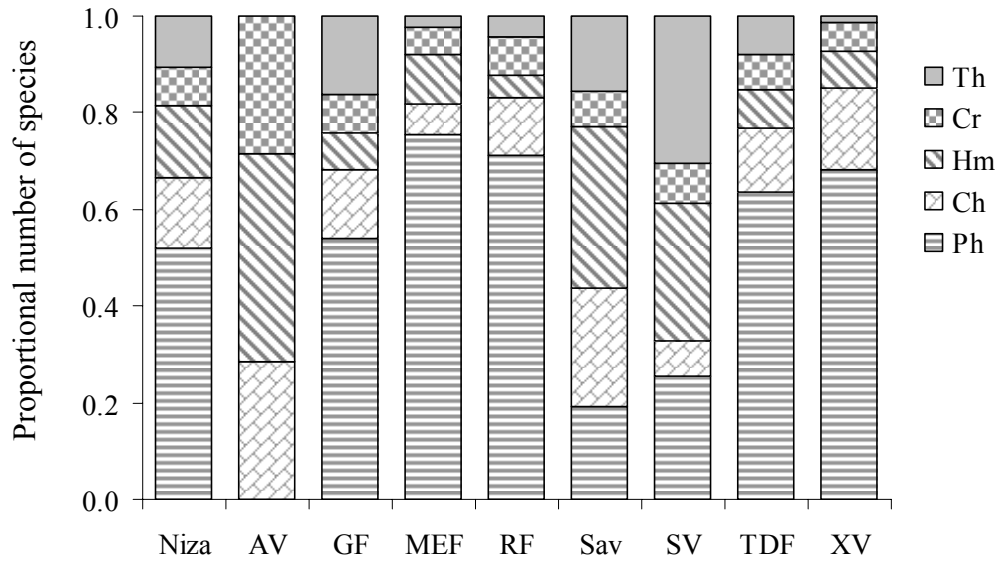


Figure 8. Life form spectrum for the flora of Nizanda (Niza) and by vegetation types. Ph = phanerophytes, Ch = chamaephyte, Hm = hemicryptophyte, Cr = cryptophyte, Th = Therophyte. AV = aquatic vegetation, GF = gallery forest, MEF = mountain evergreen forest, RF = riparian forest, Sav = savanna, TDF = tropical dry forest, XV = xerophytic vegetation.

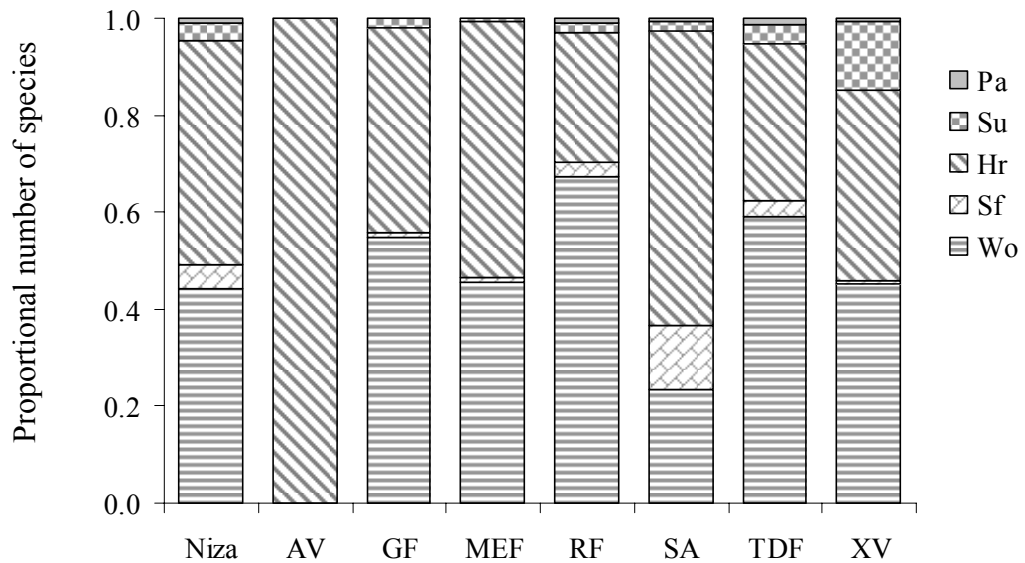


Figure 9. Growth types spectrum for the flora of Nizanda (Niza) and by vegetation types. Wo = woody, Sf = suffruticose, Hr = herbaceous, Su = succulent, Pa = parasitic. AV = aquatic vegetation, GF = gallery forest, MEF = mountain evergreen forest, RF = riparian forest, Sav = savanna, TDF = tropical dry forest, XV = xerophytic vegetation.

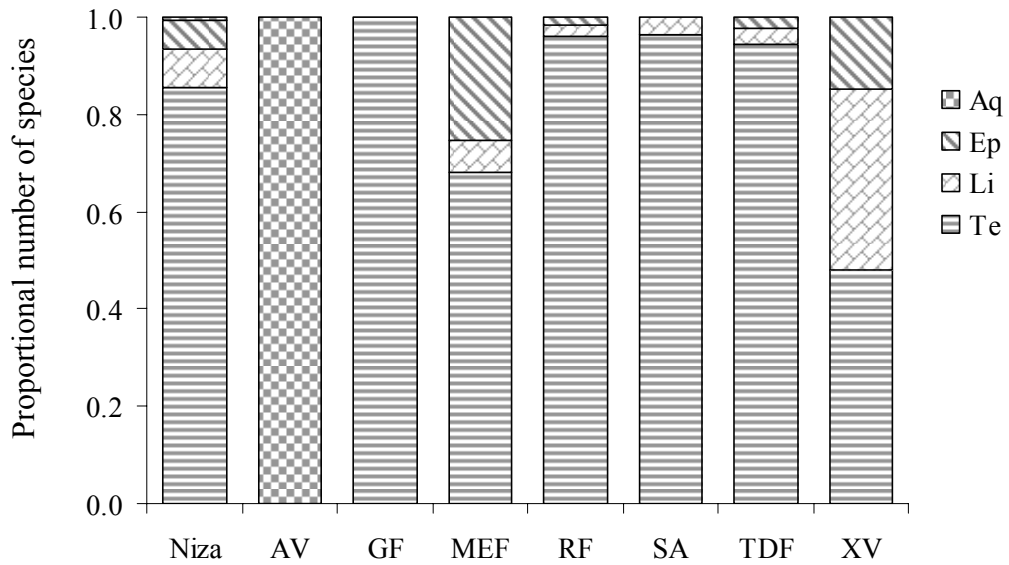


Figure 10. Growth habit types spectrum for the flora of Nizanda (Niza) and by vegetation types. Te = terrestrial, Li = lithophytic, Ep = epiphyte, Aq = aquatic. AV = aquatic vegetation, GF = gallery forest, MEF = mountain evergreen forest, RF = riparian forest, Sav = savanna, TDF = tropical dry forest, XV = xerophytic vegetation.

Taxa	Vegetation type								Growth form						Life form					Growth type					Growth habit						
	SA	TDF	XV	RF	MEF	GF	AV	SV	Tr	Sh	Fo	Gr	Ce	Ro	Cl	Ch	Hm	Ph	Cr	Th	Hr	Wo	Sf	Pa	Su	Ep	Te	Aq	Li		
*§ <i>Pleopeltis crassinervata</i> (Fée) T. Moore.					1						1						1				1						1				
*§ <i>Polypodium plesiosorum</i> Kunze					1										1		1				1						1				
*§ <i>Polypodium polypodioides</i> (L.) Watt. var. <i>aciculare</i> Weath.					1										1		1				1						1				
Pteridaceae																															
* <i>Acrostichum danaeifolium</i> Langsd. et Fisch.							1				1					1					1									1	
* <i>Adiantum amplum</i> C.Presl		1			1						1						1				1									1	
* <i>Adiantum deflectens</i> Mart.		1									1						1				1									1	
* <i>Adiantum lunulatum</i> Burm.f.		1		1							1						1				1									1	
* <i>Adiantum tetraphyllum</i> Humb. et Bonpl. ex Willd.					1						1						1				1						1				
* <i>Adiantum villosum</i> L.					1						1						1				1						1				
* <i>Ceratopteris thalictroides</i> (L.) Brongn.							1				1							1			1							1			
* <i>Cheilanthes alabamensis</i> (Buckley) Kunze				1							1						1				1									1	
* <i>Cheilanthes lozanii</i> (Maxon) R.M.Tryon et A.F.Tryon		1		1							1						1				1									1	
* <i>Cheiloplecton rigidum</i> (Sw.) Fée var. <i>rigidum</i>	1										1						1				1									1	
* <i>Hemionitis pinnatifida</i> Baker					1						1						1				1									1	
* <i>Pityrogramma calomelanos</i> (L.) Link		1									1					1					1									1	
* <i>Pityrogramma dealbata</i> (C.Presl) R.M.Tryon					1						1					1					1						1				
Schizaeaceae																															
* <i>Anemia hirsuta</i> (L.) Sw.		1									1						1				1									1	
* <i>Anemia pastinacaria</i> Moritz ex Prantl		1									1						1				1									1	
* <i>Lygodium venustum</i> Sw.				1										1			1				1						1				
Thelypteridaceae																															
* <i>Macrothelypteris torresiana</i> (Gaudich.) Ching					1						1						1				1						1				
* <i>Thelypteris hispidula</i> (Decne) C.F.Reed					1						1						1				1						1				

Taxa	Vegetation type								Growth form						Life form					Growth type					Growth habit						
	SA	TDF	XV	RF	MEF	GF	AV	SV	Tr	Sh	Fo	Gr	Ce	Ro	Cl	Ch	Hm	Ph	Cr	Th	Hr	Wo	Sf	Pa	Su	Ep	Te	Aq	Li		
*§ <i>Thelypteris meniscioides</i> (Liebm.) C.F.Reed					1						1					1					1									1	
CYCADOPHYTA																															
Zamiaceae																															
*♣ <i>Zamia spartea</i> DC.	1										1					1					1									1	
MAGNOLIOPHYTA																															
Acanthaceae																															
<i>Aphelandra scabra</i> (Vahl) Sm.		1		1						1								1				1								1	
* <i>Aphelandra schiedeana</i> Schlttdl. et Cham.					1					1								1				1								1	
<i>Barleria oenotheroides</i> Dum.Cours.		1		1							1					1						1								1	
*§ <i>Blechnum pyramidatum</i> (Lam.) Urb.		1		1	1	1					1					1						1								1	
<i>Bravaisia integerrima</i> (Spreng.) Standl.		1		1					1									1				1								1	
* <i>Carlowrightia arizonica</i> A.Gray		1									1					1						1								1	
* <i>Chileroanthemum</i> aff. <i>violaceum</i> Miranda		1								1							1					1								1	
* <i>Elytraria imbricata</i> Pers.		1	1					1			1						1					1								1	
<i>Holographis leticiana</i> T.F.Daniel		1								1						1						1								1	
*§ <i>Justicia candicans</i> (Nees) L.D.Benson		1		1						1								1				1								1	
<i>Justicia caudata</i> A.Gray	1	1		1							1					1							1							1	
*§ <i>Justicia oaxacana</i> (Greenm.) T.F. Daniel		1		1						1								1				1								1	
*§ <i>Justicia</i> sp. nov.		1								1								1					1							1	
*§ <i>Odontonema</i> aff. <i>auriculatum</i> (Rose) T.F.Daniel					1	1				1								1				1								1	
*§ <i>Pseuderanthemum alatum</i> (Nees) Radlk.					1						1									1	1									1	
<i>Ruellia inundata</i> Kunth		1		1							1					1						1								1	
<i>Ruellia pringlei</i> Fernald		1		1							1					1						1								1	
*§ <i>Siphonoglossa sessilis</i> (Jacq.) D.Gibson		1	1								1					1							1							1	

Taxa	Vegetation type								Growth form						Life form					Growth type				Growth habit							
	SA	TDF	XV	RF	MEF	GF	AV	SV	Tr	Sh	Fo	Gr	Ce	Ro	Cl	Ch	Hm	Ph	Cr	Th	Hr	Wo	Sf	Pa	Su	Ep	Te	Aq	Li		
* <i>Tetramerium nervosum</i> Nees				1		1					1				1							1								1	
<i>Tetramerium obovatum</i> T.F.Daniel		1											1		1								1							1	
Achatocarpaceae																															
<i>Achatocarpus nigricans</i> Triana				1						1								1				1								1	
Agavaceae																															
<i>Agave angustifolia</i> Haw.	1	1											1		1										1					1	
<i>Agave ghiesbreghtii</i> Lem. ex Jacobi				1									1		1										1					1	
* <i>Agave nizandensis</i> Cutak				1									1		1										1					1	
<i>Manfreda pubescens</i> (Regel et Ortgies) Verh.-Will. ex Piña	1												1					1			1									1	
<i>Yucca</i> sp. nov.		1								1							1					1								1	
Aizoaceae																															
* <i>Trianthema portulacastrum</i> L.								1				1				1						1								1	
Amaranthaceae																															
<i>Alternanthera mexicana</i> Moq.				1							1									1	1									1	
<i>Alternanthera pycnantha</i> (Benth.) Standl.		1		1						1								1				1								1	
* <i>Amaranthus scariosus</i> Benth.		1				1					1									1	1									1	
* <i>Chamissoa acuminata</i> Mart. var. <i>swansonii</i> Sohmer		1		1						1								1				1								1	
* <i>Gomphrena globosa</i> L.	1							1				1								1	1									1	
<i>Iresine calea</i> (Ibáñez) Standl.		1									1									1	1									1	
* <i>Iresine</i> aff. <i>diffusa</i> Humb. et Bonpl. ex Willd.		1									1							1				1								1	
* <i>Iresine</i> aff. <i>interrupta</i> Benth.		1						1		1								1				1								1	
<i>Lagrezia monosperma</i> (Rose) Standl.		1	1	1						1								1				1								1	
Amaryllidaceae																															
* <i>Zephyranthes nelsonii</i> Greenm.	1		1								1								1		1									1	
Anacardiaceae																															
* <i>Astronium graveolens</i> Jacq.		1		1					1									1				1								1	
<i>Comocladia engleriana</i> Loes.				1					1									1				1								1	
<i>Pseudosmodium multifolium</i> Rose	1			1					1									1				1								1	
* <i>Spondias purpurea</i> L.		1	1					1	1									1				1								1	
* <i>Spondias radlkoferi</i> Donn.Sm.				1		1			1									1				1								1	
Annonaceae																															
* <i>Annona reticulata</i> L.				1					1									1				1								1	

Taxa	Vegetation type								Growth form						Life form				Growth type					Growth habit						
	SA	TDF	XV	RF	MEF	GF	AV	SV	Tr	Sh	Fo	Gr	Ce	Ro	Cl	Ch	Hm	Ph	Cr	Th	Hr	Wo	Sf	Pa	Su	Ep	Te	Aq	Li	
<i>Annona squamosa</i> L.		1	1	1					1							1						1								1
♣ <i>Mossanona depressa</i> (Baill.) Chatrou		1		1	1				1							1						1								1
<i>Sapranthus microcarpus</i> (Donn.Sm.) R.E.Fr.		1		1		1				1							1					1								1
Anthericaceae																														
<i>Echeandia breedlovei</i> Cruden		1	1								1							1			1									1
Apocynaceae																														
<i>Aspidosperma megalocarpon</i> Müll.Arg.				1	1				1								1					1								1
♣ <i>Cascabela ovata</i> (Cav.) Lippold		1		1		1			1								1					1								1
§ <i>Fernaldia pandurata</i> (A.DC.) Woodson				1										1			1					1								1
<i>Haplophyton cimidum</i> A.DC.		1		1						1						1							1							1
* <i>Mesechites trifidus</i> (Jacq.) Müll. Arg.				1										1			1					1								1
<i>Plumeria rubra</i> L. f. <i>acutifolia</i> (Poir.) Woodson		1	1	1					1								1					1								1
<i>Prestonia mexicana</i> A.DC.		1												1			1					1								1
<i>Rauvolfia tetraphylla</i> L.		1		1						1						1						1								1
* <i>Stemmadenia eubracteata</i> Woodson		1		1					1								1					1								1
<i>Stemmadenia obovata</i> (Hook. et Arn.) K.Schum.		1		1		1			1								1					1								1
* <i>Tabernaemontana alba</i> Mill.				1						1						1						1								1
Araceae																														
* <i>Anthurium cerrobaulense</i> Matuda			1								1					1						1								1
* <i>Anthurium nizandense</i> Matuda			1											1		1						1								1
<i>Anthurium scandens</i> (Aubl.) Engl.					1						1						1					1				1				
*§ <i>Arisaema macrospatum</i> Benth.				1							1							1				1						1		
<i>Lemna valdiviana</i> Phil.							1				1					1						1							1	
§ <i>Monstera punctulata</i> (Schott) Schott ex Engl.			1											1			1					1								1
<i>Philodendron hederaceum</i> (Jacq.) Schott				1		1								1			1					1								1
<i>Philodendron warszewiczii</i> K.Koch et C.D.Bouché			1											1			1					1								1
§ <i>Spathiphyllum cochlearispathum</i> (Liebm.) Engl.					1						1						1					1								1

Taxa	Vegetation type							Growth form							Life form					Growth type					Growth habit					
	SA	TDF	XV	RF	MEF	GF	AV	SV	Tr	Sh	Fo	Gr	Ce	Ro	Cl	Ch	Hm	Ph	Cr	Th	Hr	Wo	Sf	Pa	Su	Ep	Te	Aq	Li	
<i>Syngonium neglectum</i> Schott				1										1		1					1									1
* <i>Xanthosoma robustum</i> Schott				1		1					1				1						1									1
§ Araliaceae																														
§ <i>Dendropanax arboreus</i> (L.) Planch. et Decne					1				1								1					1								1
Arecaceae																														
§ <i>Chamaedorea elegans</i> Mart.					1					1						1						1								1
*§ <i>Chamaedorea ernesti-augustii</i> H.Wendl.					1					1							1					1								1
* <i>Chamaedorea graminifolia</i> H.Wendl.					1					1							1					1								1
§ <i>Chamaedorea oblongata</i> Mart.					1					1							1					1								1
<i>Sabal mexicana</i> Mart.				1		1		1	1								1					1								1
Aristolochiaceae																														
* <i>Aristolochia anguicida</i> Jacq.			1											1				1			1									1
Asclepiadaceae																														
<i>Asclepias oenotheroides</i> Cham. et Schltdl.		1	1								1										1	1								1
*☛ <i>Cynanchum unifarium</i> (Scheele) Sundell			1											1				1			1									1
*☛ <i>Funastrum bilobum</i> Hook et Arn.				1										1				1			1									1
*☛ <i>Funastrum clausum</i> (Jacq.) Schult.								1						1				1			1									1
<i>Gonolobus barbatus</i> Kunth			1	1		1		1						1				1			1									1
* <i>Macrocephala diademata</i> (Ker Gawl.) W.D. Stevens			1		1	1		1						1				1			1									1
<i>Marsdenia coulteri</i> Hemsl.		1	1		1	1								1			1				1									1
* <i>Marsdenia gallardoae</i> Lozada- Pérez			1											1				1			1									1
<i>Marsdenia mexicana</i> Decne.			1											1				1			1									1
* <i>Marsdenia zimapanica</i> Hemsl.			1		1									1				1			1									1
* <i>Matelea crenata</i> (Vail) Woodson					1									1				1			1									1
<i>Matelea cyclophylla</i> (Standl.) Woodson				1										1				1			1									1
* <i>Metastelma lanceolatum</i> Schltr.		1												1				1			1									1
* <i>Metastelma macropoda</i> Greenm.		1												1				1			1									1
*☛ <i>Metastelma aff. schaffneri</i> A.Gray		1												1				1			1									1

Taxa	Vegetation type								Growth form						Life form					Growth type					Growth habit						
	SA	TDF	XV	RF	MEF	GF	AV	SV	Tr	Sh	Fo	Gr	Ce	Ro	Cl	Ch	Hm	Ph	Cr	Th	Hr	Wo	Sf	Pa	Su	Ep	Te	Aq	Li		
* <i>Polystemma viridiflorum</i> Decne.		1												1				1			1									1	
*§ <i>Prosthecidiscus guatemalensis</i> Donn. Sm.						1									1			1			1									1	
Asteraceae																															
* <i>Acourtia</i> sp. nov.		1			1									1	1						1										1
<i>Adenophyllum aurantium</i> (L.) Strother		1		1				1			1							1			1									1	
* <i>Ageratina crassiramea</i> (B.L.Rob.) R.M.King et H.Rob.		1							1						1							1								1	
*§ <i>Ageratum corymbosum</i> Zuccagni		1							1							1						1								1	
* <i>Ageratum microcephalum</i> Hemsl.		1							1						1							1								1	
* <i>Baccharis salicifolia</i> (Ruiz et Pav.) Pers.						1			1								1					1								1	
<i>Bidens squarrosa</i> Kunth		1	1											1			1				1									1	
<i>Brickellia diffusa</i> (Vahl) A.Gray			1								1									1	1									1	
*§ <i>Brickellia oliganthes</i> (Less.) A.Gray		1							1						1							1								1	
<i>Calea urticifolia</i> (Mill.) DC. var. <i>urticifolia</i>		1							1						1							1								1	
* <i>Chromolaena breedlovei</i> R.M.King et H.Rob.		1									1						1				1									1	
<i>Chromolaena collina</i> (DC.) R.M.King et H.Rob.		1		1										1			1					1								1	
<i>Chromolaena odorata</i> (L.) R.M.King et H.Rob.		1		1										1			1					1								1	
* <i>Eclipta prostrata</i> (L.) L.						1		1			1									1	1									1	
*§ <i>Emilia sonchifolia</i> (L.) DC.				1							1									1	1									1	
* <i>Espejoa mexicana</i> DC.		1	1								1									1	1									1	
<i>Fleischmannia pycnocephala</i> (Less.) R.M.King et H.Rob.			1								1									1	1									1	
<i>Koanophyllon solidaginoides</i> (Kunth) R.M.King et H.Rob.			1	1							1				1						1									1	
<i>Lasianthaea fruticosa</i> (L.) K.M.Becker var. <i>fruticosa</i>			1						1						1							1								1	
§ <i>Melampodium divaricatum</i> (Rich.) DC.								1			1									1	1									1	
* <i>Melampodium sericeum</i> Lag.		1									1									1	1									1	

Taxa	Vegetation type								Growth form						Life form				Growth type					Growth habit						
	SA	TDF	XV	RF	MEF	GF	AV	SV	Tr	Sh	Fo	Gr	Ce	Ro	Cl	Ch	Hm	Ph	Cr	Th	Hr	Wo	Sf	Pa	Su	Ep	Te	Aq	Li	
<i>Milleria quinqueflora</i> L.						1					1									1	1									1
<i>Montanoa tomentosa</i> Cerv. subsp. <i>microcephala</i> (Sch.Bip.) V.A.Funk		1		1							1				1						1									1
<i>Parthenium hysterophorus</i> L.		1				1					1									1	1									1
* <i>Pectis linearis</i> La Llave		1									1									1	1									1
<i>Pectis saturejoides</i> (Mill.) Sch.Bip.		1									1				1						1									1
* <i>Perymenium</i> aff. <i>grande</i> Hemsl.		1												1			1					1								1
<i>Perymenium grande</i> Hemsl. var. <i>nelsonii</i> (B.L.Rob. et Greenm.) J.J.Fay		1								1							1					1								1
<i>Pittocaulon velatum</i> (Greenm.) H.Rob. et Brettell var. <i>tzimolensis</i> (T.M. Barkley) B.L.Clark				1						1							1							1						1
* <i>Porophyllum macrocephalum</i> DC.				1							1				1						1									1
<i>Porophyllum punctatum</i> (Mill.) S.F.Blake		1	1		1						1				1						1									1
<i>Roldana eriophylla</i> (Greenm.) H.Rob. et Brettell				1						1							1					1								1
<i>Simsia villasenorii</i> D.M.Spooner		1									1									1	1									1
<i>Sinclairia andrieuxii</i> (DC.) H.Rob. et Brettell				1		1					1							1			1									1
* <i>Stenocephalum jucundum</i> (Gleason) H.Rob.		1								1					1							1								1
* <i>Stevia connata</i> Lag.		1								1					1							1								1
<i>Tithonia tubiformis</i> (Jacq.) Cass.								1			1									1	1									1
<i>Tridax procumbens</i> L.			1					1			1				1						1									1
<i>Trixis inula</i> Crantz			1							1								1				1								1
<i>Verbesina abscondita</i> Klatt			1							1								1				1								1
*§ <i>Verbesina crocata</i> (Cav.) Less.					1									1			1				1									1
<i>Verbesina oaxacana</i> DC.			1							1							1					1								1
* <i>Verbesina persicifolia</i> DC.			1							1	1						1					1								1
<i>Vernonanthura oaxacana</i> (Sch.Bip.) ex Klatt) H.Rob.					1					1							1					1								1
* <i>Viguiera tenuis</i> A.Gray		1									1									1	1									1

Taxa	Vegetation type								Growth form						Life form					Growth type					Growth habit					
	SA	TDF	XV	RF	MEF	GF	AV	SV	Tr	Sh	Fo	Gr	Ce	Ro	Cl	Ch	Hm	Ph	Cr	Th	Hr	Wo	Sf	Pa	Su	Ep	Te	Aq	Li	
* <i>Wamalchitamia strigosa</i> (DC.) Strother		1							1						1						1									1
<i>Wedelia acapulcensi</i> s Kunth var. <i>tehuantepecana</i> (B.L.Turner) Strother	1			1		1				1					1						1									1
<i>Zinnia</i> cf. <i>peruviana</i> (L.) L.	1									1									1	1									1	
<i>Zinnia flavicoma</i> (DC.) Olorode et A.M.Torres	1									1									1	1									1	
Basellaceae																														
<i>Anredera vesicaria</i> (Lam.) C.F.Gaertn.						1								1			1				1									1
§ Begoniaceae																														
§ <i>Begonia heracleifolia</i> Schlecht.					1					1						1					1									1
Bignoniaceae																														
<i>Adenocalymma inundatum</i> C.Mart. ex DC.		1		1		1		1						1			1				1									1
<i>Amphilophium paniculatum</i> (L.) Kunth		1												1			1				1									1
* <i>Anemopaegma chrysanthum</i> Dugand				1										1			1				1									1
*♣ <i>Arrabidaea</i> aff. <i>pubescens</i> L.H.Gentry		1		1					1								1				1									1
<i>Arrabidaea floribunda</i> (Kunth) Loes.		1	1	1		1								1			1				1									1
<i>Arrabidaea patellifera</i> (Schltdl.) Sandw.	1	1						1						1			1				1									1
<i>Astianthus viminalis</i> (Kunth) Baill.						1			1								1				1									1
<i>Crescentia alata</i> Kunth		1							1								1				1									1
<i>Cydistia potosina</i> (K.Schum. et Loes.) Loes.		1												1			1				1									1
* <i>Godmania aesculifolia</i> (Kunth) Standl.		1							1								1				1									1
*§ <i>Macfadyena unguis-cati</i> (L.) A.H.Gentry		1												1			1				1									1
<i>Mansoa hymenaea</i> (DC.) A.H.Gentry				1										1			1				1									1

Taxa	Vegetation type								Growth form						Life form					Growth type					Growth habit					
	SA	TDF	XV	RF	MEF	GF	AV	SV	Tr	Sh	Fo	Gr	Ce	Ro	Cl	Ch	Hm	Ph	Cr	Th	Hr	Wo	Sf	Pa	Su	Ep	Te	Aq	Li	
* <i>Mansoa verrucifera</i> (Schltdl.) A.H.Gentry		1		1										1			1					1								1
* <i>Melloa quadrivalvis</i> (Jacq.) A.H.Gentry		1		1	1									1			1					1								1
<i>Pithecoctenium crucigerum</i> (L.) A.H.Gentry		1		1		1								1			1					1								1
<i>Tabebuia chrysantha</i> (Jacq.) G.Nicholson		1							1								1					1								1
*♣ <i>Tabebuia heterophylla</i> (DC.) Britton				1	1				1								1					1								1
<i>Tabebuia impetiginosa</i> (Mart. ex DC.) Standl.		1		1					1								1					1								1
<i>Tecoma stans</i> (L.) Kunth				1						1							1					1								1
Bixaceae																														
<i>Cochlospermum vitifolium</i> (Willd.) Spreng.								1	1								1					1								1
Bombacaceae																														
* <i>Ceiba grandiflora</i> Bartlett		1							1								1					1								1
<i>Ceiba parvifolia</i> Rose		1	1						1								1					1								1
§ <i>Ceiba pentandra</i> (L.) Gaertn						1			1								1					1								1
<i>Pseudobombax ellipticum</i> (Kunth) Dugand				1					1								1					1								1
Boraginaceae																														
* <i>Bouyeria purpusii</i> Brandegee		1								1							1					1								1
*§ <i>Cordia alliodora</i> (Ruiz et Pav.) Oken								1	1								1					1								1
<i>Cordia curassavica</i> (Jacq.) Roem. et Schult.		1				1		1		1							1					1								1
<i>Cordia dentata</i> Poir.		1		1		1			1								1					1								1
<i>Cordia gerascanthus</i> L.		1							1								1					1								1
<i>Cordia globosa</i> (Jacq.) Roem et Schult.		1								1							1					1								1
<i>Cordia inermis</i> (Mill.) I.M.Johnst.		1	1	1						1							1					1								1
<i>Cordia oaxacana</i> DC.		1								1						1						1								1
<i>Cordia truncatifolia</i> Bartlett		1		1					1								1					1								1
* <i>Heliotropium angiospermum</i> Murray						1				1							1					1								1

Taxa	Vegetation type								Growth form						Life form					Growth type				Growth habit							
	SA	TDF	XV	RF	MEF	GF	AV	SV	Tr	Sh	Fo	Gr	Ce	Ro	Cl	Ch	Hm	Ph	Cr	Th	Hr	Wo	Sf	Pa	Su	Ep	Te	Aq	Li		
* <i>Heliotropium fallax</i> I.M.Johnst.	1										1					1						1								1	
<i>Heliotropium macrostachyum</i> (DC.) Hemsl.		1		1						1							1					1								1	
<i>Heliotropium procumbens</i> Mill.					1						1						1						1							1	
<i>Heliotropium ternatum</i> Vahl	1							1			1						1						1							1	
<i>Tournefortia volubilis</i> L.		1												1				1					1							1	
Bromeliaceae																															
<i>Billbergia pallidiflora</i> Liemb.		1	1	1									1					1				1								1	
<i>Bromelia palmeri</i> Mez		1		1									1		1							1								1	
* <i>Catopsis morreniana</i> Mez			1								1					1						1								1	
<i>Catopsis nutans</i> (Sw.) Griseb.					1								1					1				1				1					
<i>Fosterella micrantha</i> (lindl.) L.B.Sm.					1						1						1					1								1	
<i>Hechtia caudata</i> L.B.Sm.			1										1		1							1								1	
<i>Hechtia rosea</i> E.Morren		1	1										1		1							1								1	
* <i>Tillandsia butzii</i> Mez			1								1					1						1				1					
<i>Tillandsia caput-medusae</i> E. Morren		1	1								1							1				1				1					
<i>Tillandsia concolor</i> L.B.Sm.		1	1										1					1				1				1					
* <i>Tillandsia drepanoclada</i> Baker		1	1	1									1					1				1				1					
*§ <i>Tillandsia filifolia</i> Schltld. et Cham.					1								1					1				1				1					
♣ <i>Tillandsia ionantha</i> Planch.			1										1					1				1				1					
<i>Tillandsia recurvata</i> (L.) L.			1										1					1				1				1					
<i>Tillandsia schiedeana</i> Steud.			1										1					1				1				1					
<i>Tillandsia setacea</i> Sw.			1										1		1							1								1	
*§ <i>Tillandsia socialis</i> L.B.Sm.			1										1		1							1								1	
Burseraceae																															
<i>Bursera bicolor</i> (Willd. ex Schltld.) Engl.			1							1								1				1				1					
*♣ <i>Bursera ovalifolia</i> (Schltld.) Engl.		1	1							1								1				1				1					
<i>Bursera excelsa</i> (Kunth) Engl.			1							1								1				1				1					
<i>Bursera schlechtendalii</i> Engl.			1								1							1				1				1					
♣ <i>Bursera simaruba</i> (L.) Sarg.		1	1	1	1					1								1				1				1					
Buxaceae																															
* <i>Buxus bartletti</i> Standl.		1								1								1				1				1					

Taxa	Vegetation type								Growth form						Life form				Growth type					Growth habit							
	SA	TDF	XV	RF	MEF	GF	AV	SV	Tr	Sh	Fo	Gr	Ce	Ro	Cl	Ch	Hm	Ph	Cr	Th	Hr	Wo	Sf	Pa	Su	Ep	Te	Aq	Li		
Cactaceae																															
♣ <i>Acanthocereus tetragonus</i> (L.) Hummelinck		1											1												1					1	
§ <i>Cephalocereus apicicephalium</i> Dawson				1						1															1						1
* <i>Cephalocereus nizandensis</i> (Bravo et T.MacDoug.) Buxb.				1					1																1						1
<i>Epiphyllum phyllanthus</i> (L.) Haw. var. <i>hookeri</i> (Haw.) Kimmach				1						1															1						1
<i>Hylocereus undatus</i> (Haw.) Britton et Rose		1			1									1											1	1					
* <i>Mammillaria albilanata</i> Backeb.				1						1						1									1						1
<i>Mammillaria voburnensis</i> Scheer var. <i>collinsii</i> (Britton et Rose) Repp.				1						1						1									1						1
♣ <i>Melocactus curvispinus</i> Pfeiff.	1									1						1									1						1
* <i>Neobuxbaumia scoparia</i> (Poselg.) Backeb.				1					1																1						1
<i>Nopalea karwinskiana</i> (Salm-Dyck) K.Schum.		1	1			1			1																1						1
♣ <i>Opuntia decumbens</i> Salm-Dyck		1	1	1						1						1									1						1
*§ <i>Opuntia tehuantepecana</i> (Bravo) Bravo	1									1															1						1
<i>Pachycereus pecten-aboriginum</i> (A.Berger) Britton et Rose		1	1						1																1						1
* <i>Peniocereus fosterianus</i> Cutak var. <i>nizandensis</i> Sánchez-Mej.		1	1							1															1						1
♣ <i>Peniocereus oaxacensis</i> (Britton et Rose) D.R.Hunt		1								1															1						1
<i>Pereskia lychmidiflora</i> DC.		1							1																						1
<i>Pereskiaopsis kellermannii</i> Rose				1					1																1						1
<i>Pilosocereus collinsii</i> (Britton et Rose) Byles et G.D.Rowley	1	1	1	1						1															1						1
*§ <i>Rhipsalis baccifera</i> (J.S.Muell.) Stearn					1									1											1	1					
<i>Selenicereus coniflorus</i> (Weing.) Britton et Rose				1									1			1									1						1
* <i>Selenicereus testudo</i> (Karw. ex Zucc.) Buxb.				1											1	1									1	1					

Taxa	Vegetation type								Growth form							Life form					Growth type					Growth habit				
	SA	TDF	XV	RF	MEF	GF	AV	SV	Tr	Sh	Fo	Gr	Ce	Ro	Cl	Ch	Hm	Ph	Cr	Th	Hr	Wo	Sf	Pa	Su	Ep	Te	Aq	Li	
Caesalpinaceae																														
*§ <i>Bauhinia cookii</i> Rose		1			1					1								1				1								1
<i>Bauhinia divaricata</i> L.		1		1					1									1				1								1
<i>Bauhinia sealeriana</i> Harms		1							1									1				1								1
*§ <i>Bauhinia unguolata</i> L.								1		1								1				1								1
<i>Caesalpinia coriaria</i> (Jacq.) Willd.		1							1									1				1								1
<i>Caesalpinia eriostachys</i> Benth.		1							1									1				1								1
<i>Caesalpinia exostemma</i> DC.		1						1	1									1				1								1
<i>Caesalpinia platyloba</i> S.Watson		1						1	1									1				1								1
<i>Caesalpinia pulcherrima</i> (L.) Sw.								1		1								1				1								1
<i>Caesalpinia sclerocarpa</i> Standl.		1		1					1									1				1								1
* <i>Chamaecrista diphylla</i> (L.) Greene	1										1									1	1									1
<i>Chamaecrista flexuosa</i> (L.) Greene	1											1				1					1									1
<i>Chamaecrista hispidula</i> (Vahl)	1											1				1					1									1
H.S.Irwin et Barneby																														
<i>Chamaecrista nictitans</i> (L.) Moench	1											1				1					1									1
var. <i>jaliscensis</i> (Greenm.) H.S.Irwin et Barneby																														
<i>Chamaecrista serpens</i> (L.) Greene	1											1				1					1									1
* <i>Cynometra oaxacana</i> Brandegee				1					1									1				1								1
* <i>Hymenaea courbaril</i> L.		1							1									1				1								1
<i>Parkinsonia aculeata</i> L.						1			1									1				1								1
<i>Poeppigia procera</i> C.Presl		1			1				1									1				1								1
<i>Senna alata</i> (L.) Roxb.				1						1								1				1								1
<i>Senna atomaria</i> (L.) H.S.Irwin et Barneby		1		1		1			1									1				1								1
<i>Senna fruticosa</i> (Mill.) H.S.Irwin et Barneby		1				1			1									1				1								1
<i>Senna holwayana</i> (Rose) H.S.Irwin et Barneby		1				1				1								1				1								1
<i>Senna pallida</i> (Vahl) H.S.Irwin et Barneby		1							1									1				1								1
* <i>Senna skinneri</i> (Benth.) H.S.Irwin et Barneby		1							1									1				1								1
<i>Senna uniflora</i> (Mill.) H.S.Irwin et Barneby		1								1								1				1								1
Capparaceae																														
§ <i>Capparis admirabilis</i> Standl.		1							1									1				1								1

Taxa	Vegetation type								Growth form						Life form				Growth type					Growth habit						
	SA	TDF	XV	RF	MEF	GF	AV	SV	Tr	Sh	Fo	Gr	Ce	Ro	Cl	Ch	Hm	Ph	Cr	Th	Hr	Wo	Sf	Pa	Su	Ep	Te	Aq	Li	
* <i>Capparis baducca</i> L.		1		1	1				1									1				1								1
<i>Capparis incana</i> Kunth		1	1	1		1			1									1				1								1
<i>Capparis indica</i> (L.) Druce		1	1	1	1				1									1				1								1
* <i>Capparis verrucosa</i> Jacq.		1		1	1				1									1				1								1
<i>Crateva tapia</i> L.				1		1			1									1				1								1
<i>Forchhammeria pallida</i> Liebm.		1	1	1					1									1				1								1
<i>Gynandropsis speciosa</i> (Raf.) DC.				1							1									1	1									1
<i>Morisonia americana</i> L.		1		1	1				1									1				1								1
<i>Polanisia viscosa</i> (L.) DC.		1	1			1					1									1	1									1
Caricaceae																														
*§ <i>Carica papaya</i> L.					1				1									1				1								1
<i>Jacaratia mexicana</i> A.DC.		1	1	1					1									1				1								1
Cecropiaceae																														
* <i>Cecropia peltata</i> L.				1	1				1									1				1								1
Celastraceae																														
*♣ <i>Crossopetalum scoparium</i> Kuntze		1		1						1								1				1								1
<i>Crossopetalum uragoga</i> (Jacq.) Kuntze		1		1						1								1				1								1
* <i>Schaefferia frutescens</i> Jacq.		1	1						1									1				1								1
* <i>Wimmeria confusa</i> Hemsl.		1	1						1		1							1				1								1
Chrysobalanaceae																														
<i>Licania arborea</i> Seem.				1					1									1				1								1
Clusiaceae																														
<i>Calophyllum brasiliense</i> Cambess.					1				1									1				1								1
♣ <i>Garcinia intermedia</i> (Pittier) Hammel					1				1									1				1								1
Combretaceae																														
<i>Bucida macrostachya</i> Standl.		1							1									1				1								1
* <i>Combretum decandrum</i> Jacq.		1		1										1				1				1								1
<i>Combretum farinosum</i> Kunth		1		1		1								1				1				1								1
Commelinaceae																														
<i>Callisia gentlei</i> Matuda		1	1									1						1				1								1
* <i>Callisia multiflora</i> (M.Martens et Galeotti) Standl.		1										1						1				1								1
* <i>Commelina diffusa</i> Burm.f.				1	1							1						1				1								1
* <i>Commelina rufipes</i> Seub. var. <i>glabrata</i> (D.R.Hunt.) Faden et D.R.Hunt		1	1	1		1					1							1				1								1

Taxa	Vegetation type								Growth form						Life form					Growth type					Growth habit						
	SA	TDF	XV	RF	MEF	GF	AV	SV	Tr	Sh	Fo	Gr	Ce	Ro	Cl	Ch	Hm	Ph	Cr	Th	Hr	Wo	Sf	Pa	Su	Ep	Te	Aq	Li		
<i>Tradescantia andrieuxii</i> C.B.Clarke		1	1								1				1						1									1	
§ <i>Tradescantia zanonii</i> (L.) Sw.		1									1				1						1						1				
Connaraceae																															
* <i>Rourea glabra</i> Kunth				1	1									1			1					1								1	
Convolvulaceae																															
<i>Convolvulus nodiflorus</i> Desr.		1												1				1			1									1	
<i>Evolvulus alsinoides</i> (L.) L.	1									1						1							1							1	
* <i>Evolvulus cardiophyllus</i> Schltld.		1										1				1						1								1	
* <i>Evolvulus sericeus</i> Sw.	1									1						1						1								1	
<i>Ipomoea bracteata</i> Cav.		1		1										1				1				1								1	
* <i>Ipomoea capillacea</i> (Kunth) G.Don	1									1								1				1								1	
<i>Ipomoea hederifolia</i> L.		1												1				1			1									1	
* <i>Ipomoea lutea</i> Hemsl.		1												1				1			1									1	
<i>Ipomoea minutiflora</i> (M.Martens et Galeotti) House		1												1				1			1									1	
<i>Ipomoea nil</i> (L.) Roth		1		1										1				1			1									1	
<i>Ipomoea populina</i> House		1	1											1			1					1								1	
* <i>Ipomoea robinsonii</i> House			1											1				1				1								1	
* <i>Ipomoea setosa</i> Ker Gawl.		1		1		1								1				1			1									1	
* <i>Ipomoea suaveolens</i> (M. Martens et Galeotti) Hemsl.		1												1				1			1									1	
* <i>Ipomoea trifida</i> (Kunth) G.Don						1								1				1			1									1	
* <i>Ipomoea variabilis</i> (Schltld. et Cham.) Choisy				1										1				1			1									1	
* <i>Jacquemontia mexicana</i> (Loes.) Standl. et Steyerm.		1		1										1				1			1									1	
<i>Merremia platyphylla</i> (Fernald) O'Donell		1												1				1			1									1	
* <i>Merremia quinquefolia</i> (L.) Hallier f.				1		1								1				1			1									1	
* <i>Merremia umbellata</i> (L.) Hallier				1		1								1				1			1									1	
* <i>Turbina corymbosa</i> (L.) Raf.				1				1						1				1			1									1	
Crassulaceae																															
<i>Echeveria acutifolia</i> Lindl.			1											1		1								1						1	
Cucurbitaceae																															
<i>Cayaponia attenuata</i> (Hook. et Arn.) Cogn.								1						1				1			1									1	

Taxa	Vegetation type								Growth form							Life form					Growth type					Growth habit					
	SA	TDF	XV	RF	MEF	GF	AV	SV	Tr	Sh	Fo	Gr	Ce	Ro	Cl	Ch	Hm	Ph	Cr	Th	Hr	Wo	Sf	Pa	Su	Ep	Te	Aq	Li		
* <i>Cayaponia racemosa</i> (Mill.) Cogn.		1												1				1			1									1	
<i>Doyerea emetocathartica</i> Grosourdy		1												1			1					1								1	
<i>Ibervillea</i> aff. <i>hypoleuca</i> (Standl.) C.Jeffrey		1												1		1					1									1	
* <i>Ibervillea millspaughii</i> (Cogn.) C.Jeffrey		1				1								1		1					1									1	
* <i>Polyclathra albiflora</i> (Cogn.) C.Jeffrey								1						1						1	1									1	
<i>Polyclathra cucumerina</i> Bertol.		1												1						1	1									1	
* <i>Rytidostylis gracilis</i> Hook. et Arn.		1												1						1	1									1	
* <i>Schizocarpum palmeri</i> Cogn. et Rose		1						1						1						1	1									1	
<i>Schizocarpum reflexum</i> Rose								1						1						1	1									1	
<i>Sechiopsis distincta</i> Kearns					1									1						1	1									1	
Cyperaceae																															
* <i>Abildgaardia ovata</i> (Burm.f.) Kral	1											1				1					1									1	
* <i>Bulbostylis capillaris</i> (L.) C.B.Clarke	1											1				1					1									1	
<i>Bulbostylis juncoides</i> (Valhl) Kük. ex Osten	1											1				1					1									1	
* <i>Bulbostylis paradoxa</i> (Spreng.) Lindm.	1											1			1						1									1	
* <i>Bulbostylis vestita</i> (Kunth) C.B.Clarke	1											1				1					1									1	
* <i>Cyperus aggregatus</i> (Willd.) Endl.	1	1						1				1								1	1									1	
<i>Cyperus canus</i> J.Presl et C.Presl					1							1				1					1									1	
* <i>Cyperus ciliatus</i> Jungh.	1											1				1					1									1	
<i>Cyperus compressus</i> L.		1										1								1	1									1	
* <i>Cyperus iria</i> L.	1											1								1	1									1	
* <i>Cyperus odoratus</i> L.								1				1				1					1									1	
* <i>Cyperus rotundus</i> L.	1	1										1				1					1									1	
<i>Cyperus tenerrimus</i> J.Presl et C.Presl		1										1				1					1									1	
<i>Eleocharis geniculata</i> (L.) Roem. et Schult.					1							1								1	1									1	
* <i>Fimbristylis spadiacea</i> (L.) Vahl								1				1				1					1									1	

Taxa	Vegetation type								Growth form						Life form					Growth type					Growth habit					
	SA	TDF	XV	RF	MEF	GF	AV	SV	Tr	Sh	Fo	Gr	Ce	Ro	Cl	Ch	Hm	Ph	Cr	Th	Hr	Wo	Sf	Pa	Su	Ep	Te	Aq	Li	
* <i>Rhynchospora colorata</i> (L.) H.Pfeiffer	1										1					1					1									1
Dioscoreaceae																														
<i>Dioscorea carpomaculata</i> Téllez et B.G.Schub.		1												1		1					1									1
<i>Dioscorea convolvulacea</i> Schltr. et Cham.		1												1		1					1									1
<i>Dioscorea densiflora</i> Hemsl.		1	1	1										1		1					1									1
<i>Dioscorea floribunda</i> M.Martens et Galeotti		1												1		1					1									1
* <i>Dioscorea jaliscana</i> S.Watson		1												1		1					1									1
<i>Dioscorea mexicana</i> Scheidw.		1												1		1					1									1
* <i>Dioscorea preslii</i> Steud.		1												1		1					1									1
§ <i>Dioscorea subtomentosa</i> Miranda		1												1				1			1									1
Ebenaceae																														
* <i>Diospyros digyna</i> Jacq.				1					1								1					1								1
* <i>Diospyros salicifolia</i> Humb. et Bonpl. ex Willd.		1	1						1								1					1								1
Erythroxylaceae																														
<i>Erythroxylum havanense</i> Jacq.		1		1					1								1					1								1
Euphorbiaceae																														
*§ <i>Acalypha ostryifolia</i> Riddell		1									1									1	1									1
§ <i>Acalypha pseudalopecuroides</i> Pax et K.Hoffm.		1									1									1	1									1
*§ <i>Acalypha villosa</i> Jacq.				1					1								1					1								1
§ <i>Bernardia</i> Sp. Nov. Ined.		1							1								1					1								1
♣ <i>Cnidoscolus aconitifolius</i> (Mill.) I.M.Johnst.				1					1							1						1								1
<i>Cnidoscolus megacanthus</i> Breckon		1	1						1								1					1								1
<i>Cnidoscolus urens</i> (L.) Arthur		1				1			1							1						1								1
§ <i>Croton alamosanus</i> Rose		1							1							1						1								1
<i>Croton ciliatoglandulifer</i> Ortega		1		1		1			1								1					1								1
<i>Croton fragilis</i> Kunth		1	1						1								1					1								1
* <i>Croton lobatus</i> L.						1					1									1	1									1
*§ <i>Croton morifolius</i> Willd.								1	1								1					1								1
<i>Croton niveus</i> Jacq.		1		1	1				1								1					1								1
<i>Croton ovalifolius</i> Vahl		1							1							1						1								1
<i>Croton pseudoniveus</i> Lundell		1		1					1								1					1								1

Taxa	Vegetation type								Growth form							Life form					Growth type					Growth habit				
	SA	TDF	XV	RF	MEF	GF	AV	SV	Tr	Sh	Fo	Gr	Ce	Ro	Cl	Ch	Hm	Ph	Cr	Th	Hr	Wo	Sf	Pa	Su	Ep	Te	Aq	Li	
§ <i>Croton reflexifolius</i> Kunth			1		1					1								1				1								1
§ <i>Croton repens</i> Schltldl.		1								1								1				1								1
<i>Croton yucatanensis</i> Lundell	1	1	1			1		1		1								1				1								1
<i>Dalechampia scandens</i> L.			1												1					1	1									1
* <i>Ditaxis manzanilloana</i> (Rose) Pax et K.Hoffm.			1								1									1	1									1
*♣ <i>Euphorbia blodgettii</i> Engelm. ex Hitch.	1											1					1				1									1
§ <i>Euphorbia graminea</i> Jacq.			1		1						1									1	1									1
<i>Euphorbia heterophylla</i> L.						1		1			1									1	1									1
♣ <i>Euphorbia hirta</i> L.			1								1					1					1									1
§ <i>Euphorbia</i> aff. <i>ophthalmica</i> Pers	1											1				1					1									1
* <i>Euphorbia pteroneura</i> Berger			1								1					1									1					1
<i>Euphorbia schlechtendalii</i> Boiss.			1	1	1					1								1				1								1
<i>Euphorbia segoviensis</i> (Klotzsch et Garcke) Boiss.			1						1								1					1								1
§ <i>Euphorbia villifera</i> Scheele	1												1			1					1									1
* <i>Hippomane mancinella</i> L.			1	1					1								1					1								1
<i>Jatropha alamanii</i> Müll.Arg.			1	1	1				1								1					1								1
<i>Jatropha gossypifolia</i> L.					1			1		1						1						1								1
* <i>Jatropha oaxacana</i> J.Jiménez-Ram. et R.Torres				1						1						1						1								1
§ <i>Manihot oaxacana</i> D.J. Rogers et Appan	1	1	1	1					1								1					1								1
*§ <i>Omphalea oleifera</i> Hemsl.					1				1								1					1								1
* <i>Pedilanthus calcaratus</i> Schlcht.			1							1								1						1						1
<i>Pedilanthus tithymaloides</i> (L.) Poit. subsp. <i>tithymaloides</i>			1		1					1						1								1						1
*§ <i>Phyllanthus urinaria</i> L.						1					1								1	1										1
* <i>Ricinus communis</i> L.						1			1								1					1								1
* <i>Sapium glandulosum</i> (L.) Morong					1				1								1					1								1
*♣ <i>Sapium macrocarpum</i> Müll.Arg.					1				1								1					1								1
*§ <i>Sebastiania appendiculata</i> (Müll.Arg.) Jabl.					1				1								1					1								1
* <i>Tragia mexicana</i> Müll.Arg.			1											1						1	1									1
Fabaceae																														
§ <i>Aeschynomene americana</i> L.								1		1										1	1									1
<i>Aeschynomene compacta</i> Rose	1	1				1			1							1						1								1

Taxa	Vegetation type								Growth form						Life form					Growth type				Growth habit						
	SA	TDF	XV	RF	MEF	GF	AV	SV	Tr	Sh	Fo	Gr	Ce	Ro	Cl	Ch	Hm	Ph	Cr	Th	Hr	Wo	Sf	Pa	Su	Ep	Te	Aq	Li	
<i>Aeschynomene pinetorum</i> Brandegee	1										1					1						1								1
<i>Andira inermis</i> (W.Wright) Kunth ex DC.				1		1			1									1				1								1
<i>Apoplanesia paniculata</i> C.Presl		1		1					1									1				1								1
<i>Canavalia brasiliensis</i> Mart. ex Benth.				1										1				1					1							1
<i>Canavalia villosa</i> Benth.		1												1				1					1							1
*§ <i>Centrosema molle</i> Mart. ex Benth.								1							1				1	1										1
<i>Chaetocalyx scandens</i> (L.) Urb.	1	1						1							1		1					1								1
<i>Coursetia caribaea</i> (Jacq.) Lavin		1									1									1	1									1
<i>Coursetia glandulosa</i> A.Gray		1							1									1				1								1
* <i>Coursetia oaxacensis</i> M.Sousa et Rudd		1							1									1				1								1
<i>Coursetia polyphylla</i> Brandegee		1								1								1				1								1
<i>Crotalaria cajanifolia</i> Kunth	1			1				1			1										1	1								1
<i>Crotalaria incana</i> L.								1			1										1	1								1
<i>Crotalaria pumila</i> Ortega	1										1										1	1								1
<i>Crotalaria sagittalis</i> L.	1										1										1	1								1
<i>Dalea carthagenensis</i> (Jacq.) J.F.Macbr.	1	1							1									1				1								1
<i>Dalea zimapanica</i> Schauer	1										1									1	1									1
* <i>Desmodium barbatum</i> (L.) Benth.	1										1					1							1							1
§ <i>Desmodium glabrum</i> (Mill) DC.								1			1					1						1								1
<i>Diphysa americana</i> (Mill.) M.Sousa		1		1					1									1				1								1
<i>Diphysa humilis</i> Oerst. ex Benth et Oerst.	1									1						1						1								1
§ <i>Diphysa macrophylla</i> Lundell.	1									1						1						1								1
§ <i>Diphysa ormocarpoides</i> (Rudd) M.Sousa et R.Antonio	1									1						1						1								1
<i>Eriosema crinitum</i> (Kunth) G.Don	1										1						1						1							1
* <i>Eriosema diffusum</i> (Kunth) G.Don	1										1						1						1							1
<i>Erythrina lanata</i> Rose		1	1						1										1				1							1
*§ <i>Galactia acapulcensis</i> Rose								1							1					1	1									1
<i>Galactia argentea</i> Brandegee	1											1				1							1							1
<i>Galactia striata</i> (Jacq.) Urb.	1													1				1				1								1
<i>Gliricidia sepium</i> (Jacq.) Steud.	1	1		1					1									1				1								1
*§ <i>Indigofera jamaicensis</i> Spreng.								1			1					1						1								1

Taxa	Vegetation type							Growth form						Life form					Growth type					Growth habit						
	SA	TDF	XV	RF	MEF	GF	AV	SV	Tr	Sh	Fo	Gr	Ce	Ro	Cl	Ch	Hm	Ph	Cr	Th	Hr	Wo	Sf	Pa	Su	Ep	Te	Aq	Li	
* <i>Indigofera lancifolia</i> Rydb.			1							1							1				1									1
* <i>Indigofera lepedezoides</i> Kunth	1	1								1						1					1									1
<i>Lonchocarpus emarginatus</i> Pittier			1		1					1								1				1								1
<i>Lonchocarpus lanceolatus</i> Benth.			1		1					1								1				1								1
* <i>Lonchocarpus lineatus</i> Pittier					1					1								1				1								1
* <i>Lonchocarpus longipedicellatus</i> Pittier			1							1								1				1								1
* <i>Lonchocarpus torresorum</i> M.Sousa (sp. nov. ined.)			1			1				1								1				1								1
* § <i>Machaerium acuminatum</i> Kunth						1				1								1				1								1
§ <i>Machaerium biovulatum</i> Micheli			1						1	1								1				1								1
* <i>Machaerium pittieri</i> Macbr.			1								1							1				1								1
<i>Macroptilium atropurpureum</i> (Moc. et Sessé ex DC.) Urb.	1												1			1						1								1
<i>Macroptilium gracile</i> (Poepp. ex Benth.) Urb.	1											1								1	1									1
<i>Macroptilium longipedunculatum</i> (C.Mart. ex Benth.) Urb.									1				1							1	1									1
<i>Myrospermum frutescens</i> Jacq.			1			1				1								1				1								1
<i>Nissolia fruticosa</i> Jacq.			1												1			1				1								1
* <i>Nissolia microptera</i> Poir.			1												1			1				1								1
§ <i>Phaseolus lunatus</i> L.			1												1					1	1									1
<i>Phaseolus microcarpus</i> Mart.			1							1					1				1			1								1
* <i>Phaseolus oligospermus</i> Piper						1									1					1	1									1
<i>Poiretia punctata</i> (Willd.) Desv.	1														1					1	1									1
<i>Pterocarpus rohrii</i> Vahl			1			1				1								1					1							1
§ <i>Rhynchosia edulis</i> Griseb.	1														1				1		1									1
<i>Rhynchosia minima</i> (L.) DC.			1												1					1	1									1
* <i>Sesbania emerus</i> (Aubl.) Urb.						1					1									1	1									1
* <i>Stylosanthes guianensis</i> (Aubl.) Sw.	1										1					1							1							1
* <i>Stylosanthes humilis</i> Kunth	1										1					1							1							1
<i>Stylosanthes viscosa</i> (L.) Sw.	1										1					1							1							1
<i>Tephrosia cinerea</i> (L.) Pers.	1										1					1							1							1
<i>Tephrosia nicaraguensis</i> Oerst.	1										1					1							1							1
<i>Tephrosia nitens</i> Benth.	1									1						1							1							1
<i>Vigna speciosa</i> (Kunth) Verdc.			1												1				1				1							1
* <i>Zornia megistocarpa</i> Mohlenbr.	1										1						1						1							1

Taxa	Vegetation type								Growth form						Life form					Growth type					Growth habit						
	SA	TDF	XV	RF	MEF	GF	AV	SV	Tr	Sh	Fo	Gr	Ce	Ro	Cl	Ch	Hm	Ph	Cr	Th	Hr	Wo	Sf	Pa	Su	Ep	Te	Aq	Li		
* <i>Zornia reticulata</i> Sm.	1										1					1						1								1	
Flacourtiaceae																															
<i>Casearia nitida</i> (L.) Jacq.		1	1	1		1			1									1				1									1
<i>Casearia tremula</i> (Griseb.) Griseb. ex C.Wright		1	1	1					1									1				1									1
<i>Muntingia calabura</i> L.				1					1									1				1									1
* <i>Xylosma intermedia</i> (Seem.) Triana et Planch.				1					1									1				1									1
Fouquieriaceae																															
<i>Fouquieria formosa</i> Kunth			1						1									1				1									1
Gentianaceae																															
<i>Eustoma exaltatum</i> (L.) Salisb.				1		1					1									1	1										1
Gesneriaceae																															
<i>Achimenes grandiflora</i> (Schltdl.) DC.	1	1		1							1						1					1									1
*§ <i>Sinningia incarnata</i> (Aubl.) D.L.	1										1						1					1									1
Hernandiaceae																															
<i>Gyrocarpus mocinoi</i> Espejo		1	1						1									1				1									1
Hippocrateaceae																															
<i>Hemiangium excelsum</i> (Kunth) A.C.Sm.		1	1	1				1						1				1				1									1
*§ <i>Hippocratea volubilis</i> L.				1										1				1				1									1
<i>Pristimera celastroides</i> (Kunth) A.C.Sm.		1												1				1				1									1
Hydrophyllaceae																															
* <i>Wigandia urens</i> (Ruiz et Pav.) Kunth var. <i>caracasana</i> (Kunth) D.N.Gibson						1			1									1				1									1
Hypoxidaceae																															
* <i>Curculigo scorzonerifolia</i> (Lam.) Baker		1									1								1			1									1
Iridaceae																															
* <i>Alopha drummondii</i> (Graham) R.C.Foster		1									1								1			1									1
*§ <i>Neomarica variegata</i> (M.Martens et Galeotti) Henrich et Goldblatt					1						1					1						1									1

Taxa	Vegetation type								Growth form							Life form				Growth type					Growth habit					
	SA	TDF	XV	RF	MEF	GF	AV	SV	Tr	Sh	Fo	Gr	Ce	Ro	Cl	Ch	Hm	Ph	Cr	Th	Hr	Wo	Sf	Pa	Su	Ep	Te	Aq	Li	
Julianiaceae																														
<i>Amphipterygium simplicifolium</i> (Standl.) X.Cuevas-Figueroa	1	1	1			1			1									1				1								1
Krameriaceae																														
<i>Krameria revoluta</i> O.Berg	1									1						1						1								1
Lamiaceae																														
<i>Asterohyptis stellulata</i> (Benth.) Epling				1							1									1	1									1
*§ <i>Hyptis emoryi</i> Torr.		1									1									1	1									1
§ <i>Hyptis suaveolens</i> (L.) Poit.								1			1									1	1									1
* <i>Hyptis tomentosa</i> Poit.	1									1						1						1								1
* <i>Ocimum micranthum</i> Willd.		1									1						1					1								1
*§ <i>Salvia misella</i> Kunth				1							1									1	1									1
Lauraceae																														
<i>Nectandra salicifolia</i> (Kunth) Nees				1	1				1								1					1								1
*§ <i>Ocotea dendrodaphne</i> Mez					1				1								1					1								1
Loasaceae																														
* <i>Gronovia scandens</i> L.						1		1						1						1	1									1
<i>Mentzelia aspera</i> L.		1						1			1									1	1									1
Loganiaceae																														
* <i>Spigelia anthelmia</i> L.	1										1									1	1									1
Loranthaceae																														
* <i>Cladocolea oligantha</i> (Standl. et Steyermark) Kuijt		1								1								1						1						1
* <i>Psittacanthus schiedeana</i> (Schltdl. et Cham.) Blume		1								1								1						1						1
* <i>Struthanthus cassythoides</i> Millsp.		1								1								1						1						1
Lythraceae																														
*§ <i>Adenaria floribunda</i> Kunth		1								1								1				1								1
Malpighiaceae																														
* <i>Banisteriopsis acapulcensis</i> (Rose) Small		1		1										1				1				1								1
*♣ <i>Bunchosia strigosa</i> Schltdl.		1	1	1	1				1									1				1								1
<i>Byrsonima crassifolia</i> (L.) Kunth	1								1									1				1								1
§ <i>Galphimia</i> cf. <i>glauca</i> Cav.	1									1								1				1								1
<i>Gaudichaudia albida</i> Schltdl. et Cham.	1	1												1		1					1									1

Taxa	Vegetation type								Growth form						Life form					Growth type					Growth habit						
	SA	TDF	XV	RF	MEF	GF	AV	SV	Tr	Sh	Fo	Gr	Ce	Ro	Cl	Ch	Hm	Ph	Cr	Th	Hr	Wo	Sf	Pa	Su	Ep	Te	Aq	Li		
<i>Heteropterys cotinifolia</i> A.Juss.		1		1										1			1					1								1	
* <i>Heteropterys laurifolia</i> (L.) A.Juss.				1										1			1					1								1	
* <i>Hiraea reclinata</i> Jacq.				1	1	1								1			1					1								1	
<i>Lasiocarpus salicifolius</i> Liebm.		1								1							1					1								1	
<i>Malpighia emarginata</i> Sessé et Moc.		1		1						1							1					1								1	
<i>Malpighia glabra</i> L.		1		1	1					1							1					1								1	
*§ <i>Malpighia mexicana</i> A.Juss.		1							1								1					1								1	
<i>Mascagnia dipholiphylla</i> (Small) Bullock		1		1						1							1					1								1	
*§ <i>Mascagnia sepium</i> (A.Juss.) Griseb.				1										1			1					1								1	
<i>Stigmaphyllon lindenianum</i> A.Juss.		1		1		1								1			1					1								1	
<i>Tetrapteryx heterophylla</i> (Griseb.) W.R.Anderson				1										1			1					1								1	
* <i>Tetrapteryx seleriana</i> Nied.		1												1			1					1								1	
Malvaceae																															
* <i>Abutilon haenkeanum</i> C.Presl		1								1							1					1								1	
*§ <i>Abutilon mucronatum</i> J.Fryxell								1		1							1					1								1	
*§ <i>Bakeridesia gaumeri</i> (Standl.) D.M.Bates		1								1							1					1								1	
§ <i>Bakeridesia integerrima</i> (Hook.f.) D.M.Bates		1								1							1					1								1	
<i>Herissantia crispa</i> (L.) Brizicky		1						1						1					1	1										1	
*§ <i>Hibiscus acicularis</i> Standley				1						1						1								1						1	
<i>Hibiscus kochii</i> Fryxell		1								1							1					1								1	
<i>Hibiscus phoeniceus</i> Jacq.		1		1		1				1						1						1								1	
*§ <i>Malvastrum americanum</i> (L.) Torr.								1			1						1				1									1	
§ <i>Malvaviscus arboreus</i> Cav.					1					1							1					1								1	
<i>Pavonia macdougalii</i> Fryxell		1								1						1							1							1	
* <i>Pavonia paniculata</i> Cav.				1							1					1					1									1	
*§ <i>Pseudabutilon ellipticum</i> (Schltdl.) Fryxell		1								1							1					1								1	
♣ <i>Pseudabutilon scabrum</i> (C.Presl) R.E.Fr.		1								1							1					1								1	
§ <i>Sida acuta</i> Burm.f.				1							1					1							1							1	
§ <i>Sida aggregata</i> C.Presl		1									1					1							1							1	
*§ <i>Sida</i> aff. <i>urens</i> L.								1		1							1					1								1	
Marantaceae																															
<i>Maranta arundinacea</i> L.				1							1								1		1									1	

Taxa	Vegetation type								Growth form						Life form				Growth type					Growth habit					
	SA	TDF	XV	RF	MEF	GF	AV	SV	Tr	Sh	Fo	Gr	Ce	Ro	Cl	Ch	Hm	Ph	Cr	Th	Hr	Wo	Sf	Pa	Su	Ep	Te	Aq	Li
§ Melastomataceae																													
§ <i>Conostegia xalapensis</i> (Bonpl.) D. Don ex DC.	1								1								1				1								1
*§ <i>Tibouchina longifolia</i> (Vahl) Baill.					1				1						1							1							1
Meliaceae																													
* <i>Cedrela salvadorensis</i> Standl.		1		1	1				1								1				1								1
§ <i>Melia azedarach</i> L.						1			1								1				1								1
<i>Swietenia humilis</i> Zucc.	1	1		1					1								1				1								1
<i>Trichilia havanensis</i> Jacq.				1	1				1								1				1								1
§ <i>Trichilia hirta</i> L.		1			1				1								1				1								1
§ <i>Trichilia trifolia</i> L.		1							1								1				1								1
Menispermaceae																													
<i>Cocculus diversifolius</i> DC.						1								1			1				1								1
<i>Hyperbaena mexicana</i> Miers				1					1								1				1								1
Mimosaceae																													
<i>Acacia cochliacantha</i> Humb. et Bonpl. ex Willd.		1							1								1				1								1
§ <i>Acacia cornigera</i> (L.) Willd.				1					1								1				1								1
<i>Acacia coulteri</i> Benth.		1							1								1				1								1
<i>Acacia farnesiana</i> (L.) Willd.		1				1			1								1				1								1
<i>Acacia</i> aff. <i>hindsii</i> Benth.				1		1			1								1				1								1
§ <i>Acacia pennatula</i> (Cham. et Schltdl.) Benth.	1								1								1				1								1
<i>Acacia picachensis</i> Brandegee		1		1		1			1								1				1								1
<i>Acacia pringlei</i> Rose		1		1					1								1				1								1
<i>Acacia tenuifolia</i> (L.) Willd.		1							1								1				1								1
♣ <i>Acaciella villosa</i> (Sw.) Britton et Rose	1									1						1					1								1
<i>Albizia guachapele</i> (Kunth) Dugand				1					1								1				1								1
<i>Calliandra bijuga</i> Rose		1							1							1					1								1
<i>Calliandra juzepczukii</i> Standl.	1								1							1					1								1
<i>Calliandra tergemina</i> (L.) Benth. var. <i>emarginata</i> (Humb. et Bonpl. ex Willd.) Barneby	1	1							1								1				1								1
<i>Chloroleucon mangense</i> (Jacq.) Britton et Rose		1		1					1								1				1								1
§ <i>Desmanthus virgatus</i> (L.) Willd.								1		1						1					1								1

Taxa	Vegetation type								Growth form							Life form				Growth type					Growth habit					
	SA	TDF	XV	RF	MEF	GF	AV	SV	Tr	Sh	Fo	Gr	Ce	Ro	Cl	Ch	Hm	Ph	Cr	Th	Hr	Wo	Sf	Pa	Su	Ep	Te	Aq	Li	
<i>Enterolobium cyclocarpum</i> (Jacq.) Griseb.				1		1			1								1					1								1
<i>Havardia campylacantha</i> (L.Rico et M.Sousa) Barneby et J.W.Grimes		1		1					1								1					1								1
<i>Inga vera</i> Willd.				1		1			1								1					1								1
<i>Leucaena lanceolata</i> S.Watson			1						1								1					1								1
* <i>Lysiloma divaricatum</i> (Jacq.) J.F.Macbr.	1	1	1						1								1					1								1
* <i>Lysiloma microphyllum</i> Benth.		1	1	1					1								1					1								1
§ <i>Microlobus foetidus</i> (Jacq.) M.Sousa et G.Andrade		1							1								1					1								1
<i>Mimosa acantholoba</i> (Humb. et Bonpl. ex Willd.) Poir. var. <i>eurycarpa</i> B.L.Rob.		1				1			1								1					1								1
<i>Mimosa albida</i> Humb. et Bonpl. ex Willd	1									1							1					1								1
* <i>Mimosa antioquiensis</i> Killip ex Rudd var. <i>isthmensis</i> R.Grether	1	1							1								1					1								1
<i>Mimosa goldmanii</i> B.L.Rob.	1	1							1								1					1								1
<i>Mimosa lactiflua</i> Delile ex Benth.	1									1							1					1								1
<i>Mimosa mellii</i> Britton et Rose		1							1								1					1								1
* <i>Mimosa skinneri</i> Benth.	1										1						1				1									1
<i>Mimosa tenuiflora</i> (Willd.) Poir.		1				1		1	1								1					1								1
<i>Piptadenia flava</i> (Spreng. ex DC.) Benth.		1													1		1					1								1
<i>Piptadenia obliqua</i> (Pers.) J.F.Macbr.		1		1		1			1								1					1								1
<i>Prosopis laevigata</i> (Humb. et Bonpl. ex Willd.) M.C.Johnst.		1							1								1					1								1
<i>Zapoteca formosa</i> (Kunth) H.M.Hern. subsp. <i>rosei</i> (Wiggins) H.M.Hern.		1		1						1							1					1								1
*§ <i>Zapoteca portoricensis</i> (Jacq.) H.M.Hern.		1								1							1					1								1
§ <i>Zapoteca tehuana</i> H.M. Hern.		1								1							1					1								1
Moraceae																														
<i>Brosimum alicastrum</i> Sw.				1		1			1								1					1								1

Taxa	Vegetation type								Growth form						Life form					Growth type					Growth habit						
	SA	TDF	XV	RF	MEF	GF	AV	SV	Tr	Sh	Fo	Gr	Ce	Ro	Cl	Ch	Hm	Ph	Cr	Th	Hr	Wo	Sf	Pa	Su	Ep	Te	Aq	Li		
*§ <i>Clarisia biflora</i> Ruiz et Pav.					1				1								1					1								1	
* <i>Dorstenia contrajerva</i> L.				1							1						1					1								1	
<i>Dorstenia drakena</i> L.		1									1				1							1								1	
*§ <i>Ficus aurea</i> Nutt.			1						1								1					1								1	
<i>Ficus cotinifolia</i> Kunth			1						1								1					1								1	
<i>Ficus insipida</i> Willd.				1		1			1								1					1								1	
<i>Ficus ovalis</i> (Liebm.) Miq.			1						1								1					1								1	
<i>Ficus pertusa</i> L.f.			1						1								1					1								1	
<i>Ficus petiolaris</i> Kunth			1						1								1					1								1	
<i>Ficus trigonata</i> L.		1							1								1					1								1	
*§ <i>Pseudolmedia spuria</i> (Sw.) Griseb.					1				1								1					1								1	
*§ <i>Trophis mexicana</i> (Liebm.) Bureau					1				1								1					1								1	
Myrsinaceae																															
* <i>Ardisia paschalis</i> Donn.Sm.		1		1	1				1									1				1								1	
Myrtaceae																															
* <i>Calyptanthes schiedeana</i> O.Berg		1		1					1									1				1								1	
<i>Eugenia</i> aff. <i>salamensis</i> Donn.Sm.		1		1					1									1				1								1	
* <i>Psidium guineense</i> Sw.		1								1								1				1								1	
* <i>Psidium hypoglaucum</i> Standl.		1								1								1				1								1	
* <i>Psidium salutare</i> (Kunth) O.Berg		1								1								1				1								1	
Nolinaceae																															
*♣ <i>Beaucarnea recurvata</i> Lem.			1						1									1				1								1	
Nyctaginaceae																															
* <i>Boerhavia coccinea</i> Mill.		1						1				1								1	1									1	
<i>Boerhavia erecta</i> L.		1								1										1	1									1	
* <i>Grajalesia fasciculata</i> (Standl.) Miranda		1	1	1	1									1				1				1								1	
*§ <i>Mirabilis</i> sect. <i>Oxybaphoides</i> A. Gray Sp.		1								1					1							1								1	
*§ <i>Mirabilis</i> sect. <i>Oxybaphus</i> (L'Hér. ex Willd.) Heimerl Sp.		1								1								1				1								1	
* <i>Mirabilis violacea</i> (L.) Heimerl		1								1					1							1								1	
<i>Pisonia aculeata</i> L.		1		1				1						1				1				1								1	
*§ <i>Pisonia donnellsmithii</i> Hemierl ex Standl.								1	1									1				1								1	
§ <i>Salpianthus arenarius</i> Humb. et Bonpl.				1						1					1							1								1	

Taxa	Vegetation type								Growth form						Life form				Growth type					Growth habit							
	SA	TDF	XV	RF	MEF	GF	AV	SV	Tr	Sh	Fo	Gr	Ce	Ro	Cl	Ch	Hm	Ph	Cr	Th	Hr	Wo	Sf	Pa	Su	Ep	Te	Aq	Li		
Ochnaceae																															
*♣ <i>Ouratea lucens</i> (Kunth) Engl.				1	1				1									1				1									1
§ <i>Ouratea pallida</i> Standl.		1								1								1				1									1
Oleaceae																															
*§ <i>Schoepfia mexicana</i> A.DC.			1	1					1									1						1							1
*§ <i>Schoepfia schreberi</i> J.F.Gmel.		1							1									1				1									1
<i>Ximenia americana</i> L.			1							1								1				1									1
Oleaceae																															
* <i>Forestiera</i> aff. <i>rhamnifolia</i> Griseb.		1							1									1				1									1
* <i>Fraxinus purpusii</i> Brandegee		1							1									1				1									1
Onagraceae																															
<i>Hauya elegans</i> DC.		1	1						1									1				1									1
* <i>Ludwigia erecta</i> (L.) Itara				1		1					1									1	1										1
* <i>Ludwigia octovalvis</i> (Jacq.) P.H.Raven				1		1					1									1	1										1
Opiliaceae																															
§ <i>Agonandra obtusifolia</i> subsp. <i>conzattii</i> (Standl.) Hiepko		1							1									1				1									1
Orchidaceae																															
*§ <i>Acianthera tikalensis</i> (Correll et C.Schweinf.) Pridgeon et M.W.Chase					1						1							1			1										1
* <i>Barkeria whartonianana</i> (C.Schweinf.) Soto Arenas			1								1							1			1										1
* <i>Bletia coccinea</i> La Llave et Lex.		1									1								1		1										1
* <i>Bletia purpurea</i> (Lam.) DC.		1									1								1		1										1
*§ <i>Campylocentrum micranthum</i> (Lindl.) Rolfe					1									1				1			1										1
*§ <i>Catasetum integerrimum</i> Hook.					1						1							1			1										1
*§ <i>Chysis</i> Sp. Nov. Ined.					1						1							1			1										1
<i>Clowesia dodsoniana</i> E.Aguirre		1	1	1							1							1			1										1
§ <i>Coelia triptera</i> (Sm.) G.Don ex Steud.					1						1							1			1										1
*§ <i>Cyclopogon</i> aff. <i>violaceus</i> (A.Rich. et Galeotti) Schltr.					1						1								1		1										1

Taxa	Vegetation type								Growth form						Life form					Growth type					Growth habit					
	SA	TDF	XV	RF	MEF	GF	AV	SV	Tr	Sh	Fo	Gr	Ce	Ro	Cl	Ch	Hm	Ph	Cr	Th	Hr	Wo	Sf	Pa	Su	Ep	Te	Aq	Li	
♣ <i>Cyrtopodium macrobulbum</i> (La Llave et Lex.) G.A.Romero et Carnevali			1								1					1					1									1
*§ <i>Dichaea suaveolens</i> Kraenzl.					1										1		1				1					1				
* <i>Encyclia hanburyi</i> (Lindl.) Schltr.			1								1					1					1									1
* <i>Encyclia hanburyi</i> (Lindl.) Schltr. X <i>E. nizandensis</i> E.A.Pérez-García et Hágsater			1								1					1					1					1				
* <i>Encyclia nizandensis</i> E.A.Pérez-García et Hágsater			1								1						1				1					1				
* <i>Encyclia parviflora</i> (Regel) Whitner			1								1						1				1					1				
*§ <i>Epidendrum cardiophorum</i> Schltr.					1						1						1				1					1				
* <i>Epidendrum ciliare</i> L.			1		1						1						1				1									1
*§ <i>Epidendrum martinezii</i> L.Sánchez et Carnevali					1						1						1				1					1				
*§ <i>Gongora galeata</i> (Lindl.) Rchb.f.					1						1						1				1					1				
♣ <i>Guarianthe aurantiaca</i> (Bateman ex Lindl.) Dressler et W.E.Higgins			1		1						1						1				1					1				
* <i>Habenaria trifida</i> Kunth	1										1							1			1						1			
*§ <i>Leochilus scriptus</i> (C. Scheidw.) Rchb.f.					1						1						1				1					1				
§ <i>Lycaste aromatica</i> (Graham ex Hook.) Lindl.					1						1						1				1					1				
*§ <i>Maxillaria crassifolia</i> (Lindl.) Rchb.f.					1						1						1				1					1				
§ <i>Maxillaria densa</i> Lindl.					1						1						1				1					1				
* <i>Maxillaria tenuifolia</i> Lindl.			1		1						1						1				1					1				
* <i>Mesadenus lucayanus</i> (Britton) Schltr.			1								1							1			1									1
♣ <i>Myrmecophila grandiflora</i> (Lindl.) Carnevali, Tapia-Muñoz et I.Ramírez			1								1						1				1					1				
*§ <i>Notylia barkeri</i> Lindl.					1						1						1				1					1				
* <i>Notylia orbicularis</i> A.Rich. et Galeotti			1		1						1						1				1					1				
*§ <i>Ornithocephalus inflexus</i> Lindl.					1						1						1				1					1				

Taxa	Vegetation type								Growth form						Life form					Growth type					Growth habit					
	SA	TDF	XV	RF	MEF	GF	AV	SV	Tr	Sh	Fo	Gr	Ce	Ro	Cl	Ch	Hm	Ph	Cr	Th	Hr	Wo	Sf	Pa	Su	Ep	Te	Aq	Li	
*§ <i>Platythelys vaginata</i> (Hook.) Garay					1						1							1			1									1
§ <i>Prosthechea cochleata</i> (L.) W.E.Higgins					1						1						1				1								1	
* <i>Prosthechea livida</i> (Lindl.) W.E.Higgins				1		1					1							1			1									1
<i>Sacoila lanceolata</i> (Aubl.) Garay	1										1								1		1								1	
<i>Sarcoglottis assurgens</i> (Rchb.f.) Schltr.			1								1								1		1								1	
*§ <i>Sarcoglottis sceptrodes</i> (Rchb.f.) Schltr.					1						1								1		1								1	
*§ <i>Scaphyglottis fasciculata</i> Hook.					1						1							1			1								1	
*♣ <i>Specklinia digitale</i> (Luer) Pridgeon et M.W.Chase				1							1							1			1									1
*§ <i>Stanhopea dodsoniana</i> Salazar et Soto Arenas					1						1							1			1								1	
*§ <i>Trichocentrum ascendens</i> (Lindl.) M.W.Chase et N.H.Williams					1						1							1			1								1	
♣ <i>Trichocentrum cebolleta</i> (Jacq.) M.W.Chase et N.H.Williams			1	1							1							1			1								1	
*§ <i>Trichocentrum cosymbeporum</i> (C.Morren) R.Jiménez et Carnevali			1	1							1							1			1								1	
*§ <i>Trichocentrum lindenii</i> (Brongn.) M.W.Chase et N.H.Williams					1						1							1			1								1	
*♣ <i>Trichocentrum oerstedii</i> (Rchb.f.) R.Jiménez et Carnevali			1	1							1							1			1								1	
* <i>Triphora gentianoides</i> (Spreng.) Ames et Schltr.					1						1								1		1								1	
* <i>Triphora</i> aff. <i>trianthophora</i> (Sw.) Rydb.					1						1								1		1								1	
Oxalidaceae																														
§ <i>Biophytum dendroides</i> (Kunth) DC.						1					1					1					1								1	
<i>Oxalis neaei</i> DC.						1					1								1		1								1	
Papaveraceae																														
<i>Argemone mexicana</i> L.							1				1									1	1								1	
Passifloraceae																														
<i>Passiflora filipes</i> Benth.			1		1										1					1	1								1	

Taxa	Vegetation type								Growth form						Life form					Growth type					Growth habit						
	SA	TDF	XV	RF	MEF	GF	AV	SV	Tr	Sh	Fo	Gr	Ce	Ro	Cl	Ch	Hm	Ph	Cr	Th	Hr	Wo	Sf	Pa	Su	Ep	Te	Aq	Li		
§ <i>Passiflora foetida</i> L. var. <i>hibiscifolia</i> (Lamarck) Killip				1										1				1			1									1	
* <i>Passiflora foetida</i> L. var. <i>hirsutissima</i> Killip		1		1										1				1			1									1	
* <i>Passiflora mexicana</i> Juss.		1						1						1				1			1									1	
* <i>Passiflora suberosa</i> L.		1		1										1				1			1									1	
Pedaliaceae																															
<i>Martynia annua</i> L.								1			1									1	1									1	
Phytolaccaceae																															
<i>Petiveria alliacea</i> L.		1		1		1				1						1						1									1
<i>Rivina humilis</i> L.		1		1		1					1				1						1										1
Piperaceae																															
<i>Peperomia asarifolia</i> Schtdl. et Cham.				1									1					1			1										1
* <i>Peperomia glutinosa</i> Millsp.		1										1			1									1						1	
<i>Piper auritum</i> Kunth					1					1							1					1									1
* <i>Piper marginatum</i> Jacq.					1					1							1					1									1
<i>Piper tuberculatum</i> Jacq.					1					1							1					1									1
Plumbaginaceae																															
<i>Plumbago scandens</i> L.		1		1		1					1				1						1										1
Poaceae																															
* <i>Andropogon fastigiatus</i> Sw.		1									1					1					1										1
* <i>Andropogon pringlei</i> Scribn. et Merr.		1									1					1					1										1
♣ <i>Anthraenantia lanata</i> (Kunth) Benth.		1									1					1					1										1
§ <i>Antheophora hermaphrodita</i> (L.) Kuntze		1									1					1					1										1
<i>Aristida adscensionis</i> L.		1									1					1					1										1
*§ <i>Aristida gibbosa</i> (Nees) Kunth		1									1					1					1										1
* <i>Aristida jorullensis</i> Kunth		1									1					1					1										1
*♣ <i>Aristida megapotamica</i> Spreng.		1									1					1					1										1
* <i>Aristida roemeriana</i> Scheele		1									1					1					1										1
* <i>Aristida ternipes</i> Cav. var. <i>ternipes</i>		1						1			1					1					1										1
§ <i>Arundo donax</i> L.								1			1					1					1										1
<i>Bouteloua chondrosioides</i> (Kunth) Benth. ex S.Watson		1									1					1					1										1

Taxa	Vegetation type								Growth form						Life form					Growth type					Growth habit					
	SA	TDF	XV	RF	MEF	GF	AV	SV	Tr	Sh	Fo	Gr	Ce	Ro	Cl	Ch	Hm	Ph	Cr	Th	Hr	Wo	Sf	Pa	Su	Ep	Te	Aq	Li	
<i>Bouteloua curtipendula</i> (Michx.) Torr.	1										1					1					1									1
<i>Bouteloua hirsuta</i> Lag.	1										1					1					1									1
* <i>Bouteloua repens</i> (Kunth) Scribner et Merr.	1										1					1					1									1
* <i>Cenchrus brownii</i> Roem. et Schult.		1									1					1					1									1
§ <i>Cenchrus ciliaris</i> L.	1							1			1					1					1									1
* <i>Cenchrus multiflorus</i> J.Presl	1										1					1					1									1
<i>Cenchrus pilosus</i> Kunth								1			1					1					1									1
*§ <i>Chusquea liebmanni</i> E.Fourn.					1									1				1			1									1
<i>Dactyloctenium aegyptium</i> (L.) Willd.								1			1					1					1									1
<i>Digitaria bicornis</i> (Lam.) Roem. et Schult.						1		1			1					1					1									1
* <i>Digitaria hitchcockii</i> (Chase) Stuck.	1										1					1					1									1
<i>Digitaria insularis</i> (L.) Fedde		1						1			1					1					1									1
<i>Echinochloa colona</i> (L.) Link						1		1			1					1					1									1
<i>Eragrostis ciliaris</i> (All.) Link ex Vignolo						1		1			1					1					1									1
<i>Eragrostis ciliaris</i> (L.) R.Br. var. <i>ciliaris</i>								1			1					1					1									1
* <i>Eragrostis hondurensis</i> R.W.Pohl								1			1					1					1									1
*§ <i>Eragrostis pectinacea</i> (Michx.) Nees var. <i>miserrima</i> (E. Fourn.) Reeder		1		1							1					1					1									1
<i>Guadua amplexifolia</i> J.Presl				1							1					1					1									1
<i>Heteropogon contortus</i> (L.) P.Beauv. ex Roem. et Schult.	1							1			1					1					1									1
* <i>Hyparrhenia rufa</i> (Nees) Stapf	1										1					1					1									1
<i>Lasiacis ruscifolia</i> (Kunth) Hitchc.		1		1		1					1					1					1									1
<i>Leptochloa mucronata</i> (Michx.) Kunth						1		1			1					1					1									1
§ <i>Megathyrsus maximus</i> (Jacq.) B.K.Simon et S.W.L.Jacobs	1							1			1					1					1									1
♣ <i>Melinis repens</i> (Willd.) Zizka	1							1			1					1					1									1
♣ <i>Mnesithea granularis</i> (L.) de Koning et Sosef	1										1					1					1									1

Taxa	Vegetation type							Growth form							Life form					Growth type					Growth habit					
	SA	TDF	XV	RF	MEF	GF	AV	SV	Tr	Sh	Fo	Gr	Ce	Ro	Cl	Ch	Hm	Ph	Cr	Th	Hr	Wo	Sf	Pa	Su	Ep	Te	Aq	Li	
<i>Muhlenbergia emersleyi</i> Vasey						1		1			1					1					1									1
* <i>Olyra latifolia</i> L.				1							1					1					1									1
<i>Oplismenus burmannii</i> (Retz.) P.Beauv. var. <i>burmannii</i>		1						1				1			1						1									1
<i>Panicum trichoides</i> Sw.		1									1									1	1									1
* <i>Panicum tuerckheimii</i> Hack.								1			1					1					1									1
* <i>Paspalum centrale</i> Chase		1									1					1					1									1
* <i>Paspalum pectinatum</i> Nees		1									1					1					1									1
<i>Paspalum plicatulum</i> Michx.		1									1					1					1									1
* <i>Paspalum pubiflorum</i> Rupr. ex E.Fourn.		1									1					1					1									1
* <i>Rottboellia cochinchinensis</i> (Lour.) Clayton		1						1			1					1					1									1
* <i>Schizachyrium brevifolium</i> (Sw.) Nees ex Buse		1									1									1	1									1
* <i>Schizachyrium cirratum</i> (Hack.) Woot. et Standl.		1									1					1					1									1
* <i>Schizachyrium sanguineum</i> (Retz.) Alston		1									1					1					1									1
<i>Setaria grisebachii</i> E.Fourn.		1						1			1					1					1									1
<i>Sorghum halepense</i> (L.) Pers.								1			1					1					1									1
* <i>Sporobolus pyramidatus</i> (Lamb.) A.Hitchc.								1			1					1					1									1
* <i>Thrasya robusta</i> Hitchc. et Chase		1									1					1					1									1
<i>Trachypogon spicatus</i> (L.f.) Kuntze		1									1					1					1									1
<i>Tragus berteronianus</i> Schult.								1			1					1					1									1
* <i>Tripsacum lanceolatum</i> Rupr. ex Benth		1									1					1					1									1
♣ <i>Urochloa fusca</i> (Sw.) B.F.Hansen et Wunderlin								1			1					1					1									1
<i>Urochloa mollis</i> (Sw.) Morrone et Zuloaga		1									1					1					1									1
§ Polemoniaceae																														
§ <i>Loeselia ciliata</i> L.		1										1			1						1									1
§ Polygalaceae																														
*§ <i>Elsota sylvestris</i> (Schltdl.) Kuntze				1										1			1					1								1
* <i>Polygala leptocaulis</i> Torr. et Gray		1									1									1	1									1

Taxa	Vegetation type								Growth form						Life form				Growth type					Growth habit							
	SA	TDF	XV	RF	MEF	GF	AV	SV	Tr	Sh	Fo	Gr	Ce	Ro	Cl	Ch	Hm	Ph	Cr	Th	Hr	Wo	Sf	Pa	Su	Ep	Te	Aq	Li		
* <i>Polygala longicaulis</i> Kunth	1										1									1	1									1	
* <i>Polygala paniculata</i> L.	1										1									1	1									1	
* <i>Polygala serpens</i> S.F.Blake	1										1						1						1							1	
<i>Polygala variabilis</i> Kunth f.	1										1									1	1									1	
<i>leucanthema</i> S.F.Blake																															
Polygonaceae																															
<i>Antigonon cinerascens</i> M.Martens et Galeotti		1												1					1												1
<i>Antigonon flavescens</i> S.Watson						1								1				1				1									1
<i>Coccoloba barbadensis</i> Jacq.				1				1									1					1									1
<i>Coccoloba liebmannii</i> Lindau	1	1		1					1									1				1									1
<i>Ruprechtia pallida</i> Standl.		1		1						1								1				1									1
Portulacaceae																															
<i>Portulaca pilosa</i> L.		1									1									1						1					1
<i>Talinum paniculatum</i> (Jacq.) Gaertn.	1	1				1					1				1										1						1
<i>Talinum triangulare</i> (Jacq.) Willd.		1		1							1				1										1						1
Primulaceae																															
* <i>Samolus ebracteatus</i> Kunth							1				1				1						1										1
Rhamnaceae																															
<i>Colubrina elliptica</i> (Sw.) Brizicky et W.L.Stern		1							1									1				1									1
<i>Gouania lupuloides</i> (L.) Urb.		1										1					1					1									1
<i>Gouania polygama</i> (Jacq.) Urb.		1		1		1							1				1					1									1
<i>Karwinskia humboldtiana</i> (Roem. et Schult.) Zucc.		1							1								1					1									1
* <i>Krugiodendron ferreum</i> (Vahl) Urb.		1	1	1					1									1				1									1
<i>Ziziphus amole</i> (Sessé et Moc.) M.C.Johnst.		1		1					1									1				1									1
Rubiaceae																															
*§ <i>Alibertia edulis</i> (Rich.) A.Rich. ex DC.						1			1									1				1									1
♣ <i>Arachnothryx leucophylla</i> (Kunth) Planch				1					1									1				1									1
* <i>Augusta rivalis</i> (Benth.) J.H.Kirkbr.				1					1									1				1									1
§ <i>Bouvardia longiflora</i> (Cav.) Kunth	1								1						1							1									1

Taxa	Vegetation type								Growth form						Life form				Growth type					Growth habit							
	SA	TDF	XV	RF	MEF	GF	AV	SV	Tr	Sh	Fo	Gr	Ce	Ro	Cl	Ch	Hm	Ph	Cr	Th	Hr	Wo	Sf	Pa	Su	Ep	Te	Aq	Li		
* <i>Calycophyllum candidissimum</i> (Vahl) DC.		1		1					1							1					1									1	
§ <i>Chiococca alba</i> (L.) Hitchc.				1	1				1								1					1								1	
* <i>Diodia rigida</i> (Humb. et Bonpl. ex Kunth) Cham. et Schldl.	1										1								1	1										1	
<i>Diodia teres</i> Walter								1			1								1	1										1	
<i>Exostema caribaeum</i> (Jacq.) Roem. et Schult.		1							1								1					1								1	
§ <i>Faramea occidentalis</i> (L.) A.Rich.					1				1								1					1								1	
<i>Genipa americana</i> L.		1							1								1					1								1	
* <i>Guettarda macrosperma</i> Donn.Sm.				1					1								1					1								1	
§ <i>Hamelia patens</i> Jacq.		1		1	1				1								1					1								1	
<i>Hamelia versicolor</i> A.Gray		1		1	1					1							1					1								1	
<i>Hintonia latiflora</i> (Sessé et Moc. ex DC.) Bullock		1							1								1					1								1	
§ <i>Mitracarpus hirtus</i> (L.) DC.								1			1									1	1									1	
*§ <i>Oldenlandia microphylla</i> (Willd. ex Roem. et Schult.) Mena			1								1						1					1								1	
* <i>Psychotria horizontalis</i> Sw.				1	1				1								1					1								1	
*§ <i>Randia armata</i> (Sw.) DC.					1									1			1					1								1	
§ <i>Randia cinerea</i> (Fern.) Standl.		1													1		1					1								1	
*♣ <i>Randia obcordata</i> S.Watson		1		1						1							1					1								1	
<i>Randia thurberi</i> S.Watson		1	1							1							1					1								1	
<i>Rondeletia deamii</i> (Donn.Sm.) Standl.					1				1								1					1								1	
*§ <i>Spermacoce alata</i> Aubl.								1			1									1	1									1	
* <i>Spermacoce confusa</i> Rendle ex Gillis								1			1									1	1									1	
§ <i>Spermacoce densiflora</i> (G.Mey.) Kuntze								1			1									1	1									1	
*♣ <i>Spermacoce suaveolens</i> G.Mey.		1									1					1						1								1	
*♣ <i>Spermacoce verticillata</i> (L.) G.Mey.		1									1					1						1								1	
Rutaceae																															
* <i>Amyris sylvatica</i> Jacq.		1		1	1	1			1								1					1								1	
*§ <i>Amyris</i> sp. nov.		1							1								1					1								1	
* <i>Casimiroa tetrameria</i> Millsp.				1	1				1								1					1								1	

Taxa	Vegetation type								Growth form						Life form					Growth type					Growth habit						
	SA	TDF	XV	RF	MEF	GF	AV	SV	Tr	Sh	Fo	Gr	Ce	Ro	Cl	Ch	Hm	Ph	Cr	Th	Hr	Wo	Sf	Pa	Su	Ep	Te	Aq	Li		
<i>Esenbeckia berlandieri</i> Baill. ex. Hemsl. subsp. <i>litoralis</i> (Donn.Sm.) Kaastra		1							1								1					1								1	
<i>Esenbeckia collina</i> Brandegee		1		1					1								1					1								1	
<i>Pilocarpus racemosus</i> Vahl var. <i>racemosus</i>		1		1	1				1								1					1								1	
*§ <i>Zanthoxylum</i> aff. <i>caribaeum</i> Lam.		1							1								1					1								1	
* <i>Zanthoxylum arborescens</i> Rose		1							1								1					1								1	
<i>Zanthoxylum fagara</i> (L.) Sarg.		1		1					1								1					1								1	
Salicaceae																															
<i>Salix humboldtiana</i> Willd.				1					1								1					1								1	
Sapindaceae																															
* <i>Cupania glabra</i> Sw.				1					1								1					1								1	
§ <i>Cardiospermum halicacabum</i> L.				1										1			1				1									1	
§ <i>Dodonaea viscosa</i> Jacq	1									1							1					1								1	
<i>Paullinia cururu</i> L.		1		1	1									1			1					1								1	
* <i>Paullinia pinnata</i> L.		1												1			1					1								1	
<i>Sapindus saponaria</i> L.				1		1			1								1					1								1	
* <i>Serjania caracasana</i> (Jacq.) Willd.				1	1									1			1					1								1	
<i>Serjania grosii</i> Schldtl.		1												1		1							1							1	
<i>Serjania triquetra</i> Radlk.		1		1										1		1							1							1	
* <i>Thouinia acuminata</i> S.Watson				1					1								1					1								1	
* <i>Thouinia villosa</i> DC.		1	1						1								1					1								1	
<i>Thouinidium decandrum</i> (Bonpl.) Radlk.		1		1		1			1								1					1								1	
§ <i>Urvillea ulmacea</i> Kunth				1										1			1					1								1	
Sapotaceae																															
<i>Manilkara zapota</i> (L.) P.Royen				1	1				1								1					1								1	
<i>Sideroxylon capiri</i> (A.DC.) Pittier				1					1								1					1								1	
* <i>Sideroxylon obtusifolium</i> (Roem. et Schult.) T.D.Penn. subsp. <i>buxifolium</i> (Roem. et Schult.) T.D.Penn.		1		1					1								1					1								1	
<i>Sideroxylon stenosperrum</i> (Standl.) T.D.Penn.		1							1								1					1								1	
Scrophulariaceae																															
<i>Bacopa monnieri</i> (L.) Wettst.		1															1								1					1	

Taxa	Vegetation type								Growth form						Life form				Growth type					Growth habit							
	SA	TDF	XV	RF	MEF	GF	AV	SV	Tr	Sh	Fo	Gr	Ce	Ro	Cl	Ch	Hm	Ph	Cr	Th	Hr	Wo	Sf	Pa	Su	Ep	Te	Aq	Li		
<i>Buchnera pusilla</i> Kunth	1										1									1	1									1	
<i>Capraria biflora</i> L.		1				1					1					1					1									1	
<i>Lamourouxia viscosa</i> Kunth	1										1					1					1									1	
<i>Russelia coccinea</i> (L.) Wettst.		1		1							1					1					1									1	
*§ <i>Russelia floribunda</i> Kunth					1						1						1				1									1	
* <i>Russelia obtusata</i> Blake	1										1					1					1									1	
* <i>Russelia polyedra</i> Zucc.		1									1					1					1									1	
<i>Russelia retrorsa</i> Greene	1										1					1					1									1	
<i>Russelia rugosa</i> Robinson	1										1				1						1									1	
<i>Schistophragma pusilla</i> Benth.	1	1									1									1	1									1	
<i>Stemodia durantifolia</i> (L.) Sw.	1										1									1	1									1	
Simaroubaceae																															
<i>Castela retusa</i> Liebm.		1									1						1					1								1	
*§ <i>Quassia amara</i> L.					1						1						1					1								1	
<i>Recchia connaroides</i> (Loes. et Soler) Standl.				1					1								1					1								1	
Smilacaceae																															
* <i>Smilax spinosa</i> Mill.				1										1			1					1								1	
Solanaceae																															
<i>Capsicum annuum</i> L. var. <i>glabriusculum</i> (Dunal) Heiser et Pickersgill		1		1						1							1					1								1	
* <i>Datura inoxia</i> Mill.						1					1									1	1									1	
<i>Juanulloa mexicana</i> (Schltdl.) Miers		1			1				1								1					1					1				
§ <i>Lycianthes lenta</i> (Cav.) Bitter		1						1						1			1					1								1	
* <i>Nicotiana plumbaginifolia</i> Viv.		1				1					1									1	1									1	
* <i>Physalis arborescens</i> L.		1		1						1							1					1								1	
♣ <i>Physalis pruinosa</i> L.		1		1							1									1	1									1	
<i>Physalis solanaceous</i> (Schltdl.) Axelius								1			1									1	1									1	
<i>Solandra nizandensis</i> Matuda			1	1										1			1					1								1	
§ <i>Solanum adscendens</i> Sendth.								1			1									1	1									1	
<i>Solanum americanum</i> Mill.		1				1					1									1	1									1	
* <i>Solanum diphyllum</i> L.				1					1								1					1								1	
*§ <i>Solanum gardneri</i> Sendtn.		1								1							1					1								1	
<i>Solanum glaucescens</i> Zucc.		1		1										1			1				1									1	
<i>Solanum hazenii</i> Britton		1		1		1			1								1					1								1	
§ <i>Solanum wendlandii</i> Hook.f.		1												1			1				1									1	

Taxa	Vegetation type								Growth form							Life form					Growth type					Growth habit					
	SA	TDF	XV	RF	MEF	GF	AV	SV	Tr	Sh	Fo	Gr	Ce	Ro	Cl	Ch	Hm	Ph	Cr	Th	Hr	Wo	Sf	Pa	Su	Ep	Te	Aq	Li		
Sterculiaceae																															
* <i>Ayenia glabra</i> S.Watson			1		1					1								1				1									1
<i>Ayenia micrantha</i> Standl.		1								1								1				1									1
<i>Byttneria aculeata</i> (Jacq.) Jacq.					1		1							1				1				1									1
<i>Guazuma ulmifolia</i> Lam.					1		1	1	1									1				1									1
<i>Helicteres baruensis</i> Jacq.		1								1								1				1									1
<i>Melochia nodiflora</i> Sw.		1			1		1									1						1									1
<i>Melochia pyramidata</i> L.					1										1							1									1
<i>Melochia tomentosa</i> L.	1	1	1					1	1								1					1									1
<i>Waltheria conzattii</i> Standl.	1								1								1							1							1
<i>Waltheria indica</i> L.	1							1	1								1					1									1
♣ Themidaceae																															
* <i>Milla oaxacana</i> Ravenna					1														1		1										1
Theophrastaceae																															
* <i>Jacquinia macrocarpa</i> Cav.					1					1								1				1									1
Tiliaceae																															
*§ <i>Corchorus hirtus</i> L.		1								1								1					1								1
<i>Heliocarpus pallidus</i> Rose		1	1						1									1				1									1
<i>Luehea candida</i> (Moc. et Sessé ex DC.) Mart.		1			1	1			1									1				1									1
*§ <i>Luehea speciosa</i> Willd.		1							1									1				1									1
<i>Triumfetta falcifera</i> Rose		1							1									1				1									1
Turneraceae																															
<i>Turnera diffusa</i> Willd. ex Schult.	1	1								1						1							1								1
<i>Turnera ulmifolia</i> L.	1						1			1						1						1									1
Typhaceae																															
<i>Typha domingensis</i> Pers.								1						1						1	1										1
Ulmaceae																															
<i>Celtis iguanaea</i> (Jacq.) Sarg.		1			1										1			1				1									1
Urticaceae																															
*§ <i>Discocnide mexicana</i> (Liebm.) Chew					1				1									1				1									1
* <i>Pilea microphylla</i> (L.) Liebm.				1													1					1									1
<i>Pouzolzia nivea</i> S.Watson		1			1					1								1				1									1
§ <i>Urera baccifera</i> (L.) Gaudich. ex Wedd.					1				1									1				1									1
<i>Urera caracasana</i> (Jacq.) Gaudich.					1				1									1				1									1

Taxa	Vegetation type								Growth form						Life form				Growth type					Growth habit						
	SA	TDF	XV	RF	MEF	GF	AV	SV	Tr	Sh	Fo	Gr	Ce	Ro	Cl	Ch	Hm	Ph	Cr	Th	Hr	Wo	Sf	Pa	Su	Ep	Te	Aq	Li	
*§ Valerianaceae																														
*§ <i>Valeriana scandens</i> L.					1										1		1				1									1
§ Verbenaceae																														
§ <i>Bouchea nelsonii</i> Grenzeb.								1			1									1	1									1
<i>Lantana hirta</i> Graham	1					1				1								1				1								1
<i>Lippia nutans</i> B.L.Rob. et Greenm.			1							1								1				1								1
<i>Petrea volubilis</i> L.			1		1										1			1				1								1
*♣ <i>Phyla nodiflora</i> (L.) Greene								1				1				1						1								1
<i>Priva lappulacea</i> (L.) Pers.			1								1									1	1									1
§ <i>Stachytarpheta albiflora</i> DC. ex Schauer	1									1						1						1								1
<i>Vitex mollis</i> Kunth						1			1								1					1								1
§ Violaceae																														
*§ <i>Rinorea hummelii</i> Sprague					1					1							1					1								1
§ Viscaceae																														
<i>Phoradendron quadrangulare</i> (Kunth) Krug et Urb.			1		1					1								1						1						1
<i>Phoradendron robinsonii</i> (Urb.) Trel.			1		1					1								1						1						1
§ Vitaceae																														
§ <i>Ampelopsis mexicana</i> Rose			1		1										1				1			1								1
<i>Cissus rhombifolia</i> Vahl				1													1					1								1
* <i>Cissus trifoliata</i> L.				1													1					1								1
♣ <i>Cissus verticillata</i> (L.) Nicolson et C.E.Jarvis			1		1	1									1		1					1								1
*§ <i>Parthenocissus quinquefolia</i> (L.) Planch			1												1			1				1								1
§ Zygophyllaceae																														
<i>Guaiacum coulteri</i> A.Gray			1		1	1				1								1				1								1
<i>Tribulus cistoides</i> L.						1							1				1					1								1
Totals	188	425	135	264	138	104	7	98	223	170	248	74	27	20	159	133	138	479	73	98	428	409	43	8	33	54	789	7	71	

Capítulo VII. Afinidades biogeográficas de la flora de un paisaje del trópico estacionalmente seco del sur de México.

E.A. Pérez-García, J.A. Meave, J.L. Villaseñor y J.J. Morrone

Resumen:

Se exploró la hipótesis sobre si es posible que las floras de diferentes tipos de vegetación presentes en un paisaje del trópico estacionalmente seco (TES) tengan distintas afinidades biogeográficas. La exploración de esta hipótesis radica en que el TES se ha considerado como un sistema transicional entre las regiones tropicales húmedas y las zonas áridas. Además, se exploró si a las diferentes estrategias de vida de las plantas les corresponden diferentes afinidades biogeográficas. Las especies del inventario florístico de Nizanda, Oaxaca, México, fueron asociadas a uno o a varios tipos de vegetación, y también fueron asignadas a una categoría de tres diferentes clasificaciones: (a) formas de vida, (b) formas de crecimiento, y (c) tipos de crecimiento. La flora de Nizanda se incorporó a una base de datos de presencia/ausencia junto con otros 43 sitios, registrándose un total de 10,795 especies. Para conocer las posibles afinidades fitogeográficas de estos 44 sitios se les aplicó un análisis de clasificación (método de Ward con distancias euclidianas). Utilizando el mismo tipo de análisis, pero considerando sólo las 907 especies de Nizanda y aquellas compartidas con los otros 43 sitios, se exploraron las afinidades de distintos conjuntos florísticos, tanto por tipo de vegetación como por estrategia de vida. En el análisis de la flora completa de los 44 sitios, se encontró una gran división de las localidades de México en dos grupos, las regiones áridas y semiáridas por un lado y los sitios estacionalmente secos y los húmedos por el otro. La selva mediana ribereña y la de montaña se agruparon con las regiones húmedas de la vertiente del Golfo de México. La selva baja caducifolia se agrupó con sitios de la vertiente pacífica de México. La sabana se agrupó con sitios estacionalmente secos del norte y del occidente de México. La vegetación xerófila, el bosque de galería y la vegetación secundaria se agruparon con las regiones áridas y semiáridas. Los análisis de clasificación por formas de crecimiento mostraron un agrupamiento de las hierbas gramíneas, las rastreras y las rosetófilas con las zonas áridas y semiáridas, mientras que las formas restantes (árboles, arbustos, forbias y trepadoras) se agruparon con las regiones más mésicas. Las terofitas, las hemicriptofitas y las criptofitas se asociaron con los sitios secos, y las demás formas de vida lo hicieron con los sitios más mésicos. En la clasificación por tipos de crecimiento, las suculentas, las sufrútices y las parásitas se agruparon con los sitios secos, mientras que las plantas leñosas y las herbáceas lo hicieron con los sitios mésicos. Desde la perspectiva de la flora del TES no existe una clara diferenciación de las localidades mexicanas en dos reinos biogeográficos. Existe una clara separación florística entre las regiones áridas y semiáridas respecto a los sitios mésicos, pero esto parece ser una diferenciación ecológica más que una divergencia biogeográfica. Las similitudes florísticas a niveles superiores sugieren un origen común de estas floras, posiblemente

boreotropical. El estudio proporcionó evidencia de que en un mismo paisaje pueden coexistir conjuntos florísticos con diferentes afinidades biogeográficas. Esto puede explicarse en función del tipo de vegetación al que pertenecen, pero también por efecto de la estrategia de vida de las plantas.

Palabras clave: formas de vida, formas de crecimiento, flora boreotropical, sabana, selva baja caducifolia, tipos de crecimiento.

Introducción

En la región tropical estacionalmente seca es común que coexistan diferentes tipos de vegetación en un mismo paisaje. Los factores ecológicos que determinan la existencia de estos mosaicos vegetacionales se explican en términos de la heterogeneidad ambiental generada por el relieve, la litología, la disponibilidad de agua y nutrientes, y los regímenes de disturbio, entre otros (Trejo y Dirzo 2002; Pérez-García et al., 2005; Durán et al., 2006). La vegetación de un mismo paisaje puede ser clasificada de diferentes maneras, llegando a catalogarse incluso como diferentes tipos de vegetación; sin embargo, no se ha explorado si esta diferenciación florística, en un sistema tropical estacional, puede expresarse como diferencias en sus afinidades biogeográficas.

México se sitúa en la placa tectónica Norteamericana, en consecuencia su flora debería corresponder con la región Neártica o, en un sentido más amplio, con el reino Holártico (Cox, 2001). No obstante, la vegetación propia de los climas tropicales, subtropicales y desérticos (en conjunto más de 60% su territorio) es catalogada como parte del reino Neotropical (Rzedowski, 1991). La subdivisión de México en dos reinos está ampliamente aceptada (Marshall y Liebherr, 2000; Escalante et al., 2004). De esta manera, junto con las explicaciones de su gran heterogeneidad ambiental (principalmente climática y geológica), la afirmación de que: “la diversidad florística de México es una consecuencia del contacto biogeográfico que ha ocurrido en su territorio” ha llegado a ser un paradigma biogeográfico de la biodiversidad mexicana. Si bien esta afirmación contiene puntos ciertos e indiscutibles, como la gran riqueza de especies (Villaseñor, 2003), también es una sobresimplificación de una historia mucho más compleja. De hecho, solamente señalar que existe (¿o existió?) un contacto biogeográfico en México es en realidad una afirmación vaga, porque habría que precisar para qué organismos y a qué período se refiere, y sobre todo puntualizar en las consecuencias actuales que han tenido dichos contactos.

La historia geológica del territorio mexicano es compleja (Ferrusquía-Villafranca, 1998), y en el tiempo geológico han ocurrido varios intercambios de organismos (Cevallos-Ferriz y Ramírez, 2004), no sólo entre los continentes norte- y sudamericano, sino también con las Antillas, Europa, África y Asia (Wendt, 1998; Burnham y Graham, 1999). Además, la gran riqueza de endemismos del país (Rzedowski, 1991) hace que la biogeografía de México sea más compleja. Aunado a lo anterior, la edad de algunos taxones mexicanos es mucho más antigua que la unión del puente centroamericano a través del Istmo de Panamá, ya que éste se formó apenas hace 3.5 Ma (Burnham y Graham, 1999; Cevallos-Ferriz y Ramírez, 2004). Por ejemplo, se ha registrado la existencia de angiospermas de edad cretácica (hace 70 Ma, Cevallos-Ferriz y Ramírez, 2004) y para las coníferas se tienen registros de su existencia en el país desde el Carbonífero y el Pérmico (del Castillo *et al.*, 2004), es decir, mucho antes que la formación de los actuales reinos Neártico y Neotropical.

Las diferencias en el origen temporal de las especies complica conocer cuál es el posible origen de la flora tropical mexicana. En este sentido, se ha propuesto una gama de orígenes, incluyendo el boreotropical, austrotropical, arcto-terciario, madro-terciario, gondwánico,

laurásico, neotropical-terciario, neógeno-norteamericano y pantropical (Axelrod, 1950a, 1950b, 1979; Rzedowski, 1962, 1973, 1978, 1991, Wolfe, 1975; Wendt, 1998, Chiappy-Jhones, *et al.* 2001, Cevallos-Ferriz y Ramírez, 2004). De igual forma, se ha sugerido que la flora mexicana es más reciente, tanto holártica como neotropical, pero con un gran componente paleo y neo-endémico (Rzedowski, 1991).

La flora propia de climas tropicales del hemisferio norte se diversificó ampliamente durante el Terciario, siendo conocida como “flora boreotropical” (Wolfe, 1975; Tiffney, 1985a,b). Hay evidencias que permiten suponer que la flora boreotropical migró a México, proveniente de Europa y de Asia, cuando el clima de Norteamérica era más cálido que el actual (Tiffney, 1985b). Esta migración pudo ocurrir ya que en ese período el territorio mexicano estaba emergiendo del mar. Esta propuesta de rutas de migración para la flora boreotropical, además de ser observada en plantas fósiles, es coincidente con las rutas propuestas para diversos grupos taxonómicos como anfibios, reptiles, arañas, abejas, escarabajos y otros invertebrados, así como para plantas recientes (Lavin y Luckow, 1993). No obstante, persiste una gran controversia sobre si la flora de México derivó del norte, ya sea a partir de la flora boreotropical (Wolfe, 1975; Tiffney, 1985a) o de la flora eocénica de Norteamérica (Wendt, 1998), o si lo hizo a partir de la flora de Centro- y Sudamérica (ver Rzedowski 1973, 1991; Cevallos-Ferriz y Ramírez 2004).

La información reciente apoya con más fuerza a la hipótesis del origen boreotropical de la flora mexicana (Lavin y Luckow, 1993), y que posteriormente parte de la flora ancestral mexicana migró a las Antillas y a América del Sur, donde subsecuentemente se diversificó. Sin embargo, existe evidencia en sentido contrario, ya que es probable que desde el Paleoceno y el Eoceno temprano algunas migraciones a partir de Centro- y Sudamérica le hayan dado un carácter más neotropical a la vegetación tropical mexicana (Graham, 1998; Wendt, 1998; Burnham y Graham, 1999), y en particular al trópico húmedo desde el Plioceno (Wendt, 1998). En estos escenarios, el origen propuesto para la flora tropical de México, proveniente ya sea de Norte- o Sudamérica, suponen un ambiente húmedo. En consecuencia, el origen de la flora del trópico estacionalmente seco es incierto.

La existencia de algunas especies con divergencia temprana en las zonas bajas del occidente del país, como *Beiselia mexicana* (Burseraceae), hace que esta región sea propuesta como un sitio de origen de las selvas secas en México (Becerra 2003; Weeks *et al.*, 2005). A partir del uso de caracteres moleculares, Becerra (2005) encontró una correspondencia entre la orogenia de México y la radiación del género *Bursera*. Basándose en sus resultados, esta autora propuso un posible origen para la selva baja caducifolia en México, situándolo en unos 20 ó 30 millones de años. Si bien es cuestionable basar el origen de un tipo de vegetación en función de un solo grupo taxonómico, el problema del origen de la selva baja caducifolia se complica porque en el trópico estacionalmente seco pueden coexistir varios tipos de vegetación en un mismo paisaje. Por lo tanto, el encontrar un determinado taxón en este bioma no necesariamente implica una concordancia con el origen de un determinado tipo de vegetación. Aunado a lo anterior, es necesario considerar que

aun dentro de cada conjunto florístico las especies que lo conforman pueden presentar diferentes áreas de distribución en el presente, complicando con ello el ubicar su posible origen biogeográfico.

Una manera de generar hipótesis sobre el posible origen de la flora regional es ubicando las principales afinidades biogeográficas de los componentes de un tipo de vegetación. El razonamiento anterior supone que el componente exclusivo de cada tipo de vegetación ha evolucionado en un mismo ambiente: es decir, en ese mismo tipo de vegetación. Siguiendo esta idea se puede pensar que dichas especies se pudieron originar en los sitios donde el tipo de vegetación al que pertenecen sean (o hayan sido) más extensos. Si existen varios tipos de vegetación en una misma región es probable que cada uno de éstos tenga su propio origen, y por lo tanto que presenten diferentes afinidades biogeográficas. Esto último podría ser particularmente cierto si la región estudiada se localiza en un nodo biogeográfico, como lo es el Istmo de Tehuantepec. Esta región ha sido considerada como un punto importante en la transición entre el Neártico y el Neotrópico (Peterson et al., 1999; Marshall y Liebherr, 2000; Escalante et al., 2004; Corona y Morrone, 2005).

Dado este panorama, el objetivo de este estudio fue conocer cuáles son las afinidades biogeográficas de los componentes de la flora de Nizanda, tanto en global como por conjuntos florísticos. Se confronta la hipótesis de que es posible que a los distintos conjuntos florísticos les correspondan diversas afinidades biogeográficas. Particularmente se espera que la selva baja caducifolia tenga mayor afinidad con las regiones subhúmedas de la costa del Pacífico, mientras que la sabana, la selva ribereña y la selva subhúmeda de montaña las tengan con las regiones húmedas de la vertiente atlántica, donde estos tipos de vegetación cubren las extensiones más grandes. De manera similar, se espera que la vegetación xerófila lo haga con las regiones áridas del centro y del norte del país, debido a que no existen regiones áridas más al sur en Norte y Centroamérica.

Un forma alterna de contrastar hipótesis sobre el origen de la flora regional es evaluando la afinidad de las estrategias de vidas de las especies y no la del tipo de vegetación al que pertenecen, suponiendo que la evolución de un taxón está influida por la presión del ambiente sobre su estrategia de vida. Por ejemplo, Chiappy-Jhones et al. (2001) postularon que los árboles pueden diferir en sus afinidades biogeográficas respecto a las otras formas de crecimiento en un sitio de vegetación tropical en la Península de Yucatán. Por ello, se confronta la hipótesis de que ciertas estrategias de vida puede tener una afinidad diferente independientemente de la comunidad vegetal a la que pertenecen. De esta manera, es razonable pensar que las plantas suculentas tendrán una afinidad con las regiones áridas del centro del país, que las gramíneas lo harán con las sabanas del sur de México, y que las plantas leñosas, al ser componente fisonómico dominante de la selva estacionalmente seca de Nizanda (árboles y arbustos), sean más afines a las regiones selváticas del occidente del país. Para explorar el posible origen biogeográfico diferente de las estrategias de vida de las plantas de Nizanda es necesario el uso de varias clasificaciones, esto con la finalidad de compensar las posibles carencias o limitaciones que cada sistema de clasificación tiene. Por este

motivo, se explorarán las posibles afinidades biogeográficas de diferentes estrategias de vida a partir de la clasificación de las plantas de acuerdo con sus formas de vida, sus formas de crecimiento y de los tipos de crecimiento que presentan.

Área de estudio

Nizanda (16 39' N, 95 00' O) se ubica en la porción sur del Istmo de Tehuantepec, Oaxaca, México, en la transición entre la Serranías Centrales del Istmo y la Planicie Costera de Tehuantepec (Ferrusquía-Villafranca, 1998). La altitud de la región va desde 100 hasta 750 m s.n.m. en la cima del Cerro Naranjo. Sin embargo, la mayor parte del terreno se ubica en el intervalo altitudinal comprendido entre 150 y 300 m. Este intervalo corresponde al de los lomeríos de filitas, que son la geoforma predominante. La matriz de rocas metamórficas se encuentra interrumpida por fallas donde afloran rocas calizas, con cerros de hasta 450 m s.n.m. (Pérez-García *et al.*, 2001; Pérez-García y Meave, 2004).

El inventario florístico de la región ha generado una lista de 907 especies, pertenecientes a 554 géneros y 124 familias (Capítulo VI). Para esta zona se ha propuesto una clasificación de conjuntos florísticos asociados a los tipos de vegetación en la que se reconocieron a: (1) bosque de galería, (2) sabana, (3) selva baja caducifolia (SBC; que aglutinó a las especies de las comunidades de matorral subinermes y de matorral espinoso), (4) selva mediana ribereña, (5) selva mediana de montaña, (6) vegetación acuática y subacuática, y (7) vegetación xerófila (que conjuntó al matorral xerófilo y a la SBC en roca expuesta; ver Pérez-García y Meave, 2004). Por último, en la región se han reconocido muchas especies que pueden ser clasificadas como ruderales, o propias de ambientes perturbados, que en conjunto se catalogaron como especies de la vegetación secundaria (Capítulo VI).

Los tipos de vegetación de Nizanda están fuertemente asociados con diferentes unidades geomorfológicas del paisaje. Por ejemplo, la vegetación xerófila sólo se desarrolla en los afloramientos calcáreos (Pérez-García y Meave, 2004), mientras que la sabana solamente lo hace en sitios con suelos muy someros en las cimas de los cerros de filitas (López-Olmedo *et al.*, 2006, en prensa; Pérez-García y Meave, 2006). De forma similar, la selva mediana ribereña y el bosque de galería se asocian con diferentes condiciones del suelo y de los arroyos (Lebrija-Trejos, 2001). Por su parte, la selva mediana de montaña está restringida al pico más alto de la región (el cerro Naranjo, 750 m s.n.m.) donde las neblinas son frecuentes (Pérez-García *et al.*, 2001). La SBC que se establece en sitios con suelos desarrollados o someros (pero no en la roca caliza expuesta) es la vegetación más extendida en la región y presenta importantes variaciones en su composición y en su estructura. Esta variación responde a diferentes condiciones topográficas, litológicas, de exposición, entre otras (Pérez-García *et al.*, 2001, 2005; Gallardo-Cruz *et al.*, 2005), pero existen similitudes florísticas que permiten aglutinarlas dentro de un mismo tipo de vegetación (Pérez-García *et al.*, en preparación).

Método

Elaboración de la base de datos de la flora de Nizanda

Se construyó una matriz de datos de presencia-ausencia de las especies por conjunto florístico de cada uno de los tipos de vegetación presentes en la región de Nizanda. Esta matriz se elaboró a partir del muestreo de la vegetación mediante 188 cuadros de 100 m², y se complementó con las colectas del inventario general de la región. Este inventario se ha venido realizando a lo largo de más de 11 años. Todas las especies determinadas de la región, independientemente del tipo de vegetación, se clasificaron conforme a sus estrategias de vida (de acuerdo con sus formas de vida, formas de crecimiento, y tipos de crecimiento). Cada especie fue asignada exclusivamente en una sola subcategoría, bajo los criterios de diferenciación descritos en Pérez-García et al. (en preparación). Las categorías en las que se dividió la flora de Nizanda no fueron excluyentes para los conjuntos florísticos de los tipos de vegetación, pero sí lo fueron para los de las estrategias de vida.

Evaluación de las afinidades biogeográficas

Para conocer las posibles relaciones fitogeográficas de la flora de Nizanda, se realizaron dos análisis. El primero de ellos analizó a la flora completa de Nizanda junto con otros 43 sitios. El segundo análisis se basó en la división de la flora de Nizanda en distintas clasificaciones y utilizando de los otros sitios sólo las especies que se comparten con Nizanda.

Para el primer análisis se utilizó una base de datos elaborada a partir de listas florísticas previamente generadas por otros investigadores (Anexo I), pero sometidas a un escrupuloso proceso de depuración y de sistematización (incluyendo la eliminación de sinónimos). Además, varias de sus familias fueron revisadas por especialistas y se actualizaron las determinaciones respecto a los documentos originales. Se eliminaron los registros considerados poco probables (por ejemplo, notoriamente fuera de su área de distribución) y se excluyeron a las especies exóticas. A pesar de que se excluyeron muchas especies, la base de datos final contó con información para un considerable número de especies, al sumar 10,795. Los inventarios florísticos fueron seleccionados tratando de que éstos cubrieran la mayor parte del territorio nacional, pero que cumplieran los siguientes requisitos: (1) que tuvieran inventarios de sitios de baja altitud (menos de 2000 m s.n.m.); (2) que las superficies colectadas fueran de localidades relativamente pequeñas, evitando las de grandes extensiones, y (3) que hubiera sitios en las dos vertientes oceánicas del país. Se incluyeron listas de regiones fronterizas ubicadas en los Estados Unidos de Norteamérica, pero utilizando sólo a las especies cuya distribución conocida incluye a también a México. Debido al carácter transicional del TES entre los sistemas lluviosos y las zonas áridas, se seleccionaron sitios tanto de zonas áridas del centro y norte del país, como sitios de selvas lluviosas del sur del país.

Para el segundo análisis sólo se consideró a las 907 especies registradas en Nizanda y su presencia en los otros 43 sitios evaluados. Las especies de Nizanda se dividieron en diferentes categorías, por tipo de vegetación o por estrategia de vida (formas de crecimiento, formas de vida y tipo de crecimiento). En estos análisis, las relaciones florísticas que se establecen entre las otras localidades estudiadas son sólo indicativas de la similitud que guardan con Nizanda, y no necesariamente representan una afinidad “verdadera” entre ellas (ver Ibarra-Manríquez *et al.*, 2002). En ambos procedimientos metodológicos se realizaron análisis de clasificación, utilizando al método de agrupamiento de Ward con distancias euclidianas (Statistica 6.0; Statsoft, 2001).

Para conocer las relaciones fitogeográficas entre las 44 localidades (primer análisis) también se realizó un análisis de parsimonia de endemismos (PAE por sus siglas en inglés). Para este análisis a la matriz de datos de presencia ausencia de los 44 sitios se le incorporó una localidad hipotética codificada con ceros para todas las especies para enraizar al cladograma (Morrone, 1994). Todas las especies registradas en una sola localidad se consideraron como autoapomorfias y fueron excluidas del análisis (Cué-Bär *et al.*, 2006), dando un total de 5,820 especies. La matriz resultante fue analizada utilizando el programa NONA (Goloboff, 1999) y ejecutada en WINCLADA (Nixon, 2002), con 10,000 réplicas y empezando con 100 árboles por réplica.

Resultados

Relaciones biogeográficas entre los 44 sitios

La clasificación de las 10,795 especies de la base de datos formó dos grandes grupos que se mantuvieron separados hasta una distancia de unión de 65 (Figura 2). Uno de ellos agrupó mayoritariamente a los sitios de zonas áridas y semiáridas, del centro y norte de México, mientras que en el segundo se concentraron los sitios húmedos y subhúmedos de las regiones meridionales del país. A una distancia de unión de 45 se observaron siete subgrupos, algunos de los cuales formaron conjuntos explicables en términos de similitudes ambientales y geográficas. Por ejemplo, el grupo ubicado en el extremo derecho del dendrograma incluyó a los sitios con selvas secas del sur y del occidente del país, situados desde Chamela, Jalisco, hasta la Depresión Central de Chiapas, e incluye a Nizanda y a la región del río Zimatán, ambas en Oaxaca (Figura 2). Es notable que la distancia geográfica entre localidades no sea siempre un factor determinante en el agrupamiento; por ejemplo, Zimatán se agrupó primero con Chamela, que se ubica alrededor de 1,100 km de distancia y no con Nizanda, que se encuentra a una distancia de un orden de magnitud menor (≈ 140 km en línea recta). De igual forma, la Estación de Biología Tropical Los Tuxtlas, que se encuentra a unos 225 km de Nizanda, se agrupó primero con la región de La Lacandona, Chiapas, de la que dista en más de 400 km.

El PAE produjo un solo cladograma, de 18,358 pasos, índice de consistencia de 0.31 e índice de retención de 0.31. En él se observan dos clados importantes. Uno incluye sitios más

húmedos y sitios estacionalmente secos del occidente y del sur de México. El otro está conformado principalmente por regiones áridas y semiáridas, así como algunos sitios estacionalmente secos de norte del país y las localidades de la cuenca del Balsas. Nizanda presentó en general el mismo agrupamiento encontrado en el dendrograma del método de Ward, al ligarse primero con la DCChiapas y luego con Chamela y Zimatán.

Relaciones biogeográficas de los conjuntos florísticos de Nizanda

La clasificación de los conjuntos florísticos asociados a los tipos de vegetación de Nizanda generó dos grandes grupos que sólo se unen hasta una distancia de casi 60 (Figura 4). Uno de ellos agrupó principalmente a los sitios ubicados en zonas áridas y semiáridas (lado izquierdo, Figura 4), mientras que el otro grupo concentró a los sitios más húmedos (lado derecho). La vegetación acuática y subacuática, el bosque de galería, la vegetación secundaria y la vegetación xerófita quedaron colocadas en el grupo de los sitios de regiones áridas y semiáridas, mientras que las selvas (selva baja y mediana) y la sabana se unieron con los sitios de regiones más húmedas. En este último grupo, a una distancia de unión de 30, fue posible distinguir tres subgrupos. En el primero de ellos (de izquierda a derecha, Figura 4) se agrupó a las especies de la selva baja caducifolia de Nizanda junto con Chamela, Zimatán y la Depresión Central de Chiapas. En el segundo grupo se encuentran a las selvas medianas de Nizanda, tanto a la de montaña como a la ribereña, agrupadas junto con los sitios más húmedos. Se encontró una notable diferencia en la forma de agruparse entre las dos selvas medianas. La selva de montaña se unió primero con Los Tuxtlas y con la región Sierra de Tabasco, mientras que la selva mediana ribereña se agrupó con sitios ligeramente menos húmedos, como Calakmul y Tenabo, ambos del estado de Campeche. En el tercer subgrupo, formado a una distancia de 30 (derecha, Figura 4), la flora de la sabana de Nizanda se asoció con sitios subhúmedos de la vertiente del Pacífico.

La clasificación de las formas de crecimiento de las especies de Nizanda reveló la existencia de dos grandes grupos, lo cuales se separaron hasta la distancia de 60 (Figura 5). En términos generales, los arbustos, los árboles, las trepadoras y las forbias de Nizanda (el grupo de la izquierda) se agruparon con los sitios más húmedos; mientras que en el segundo grupo (derecha) las hierbas gramínoideas, las rastreras y las rosetófilas se asociaron a los sitios más secos. Dentro del primer grupo, a una distancia de 30, se observó una subdivisión; en uno de los subgrupos se presentaron los árboles, los arbustos y las trepadoras de Nizanda junto con los sitios más húmedos; mientras que las forbias se incluyeron en el segundo grupo, junto con los sitios subhúmedos.

La clasificación de las formas de vida de las especies de Nizanda mostró que éstas se repartieron en dos grandes grupos, separados a una distancia euclidiana de poco más de 55 (Figura 6). En términos generales, se puede mencionar que las formas que indican adaptaciones a climas más severos, las terofitas, las hemicriptofitas y las criptofitas, se agruparon con las

regiones más secas, incluyendo a las zonas áridas y semiáridas, mientras que las formas de vida propias de sitios más mésicos se agruparon con los sitios húmedos y subhúmedos. No obstante, las fanerofitas se agruparon primero con sitios del trópico estacionalmente seco y no con los más húmedos.

En cuanto a la clasificación de los tipos de crecimiento se observó que también existe una división clara en dos grandes grupos, los cuales permanecen separados hasta una distancia de más de 65 (Figura 7). Las especies suculentas, las parásitas y las sufrútices se incluyeron en el grupo caracterizado por sitios de regiones más secas. En contraste, las especies herbáceas y las leñosas se incorporaron al grupo que concentró a los sitios subhúmedos y húmedos.

Discusión

Relaciones biogeográficas entre los 44 sitios

La clasificación resultante del método de Ward para los 44 sitios mostró que existe una dicotomía en dos conjuntos florísticos. El primer grupo está conformado principalmente por los sitios ubicados en las zonas áridas y semiáridas, las cuales se localizan geográficamente en el centro y el norte del país. En contraste, el segundo grupo concentró a los sitios de las regiones más mésicas, tanto de montaña como de tierras bajas, e incluye a todos los sitios del sur de México. En el cladograma obtenido mediante el PAE se obtuvo un arreglo similar en dos, pero con algunas diferencias notables. Los sitios de clima estacionalmente seco del norte de México y los de la cuenca del Balsas se incorporaron al clado de las regiones áridas y semiáridas, mientras que en el dendrograma se incluían en el de las regiones mésicas. La postura ambigua de estas localidades puede deberse a que son sitios transicionales entre las regiones estacionalmente secas y las semiáridas. El PAE aparentemente resuelve mejor la clasificación de las zonas áridas del centro de México (Tolantongo, Tecozautla, Río Estórax y Río Hondo), del desierto sonorense. En general los clados terminales son explicables en términos de su cercanía geográfica y de similitudes ambientales. No obstante, a pesar de que en ambos análisis la ubicación geográfica fue importante para la clasificación de las localidades, la distancia por sí sola no parece ser el factor más explicativo de su distribución en los dendrogramas generados. En los análisis se establecen relaciones entre sitios que hay que observar con más cuidado, dado que a primera instancia no son muy esperables; por ejemplo, la que se establece para San Jerónimo Coatlán, en el oeste de Oaxaca, con Mtz. Ovando en el sur de Chiapas.

Una posible interpretación de la gran división en dos del territorio mexicano es que sea el resultado de la diferenciación entre los reinos Neotropical y Neártico. Sin embargo, desde la perspectiva de este estudio del TES, no existen muchos fundamentos para tomar esta conclusión como válida. Esto es debido a que los sitios más norteños utilizados corresponde a zonas áridas, y al parecer la flora de estos sitios se originó a partir de ancestros provenientes de sitios estacionalmente secos. Independientemente del quien dio origen a quien, difícilmente se podrá

aceptar que la flora de las zonas áridas tiene un origen biogeográfico diferente respecto a la del TES, ya que gran parte de los géneros característicos de ambos ambientes se comparten (por ejemplo, *Agave*, *Bursera*, *Castela*, *Euphorbia*, *Fouquieria*, *Jatropha*, *Neobuxbaumia*, *Pachycereus*, *Pedilanthus*). Una interpretación mejor para dicha división florística de México es simplemente tomar en cuenta que existe una separación ecológica entre ambos grupos. Esta separación es debida a una mayor similitud florística interna entre las regiones secas, por un lado, y otra para las regiones más mésicas (húmedas y subhúmedas), por el otro lado. La falta de una clara delimitación florística del territorio mexicano entre los reinos Neártico y Neotropical se ha observado tanto a nivel de género (por ejemplo *Bursera*, Espinosa *et al.*, 2006), como para el conjunto de árboles del bosque tropical caducifolio (Cué-Bär *et al.*, 2006). En otras palabras, desde la perspectiva de la flora del TES y la de otros ecosistemas analizados (selvas húmedas, selvas subhúmedas, bosques templados y regiones áridas), aparentemente no existe una división taxonómica profunda de México que pueda basarse en los reinos Neártico y Neotropical. La falta de una clara regionalización del territorio mexicano en estos dos reinos apoyaría más a la hipótesis de que la flora tropical estacional es muy anterior al cierre del Istmo de Panamá (Becerra, 2003) y probablemente más antigua que la formación de estos dos reinos. En este sentido, para la flora del trópico estacionalmente seco de México se debería reconsiderar la hipótesis de un origen boreotropical, o incluso que su origen sea aun más complejo (ver Lavin y Luckow, 1993).

Biogeografía de la flora de Nizanda

En el análisis de clasificación con la flora completa de los 44 sitios (Figura 2), se observa que la flora de Nizanda comparte un mayor número de especies con Chamela, Zimatán y con la Depresión Central de Chiapas. Cuando la flora de Nizanda es desglosada en conjuntos florísticos asociados a sus tipos de vegetación se observa que la flora de la SBC conserva este mismo patrón de agrupamiento. Este resultado puede explicarse en función de que es el tipo de vegetación más extendido en estas regiones y porque es el que tiene más especies en Nizanda. Es interesante que la flora de ningún otro tipo de vegetación de Nizanda presente ese mismo patrón agrupación. De acuerdo con los otros análisis de la flora, las plantas leñosas (en la clasificación por tipos de crecimiento) y las fanerofitas (por formas de vida) presentaron un agrupamiento similar al encontrado para la flora de la SBC, al presentarse junto a las tres localidades mencionadas. Sin embargo, en la clasificación por formas de crecimiento, las plantas trepadoras, los árboles y los arbustos se incluyeron en el grupo que concentró a los sitios más húmedos, y las forbias parecen estar más relacionadas con los sitios estacionales como Chamela y Zimatán.

En la clasificación de la flora por tipos de vegetación, la selva mediana de montaña presentó una mayor similitud con las regiones húmedas del Golfo de México, principalmente con la Región de la Sierra, Tabasco, y con Los Tuxtlas, Veracruz. Un agrupamiento similar con las regiones húmedas se encontró en la clasificación por formas de crecimiento para las plantas

trepadoras, los árboles y los arbustos. De igual forma, las camefitas se incluyeron en el grupo de los sitios húmedos en la clasificación por formas de vida. Un aspecto interesante es que el cerro Naranjo de la región de Nizanda puede representar el límite de distribución de varios elementos propios de la flora tropical húmeda de la vertiente atlántica sobre la vertiente del Pacífico. Cabe señalar que la región de Los Tuxtlas no está geográficamente lejos de Nizanda y no existen barreras geográficas importantes entre estos sitios, salvo la de un gradiente climático muy fuerte (de pérdida de humedad en sentido norte-sur a través del Istmo de Tehuantepec). Algunas de las especies de la selva de montaña que se comparten con los sitios húmedos son *Acianthera tikalensis*, *Chysis* sp. nov. ined. (Orchidaceae), *Chamaedorea elegans*, *C. ernesti-augustii* (Arecaceae), *Omphalea oleifera* (Euphorbiaceae) *Rinorea hummelii* (Violaceae) y *Spathiphyllum cochlearispathum* (Araceae). Por otro lado, a pesar de que la flora de la vegetación ribereña puede estar asociada a cuerpos permanentes de agua, el agrupamiento de esta comunidad fue con sitios no tan húmedos y de manera independiente de la flora de la selva mediana de montaña. Esta diferenciación, aunque no es muy marcada, puede explicarse porque en la selva de montaña algunos gremios de plantas son mucho más diversos en comparación con los presentes en la selva mediana ribereña, particularmente en las plantas epífitas, las del sotobosque (por ejemplo, el género *Chamaedorea*) y los helechos.

La flora acuática, xerófila y de la vegetación secundaria, así como la del bosque de galería, se agruparon con los sitios más secos. En esta agrupación, parece extraña la mezcla de la flora de ambientes claramente secos (la xerófila y de la vegetación secundaria) con la que está asociada al agua (vegetación acuática y bosque de galería), pero para cada comunidad puede existir una explicación de este agrupamiento. La flora de la vegetación acuática de Nizanda es muy pobre (sólo 7 especies) y muchas de sus especies son de amplia distribución, por lo que no es raro que se agrupen con sitios con pocas especies. Por otro lado, el bosque de galería se desarrolla en suelos muy arenosos, lo cual puede generar un hábitat árido para las especies que tienen raíces someras. La especie dominante de este bosque, *Astianthus viminalis*, tiene raíces que forman tubérculos, aparentemente para almacenar agua y nutrientes. Este tipo de raíces sugiere que este ambiente también puede ser estacionalmente seco incluso para esta especie freatofítica. Una explicación complementaria está relacionada con el hecho de que el bosque de galería actualmente está muy perturbado y por lo tanto presenta numerosas especies propias de la vegetación secundaria (de hecho, quedaron en el mismo grupo). Por su parte, la flora de la vegetación secundaria puede compartirse con las regiones áridas y semiáridas, dado que los sitios abiertos y con suelos degradados parecen ser ambientes muy secos. Cabe señalar que el endemismo en plantas consideradas como malezas y en la vegetación xerófila de México es alto (Rzedowski, 1962), por lo cual no es tan extraño que estos conjuntos florísticos no se agrupen con las zonas húmedas que comparten más especies con Centro y Sudamérica.

El agrupamiento de la flora de la vegetación xerófita con la de las zonas áridas y semiáridas podría apoyar la hipótesis de que existió una zona árida que se extendía desde el valle

de Tehuacán hasta el Istmo de Tehuantepec, a través del curso del río Tehuantepec (Acosta-Castellanos, 1992). La presencia de especies de distribución restringida que se comparten entre Nizanda y el Valle de Tehuacán-Cuicatlán, como *Echeveria acutifolia* y *Jatropha oaxacana*, dan argumentos a favor de esta idea. Sin embargo, en la flora xerófila de Nizanda, también existen especies de amplia distribución geográfica (como *Comocladia engleriana*, *Cyrtopodium macrobulbum*, *Pseudobombax ellipticum* y *Pseudosmodingium multifolium*). Además de éstas, existen otras especies cuya distribución es predominantemente de la vertiente atlántica (como *Beaucarnea recurvata*, *Encyclia parviflora* y *Neobuxbaumia scoparia*), o de la vertiente del Pacífico (*Bursera excelsa*, junto con muchas otras que crecen en la selva baja caducifolia).

De acuerdo con el análisis de clasificación por formas de crecimiento, las plantas graminoides, las rastreras y las rosetófilas (independientemente del tipo de vegetación al que pertenezcan) se agruparon con los sitios más secos, mientras que en la clasificación por formas de vida, las terofitas, las hemicriptofitas y las criptofitas fueron las categorías que se agruparon con los sitios secos. De manera similar, en la clasificación por tipos de crecimiento las plantas sufrútices, las suculentas y las parásitas se asociaron con sitios de menor precipitación. En general, las plantas cuyas estrategias de vida les confieren resistencia a las condiciones de aridez se asociaron con los sitios secos. Por este motivo, parece razonable que las comunidades vegetales que presentan una mayor riqueza de este tipo especies se agrupen con las regiones áridas y semiáridas del país.

Cabe resaltar que las hierbas graminoides se agruparon con sitios ubicados en el norte de México (que presentan praderas o pastizales) y no, como se había hipotetizado, con las regiones del sur de país, donde se desarrollan las mayores extensiones de sabanas. Una explicación para este agrupamiento radica en que las sabanas de Nizanda se establecen en sitios con un marcada aridez edáfica y que, debido a su ubicación en las cimas de los cerros, nunca se inundan. La idea de que puede haber una alternancia entre bosques tropicales secos y sabanas por efecto del cambio climático (principalmente por efecto de las glaciaciones) ha sido documentada (Pennington et al., 2000). En Nizanda es un hecho de que ambos conjuntos florísticos son muy diferentes y más o menos mutuamente excluyentes, pero su coexistencia puede ocurrir en distintas unidades del paisaje (Pérez-García y Meave, 2006).

Consideraciones finales

Los resultados muestran evidencia de que los distintos conjuntos florísticos de una región pueden tener afinidades biogeográficas diferentes. Si bien esto algo esperable para una región considerada como una fuerte zona de contacto biogeográfico (Marshall y Liebherr, 2000; Escalante et al., 2004; Corona y Morrone, 2005), en realidad existe muy poca información que lo demuestre; este estudio es uno de los pocos que evalúa formalmente esta posibilidad. Las diferencias en las afinidades biogeográficas pueden representar la existencia de comunidades

relictuales (vicariantes) o eventos frecuentes de colonización a larga distancia, pero éstos son aspectos que requieren de evaluación en futuros estudios.

Literatura citada

- Acosta-Castellanos, S. 1992. La parte alta de la cuenca del río Tehuantepec, Oaxaca: flora, comunidades y relaciones fitogeográficas. Tesis de Maestría en Ciencias, Escuela Nacional de Ciencias Biológicas, Instituto Politécnico Nacional, México, D.F., 82 pp.
- Axelrod, D.I. 1950a. Evolution of desert vegetation in western North America. *Contributions to Paleontology* 27:215-306.
- Axelrod, D.I. 1950b. Classification of the Madro-Tertiary flora. *Contributions to Paleontology* 27:1-22
- Axelrod, D.I. 1979. Desert vegetation, its age and origin. En: J.R. Goodin y D.K. Morthington (Eds.). *Arid Land Plants Resources*. Pp. 1-72. Texas Tech. Univ. Press.
- Becerra, J.X. 2003. Evolution of the Mexican *Bursera* (Burseraceae) inferred from ITS, ETS, and 5S nuclear ribosomal DNA sequences. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 26: 300-319.
- Becerra, J.X. 2005. Timing the origin and expansion of the Mexican tropical dry forest. *Proceedings of the Natural Academy of Sciences* 102: 10919-10923.
- Burnham, R.J. y A. Graham. 1999. The history of Neotropical vegetation: New developments and status. *Annals of the Missouri Botanical Garden* 86:546-549.
- Cevallos-Ferriz, S.R. y J.L. Ramírez. 2004. Bosquejo de la evolución florística. En: García Mendoza, A.J., M.J. Ordóñez y M., Briones-Salas (Eds.). *Biodiversidad de Oaxaca*. Pp. 87-104. Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México, Fondo Oaxaqueño para la Conservación de la Naturaleza y World Wildlife Fund. México, D.F.
- Chiappy-Jhones, C., V. Rico-Gray, L. Gama y L. Giddings. 2001. Floristic affinities between the Yucatán Peninsula and some karstic areas of Cuba. *Journal of Biogeography* 28:535-542.
- Cox, C.B. 2001. The biogeographic regions reconsidered. *Journal of Biogeography* 28:5121-523.
- Corona, A.M. y J.J. Morrone. 2005. Track analysis of the species of *Lampetis* (Spinthoptera) Casey, 1909 (Coleoptera: Buprestidae) in North America, Central America, and the West Indies. *Caribbean Journal of Science* 41:37-41.
- Cué-Bär, E.M., J.L. Villaseñor, J.J. Morrone y G. Ibarra-Manríquez. 2006. Identifying priority areas for conservation in Mexican tropical deciduous forest based on tree species. *Interciencia* 31:712-719.
- del Castillo, R.F., J.A. Pérez de la Rosa, G. Vargas y R. Rivera. 2004. Coníferas. En: A.J. García-Mendoza, M.J. Ordóñez y M. Briones-Salas (Eds.). *Biodiversidad de Oaxaca*. Pp. 141-158. Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México, Fondo Oaxaqueño para la Conservación de la Naturaleza y World Wildlife Fund. México, D.F.

- Durán, E., J.A. Meave y E. Lott. 2006. Structure and diversity patterns at the landscape level in a Mexican tropical deciduous forest. *Boletín de la Sociedad Botánica de México* 79:43-60.
- Espinosa, D., J. Llorente y J.J. Morrone. 2006. Historical biogeographical patterns of the species of *Bursera* (Burseraceae) and their taxonomic implications. *Journal of Biogeography* 33:1945-1958.
- Escalante, T., G. Rodríguez y J.J. Morrone. 2004. The diversification of Neartic mammals in the Mexican transition zone. *Biological Journal of the Linnean Society* 83:327-339.
- Ferrusquía-Villafranca, I. 1998. Geología de México: una sinopsis. En: Ramamoorthy T.P., R. Bye, A. Lot y J. Fa (eds.) *Diversidad Biológica de México. Orígenes y Distribución*. Pp. 3-108. Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México. México, D.F.
- Gallardo-Cruz, J.A., J.A. Meave y E.A. Pérez-García. 2005. Estructura, composición y diversidad de la selva baja caducifolia del Cerro Verde, Nizanda (Oaxaca), México. *Boletín de la Sociedad Botánica de México* 76:19-35.
- Goloboff, P. 1999. NONA, versión 2.0. San Miguel de Tucumán, Argentina.
- Graham, A. 1998. Factores históricos de la diversidad biológica de México. En T.P., Ramamoorthy, R. Bye, A. Lot y J. Fa (eds.). *Diversidad Biológica de México. Orígenes y Distribución*. Pp. 109-127. Universidad Nacional Autónoma de México. México D.F.
- Ibarra-Manríquez, G., J.L. Villaseñor, R. Durán y J.A. Meave. 2002. Biogeographical analysis of the tree flora of the Yucatan Peninsula. *Journal of Biogeography* 29:17-29.
- Lavin, M. y M. Luckow. 1993. Origins and relationships of tropical North America in the context of the boreotropics hypothesis. *American Journal of Botany* 80:1-14.
- 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. 133 pp.
- López-Olmedo, L.I., E.A. Pérez-García y J.A. Meave. 2006. Estructura y composición florística de las sabanas de la región de Nizanda, Istmo de Tehuantepec (Oaxaca), México. *Acta Botanica Mexicana* 77:41-67.
- López-Olmedo, L.I., J.A. Meave y E.A. Pérez-García. En prensa. Floristics and structural contrasts between natural savannas and anthropogenic pastures in a tropical dry landscape. *The Rangeland Journal*.
- Marshall, C.J. y L.K. Liebherr. 2000. Cladistic biogeography of the Mexican transition zone. *Journal of Biogeography* 27:203-216.
- Morrone, J.J. 1994. On the identification of areas of endemism. *Systematic Biology* 43:438-441.
- Nixon, K.C. 2002. Winclada versión 1.00.08. Ithaca, Nueva York, E.U.A. www.cladistics.com/about_winc.htm.
- Pennington, R.T., D.E. Prado y C.A. Pendry. 2000. Neotropical seasonally dry forest and Quaternary vegetation changes. *Journal of Biogeography* 27:261-273.
- Pérez-García, E.A. y J.A. Meave. 2004. Heterogeneity of xerophytic vegetation of limestone outcrops in a tropical deciduous forest region. *Plant Ecology* 175:147-163.

- Pérez-García, E.A. y J.A. Meave. 2006 Coexistence and divergence of tropical dry forests and savannas in southern México. *Journal of Biogeography*.
- Pérez-García, E.A., J. Meave y C. Gallardo. 2001. Vegetación y flora de la región de Nizanda, Istmo de Tehuantepec, Oaxaca. *Acta Botanica Mexicana* 56:19-88.
- Pérez-García, E.A., J.A. Meave y J.A. Gallardo-Cruz. 2005. Diversidad β y diferenciación florística en un paisaje complejo del trópico estacionalmente seco del sur de México. En: G. Halffter, J. Soberón, P. Koleff y A. Melic. *Sobre Diversidad Biológica: el Significado de las Diversidades Alfa, Beta y Gamma*. Pp. 123-142. Sociedad Entomológica Aragonesa y CONABIO. Zaragoza.
- Pérez-García, E.A., J.A. Meave, J.L. Villaseñor, J.A. Gallardo y E.E. Lebrija-Trejos. En preparación. Heterogeneidad vegetacional y diversidad de estrategias de vida de la flora de un paisaje heterogéneo de la región de Nizanda, Oaxaca, México.
- Peterson, A.T., J. Soberón y V. Sánchez-Cordero. 1999. Conservatism of ecological niches in evolutionary time. *Science* 285:1265-1267.
- Rzedowski, J. 1962. Contribuciones a la fitogeografía florística e histórica de México I. Algunas consideraciones acerca del elemento endémico en la flora mexicana. *Boletín de la Sociedad Botánica de México* 27:52-65.
- Rzedowski, J. 1973. Geographical relationships of the flora of Mexican dry regions. En: A. Graham (Ed.). *Vegetation and Vegetational History of Northern Latin America*. Pp. 61-72. Elsevier. Amsterdam.
- Rzedowski, J. 1978. *Vegetación de México*. Editorial Limusa. México, D.F.
- Rzedowski, J. 1991. Diversidad y orígenes de la flora fanerogámica de México. *Acta Botanica Mexicana* 14:3-21.
- Tiffney, B.H. 1985a. Perspectives on the origin of the floristic similarity between eastern Asia and eastern North America. *Journal of the Arnold Arboretum* 66:73-94.
- Tiffney, B.H. 1985b. The Eocene north Atlantic land bridge: Its importance in Tertiary and modern phytogeography of the Northern Hemisphere. *Journal of the Arnold Arboretum* 66:243-273.
- Trejo, I. y Dirzo R. 2002. Floristic diversity of Mexican seasonally dry tropical forests. *Biodiversity and Conservation* 11: 2063-2048.
- Villaseñor, J.L. 2003. Diversidad y distribución de las Magnoliophyta de México. *Interciencia* 28:160-167.
- Weeks, A., D.C. Daly y B.B. Simpson. 2005. The phylogenetic history and biogeography of the frankincense and myrrh family (Burseraceae) based on nuclear and chloroplast sequence data. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 35:85-101.
- Wendt, T. 1998. Composición, afinidades florísticas y orígenes de la flora arbórea del dosel de los bosques tropicales húmedos de la vertiente mexicana del Atlántico. En T.P., Ramamoorthy, R. Bye, A. Lot y J. Fa (compiladores). *Diversidad biológica de México. Orígenes y distribución*. Pp. 581-664. Universidad Nacional Autónoma de México. México D.F.

Wolfe, J.A. 1975. Some aspects of plant geography of the Northern Hemisphere during the late Cretaceous and Tertiary. *Annals of the Missouri Botanical Garden* 62:264-279.

Anexo I. Listas florísticas utilizadas para los análisis biogeográficos y claves utilizadas en los dendrogramas resultantes de los análisis de clasificación.

Clave	Referencia
SDiego	Beauchamp, R. M. 1986. <i>A flora of San Diego County, California</i> . Sweetwater River Press. National City, California. 241 p.
Arizona	Bennett, P., R. R. Johnson y M. K. Kunzmann. 1996. <i>An annotated list of vascular plants of the Chiricahua Mountains</i> . United States Geological Survey, The University of Arizona. Tucson, Arizona. Special Report No. 12. 228 p.
SJCoatlan	Campos-Villanueva, A. y J. L. Villaseñor. 1995. Estudio florístico de la porción central del Municipio de San Jerónimo Coatlán, Distrito de Miahuatlán (Oaxaca). <i>Bol. Soc. Bot. México</i> 56 :95-120.
LSepultura	Castillo H., J. J. 1996. <i>Vegetación de la Reserva de la Biosfera: "La Sepultura", Chiapas</i> . Tesis, Biólogo. Facultad de Ciencias. Universidad Nacional Autónoma de México. México, D. F. 58 p.
Tepelmeme	Cruz-Cisneros, R. y J. Rzedowski. 1980. Vegetación de la cuenca del río Tepelmeme, Alta Mixteca, estado de Oaxaca, México. <i>Anales Esc. Nac. Ci. Biol.</i> 22 :19-84.
SFelipe	Delgadillo-Rodríguez, J. y M. A. Macías-Rodríguez. 2002. Componente florístico del Desierto de San Felipe, Baja California, México. <i>Bol. Soc. Bot. México</i> 70 :45-65.
Colorado	Felger, R. S. 2000. <i>Flora of the Gran Desierto and Río Colorado of Northwestern Mexico</i> . The University of Arizona Press. Tucson. 673 p.
LVainilla	Gallardo, C. 1996. <i>Parque Ecológico "La Vainilla", Zihuatanejo, Guerrero</i> . En: Diego-Pérez, N. y R. M. Fonseca (eds.). Estudios Florísticos en Guerrero No. 8. Prensas de Ciencias. Facultad de Ciencias, U.N.A.M. México, D. F. 61 p.
Mapimi	García-Arévalo, A. 2002. Vascular plants of the Mapimí Biosphere Reserve, México: a checklist. <i>Sida</i> 20 :797-807.
NTamaulipas	González M., F. 1972. La vegetación del nordeste de Tamaulipas. <i>Anales Inst. Biol. Univ. Nac. México, Ser. Bot.</i> 43 :11-50.
NVeracruz	Gutiérrez B., C. 1993. Lista florística del norte del estado de Veracruz (Pánuco, Pueblo Viejo y Tampico Alto). <i>La Ciencia y el Hombre</i> 15 :71-99.
Lucenilla	Hernández A., F. H. y R. Vega A. 1989. <i>Flora de la península de Lucenilla</i> . Secretaría de Educación Pública. Universidad Autónoma de Sinaloa. Culiacán, Sinaloa. 24 p.
Tolantongo	Hiriart V., P. y F. González M. 1983. Vegetación y fitogeografía de la Barranca de Tolantongo, Hidalgo, México. <i>Anales Inst. Biol. Univ. Nac. México, Ser. Bot.</i> 54 :29-96.
LTuxtlas	Ibarra M., G. y S. Sinaca. 1987. <i>Estación de Biología Tropical Los Tuxtlas, Veracruz</i> . En: Listados Florísticos de México VII. Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México, México. 51 p.
ENeri	Jiménez R., J., M. Martínez G., S. Valencia A., R. Cruz D., J. L.

Clave	Referencia
	Contreras J., E. Moreno G. y J. Calónico S. 2003. Estudio florístico del Municipio Eduardo Neri, Guerrero. <i>Anales Inst. Biol. Univ. Nac. México, Ser. Bot.</i> 54 : 29-96.
SGuatemala	Johnston, M. C., K. Nixon, G. L. Nesom y M. Martínez. 1989. Listado de plantas vasculares conocidas de la Sierra de Guatemala, Gómez Farías, Tamaulipas, México. <i>Biotam</i> 1:21-53.
RegionCabo	Lenz, L. W. 1992. <i>Plants of the Cape Region, Baja California Sur, Mexico</i> . The Cape Press. Claremont, California. 114 p.
Vizcaino	León de la L., J. L., R. Del C. Coria B. y J. Cansino. 1995. <i>Reserva de la Biosfera El Vizcaíno, Baja California Sur</i> . En: Listados Florísticos de México XI. Instituto de Biología. Universidad Nacional Autónoma de México. México. 29 p.
STabasco	López-Hernández, E. S. 1994. <i>La vegetación y la flora de la Sierra de Tabasco (Municipios de Tacotalpa y Teapa, México)</i> . Universidad Juárez Autónoma de Tabasco, División Académica de Ciencias Biológicas. Villahermosa, Tabasco. 88 p.
Chamela	Lott, E. 1993. Annotated checklist of the vascular flora of the Chamela Bay region, Jalisco, Mexico. <i>Occas. Pap. Calif. Acad. Sci.</i> 148 :1-60.
SHuautla	Maldonado A., B. J. 1997. <i>Aprovechamiento de los recursos florísticos de la Sierra de Huautla, Morelos, México</i> . Tesis, Maestro en Ciencias (Biología). Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México. México, D. F. 149 p.
RioMayo	Martin, P. S., D. Yetman, M. Fishbein, P. Jenkins, T. R. Van Devender y R. K. Wilson. 1998. <i>Gentry's Río Mayo plants. The tropical forests & environs of northwest Mexico</i> . The Southwest Center Series, The University of Arizona Press. Tucson, Arizona. 558 p.
Papalutla	Martínez G., M., S. Valencia A. y J. Calónico S. 1997. Flora de Papalutla, Guerrero y de sus alrededores. <i>Anales Inst. Biol. Univ. Nac. Autón. México, Ser. Bot.</i> 68 : 107-133.
Lacandona	Martínez, E., C. H. Ramos A. y F. Chiang. 1994. Lista florística de la Lacandona, Chiapas. <i>Bol. Soc. Bot. México</i> 54 :99-177.
Calakmul	Martínez, E., M. Sousa S. y C. H. Ramos A. 2001. <i>Región de Calakmul, Campeche</i> . En: Listados Florísticos de México XXII. Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México. México, D. F. 55 p.
MtzOvando	Matuda, E. 1950. A contribution to our knowledge of wild flora of Mt. Ovando. <i>Amer. Midl. Naturalist</i> 43 :195-223.
Acazonica	Medina A., M. E. y G. Castillo-Campos. 1993. Vegetación y listado florístico de la Barranca de Acazonica, Veracruz, México. <i>Bol. Soc. Bot. México</i> 53 : 73-111.
RHuichola	Nieves H., G., J. A. Vázquez G., H. Luquín S., E. Iracheta R. y Y. Vargas R. 1999. Plantas vasculares del norte de Jalisco y zonas adyacentes de Durango, Nayarit y Zacatecas. <i>Mexicoa</i> 1 :41-77.
Nizanda	Pérez-García, E., J. Meave y J.L. Villaseñor. En preparación. Vegetation heterogeneity and life-strategy diversity in the flora of the

Clave	Referencia
	heterogeneous landscape of Nizanda, Oaxaca, México.
CuatroCiénegas	Pinkava, D. J. 1984. Vegetation and flora of the Bolsón of Cuatro Ciénegas Region, Coahuila, México: IV. Summary, endemism and corrected catalogue. <i>J. Arizona-Nevada Acad. Sci.</i> 19 :23-47.
BBanderas	Ramírez D., R. y F. G. Cupul M. 1999. Contribución al conocimiento de la flora de la Bahía de Banderas, Nayarit-Jalisco, México. <i>Ciencia Ergo Sum</i> 6 :135-144.
ZAVeracruzana	Ramos A., C. H. y F. González M. 1972. La vegetación de la zona árida veracruzana. <i>Anales Inst. Biol. Univ. Nac. México, Ser. Bot.</i> 43 :77-99.
DCChiapas	Reyes-García, A. y M. Sousa S. 1997. <i>Depresión Central de Chiapas: la selva baja caducifolia</i> . En: Listados Florísticos de México XVII. Instituto de Biología. Universidad Nacional Autónoma de México. México. 41 p.
Tecozautla	Rojas C., S. 2003. <i>Flora y fitogeografía del matorral xerófilo en el norte de Tecozautla, Hidalgo</i> . Tesis, Biólogo. Facultad de Estudios Superiores Zaragoza, U.N.A.M. México, D. F. 108 p.
Zimatán	Salas-Morales, S. H., A. Saynes-Vásquez y L. Schibli. 2003. Flora de la costa de Oaxaca, México: Lista florística de la región de Zimatán. <i>Bol. Soc. Bot. México</i> 72 :21-58
Basaseachi	Spellenberg, R., T. Lebgue y R. Corral-Díaz. 1996. <i>A specimen-based annotated checklist of the vascular plants of Parque Nacional "Cascada de Basaseachi" and adjacent areas, Chihuahua, Mexico</i> . En: Listados Florísticos de México XIII. Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México. México, D. F. 72 p.
RHondo	Tenorio L., P. 1997. <i>Estudio florístico de la cuenca del Río Hondo, Puebla-Oaxaca, México</i> . Tesis, Biólogo. Escuela Nacional de Estudios Profesionales, Campus Iztacala. Universidad Nacional Autónoma de México. Los Reyes, Iztacala. 128 p.
Alamos	Van Devender, T. R., A. C. Sanders, R. K. Wilson y S. A. Meyer. 2000. Vegetation, flora, and seasons of the Río Cuchujaqui, a tropical deciduous forest near Alamos, Sonora. En: Robichaux, R. H. y D. A. Yetman (editores). <i>The tropical deciduous forest of Alamos. Biodiversity of a threatened ecosystem in Mexico</i> . The University of Arizona Press. Tucson. Págs. 37-101.
CCastillo	Vázquez G., J. A., R. Cuevas G., T. S. Cochrane, H. H. Iltis, F. J. Santana M. y L. Guzmán. 1995. Flora de Manantlán. Sida, Botanical Miscellany No. 13. Botanical Research Institute of Texas, Inc. Fort Worth, Texas. 312 p. (se extrajeron sólo las especies presentes en el municipio de Casimiro Castillo, Jalisco).
Comala	Vázquez G., J. A., R. Cuevas G., T. S. Cochrane, H. H. Iltis, F. J. Santana M. y L. Guzmán. 1995. Flora de Manantlán. Sida, Botanical Miscellany No. 13. Botanical Research Institute of Texas, Inc. Fort Worth, Texas. 312 p. (se extrajeron sólo las especies presentes en los municipios de Comala y Minatitlán, Colima).

Clave	Referencia
RVia	Verduzco, C. y L. C. Rodríguez. 1995. <i>El Rincón de la Vía</i> . En: Diego-Pérez, N. y R. M. Fonseca (editores). Estudios Florísticos de Guerrero. No. 4. Prensas de Ciencias. Facultad de Ciencias, U.N.A.M. México, D. F. 43 p.
Coahuila	Villarreal Q., J. A. 2001. <i>Flora de Coahuila</i> . En: Listados Florísticos de México XXIII. Instituto de Biología, U.N.A.M. México. 138 p.
Tenabo	Zamora C., P. 2003. <i>Vegetación y flora del Municipio de Tenabo, Campeche</i> . Centro de Investigaciones Históricas y Sociales, Universidad Autónoma de Campeche. Campeche, Campeche. 84 p.
REstorax	Zamudio R., S. 1984. <i>La vegetación de la cuenca del Río Estórax, en el estado de Querétaro y sus relaciones fitogeográficas</i> . Tesis, Biólogo. Facultad de Ciencias. Universidad Nacional Autónoma de México. México, D. F. 275 p.

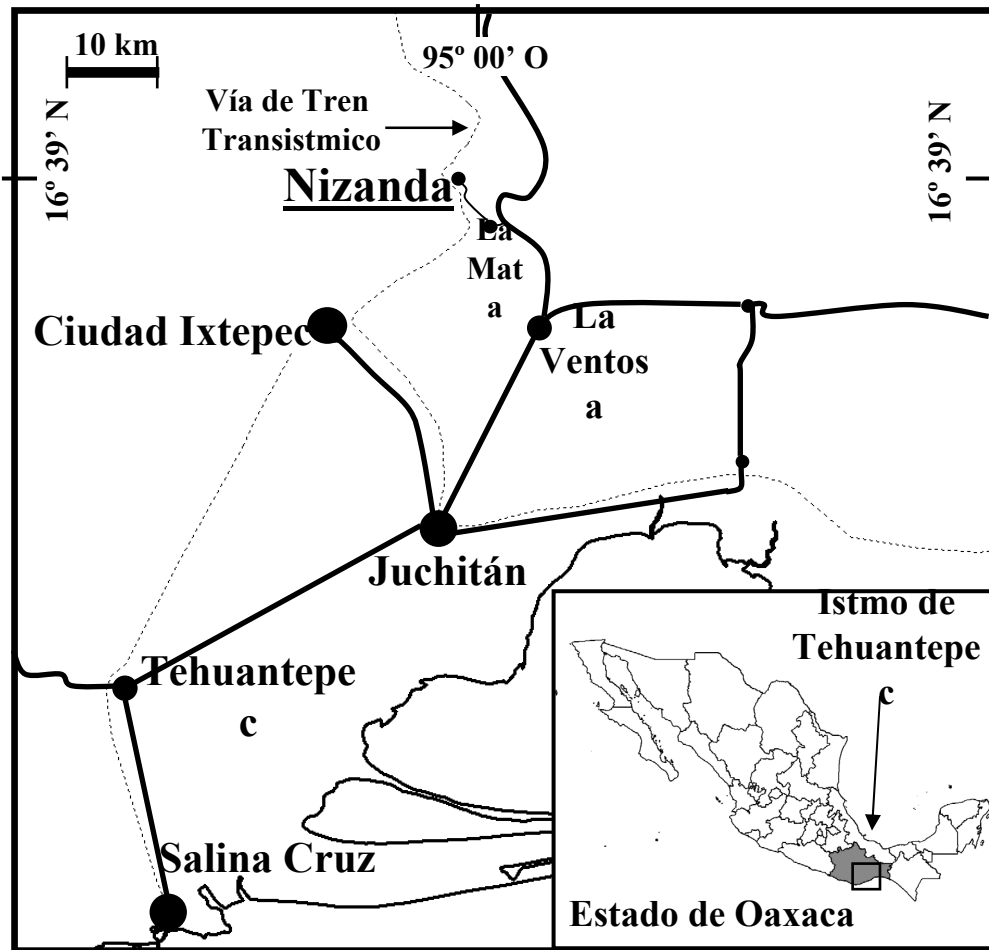


Figura 1. Mapa de la ubicación de la región de Nizanda, en el Istmo de Tehuantepec, Oaxaca, México.

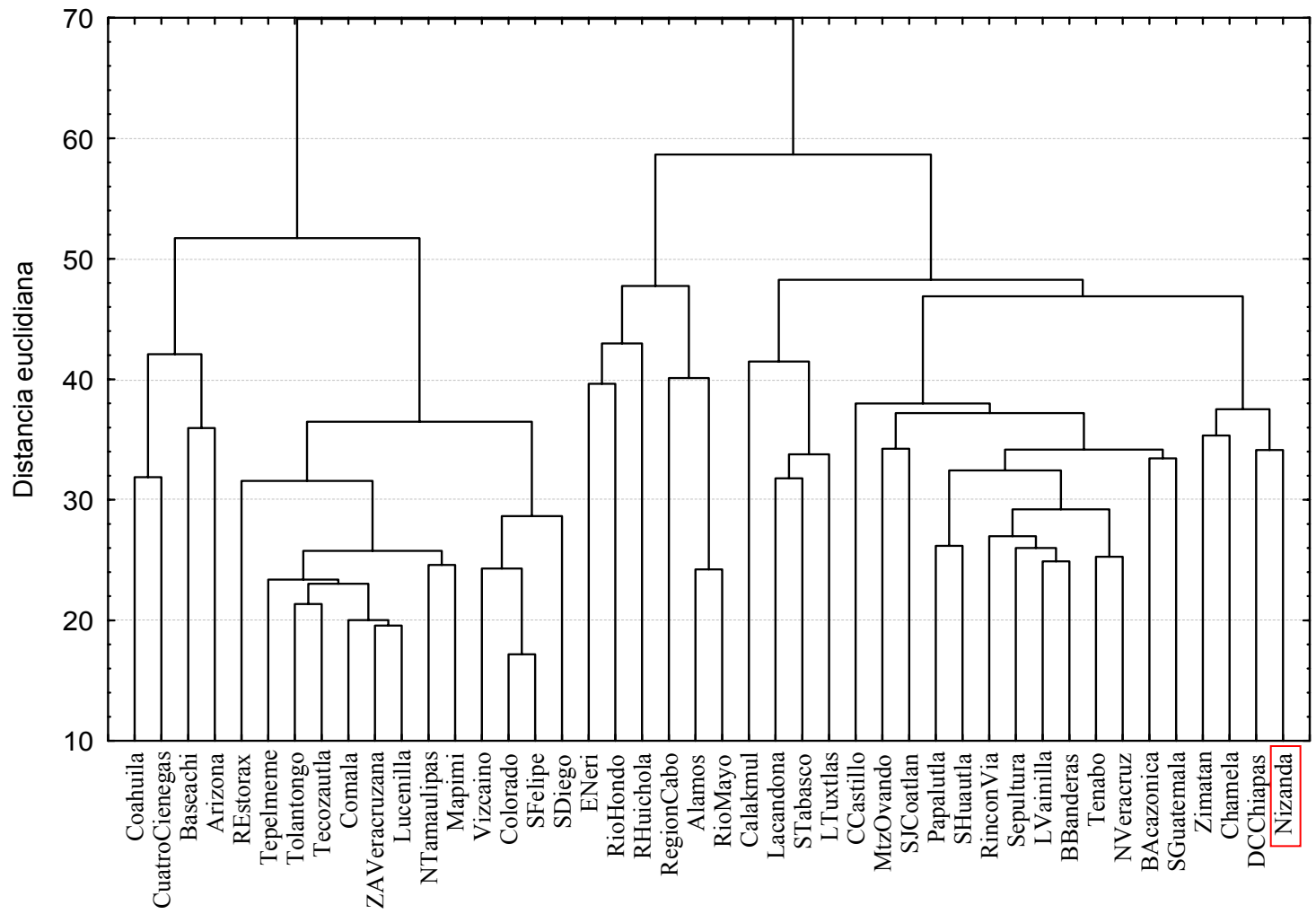


Figura 2. Análisis de clasificación mediante el método de agrupamiento de Ward con distancias euclidianas para 10,795 especies de 44 localidades de México.

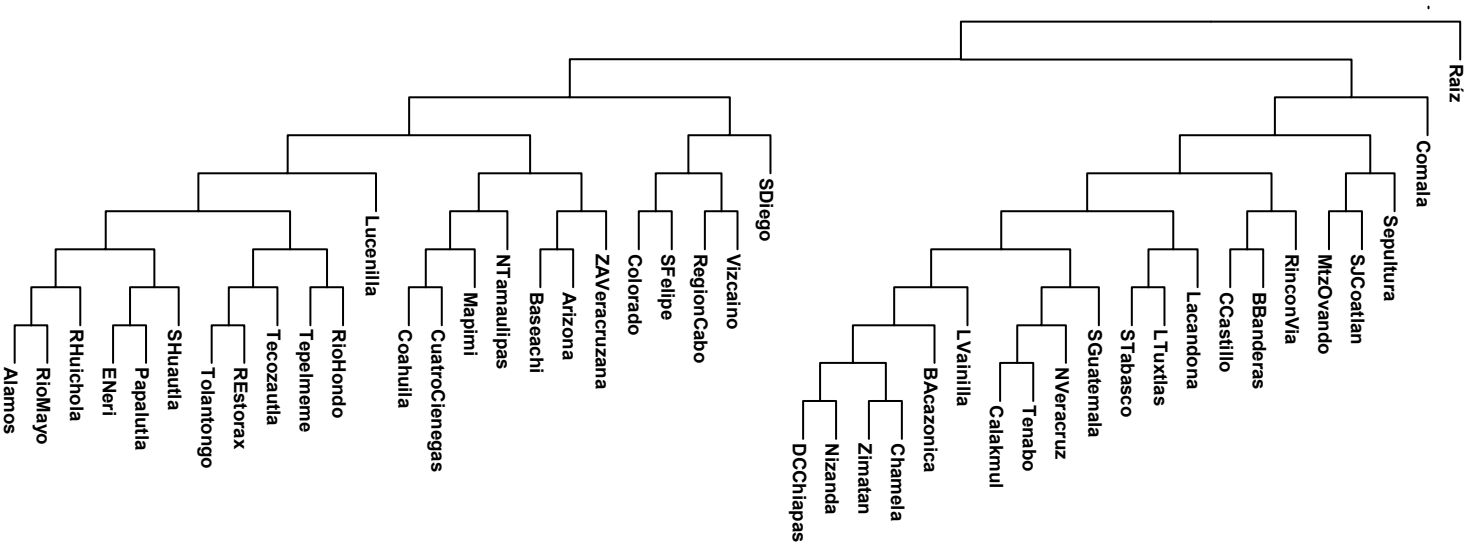


Figura 3. Cladograma resultante del análisis de endemicidad de parsimonia cladista (PAE) para 44 localidades de México.

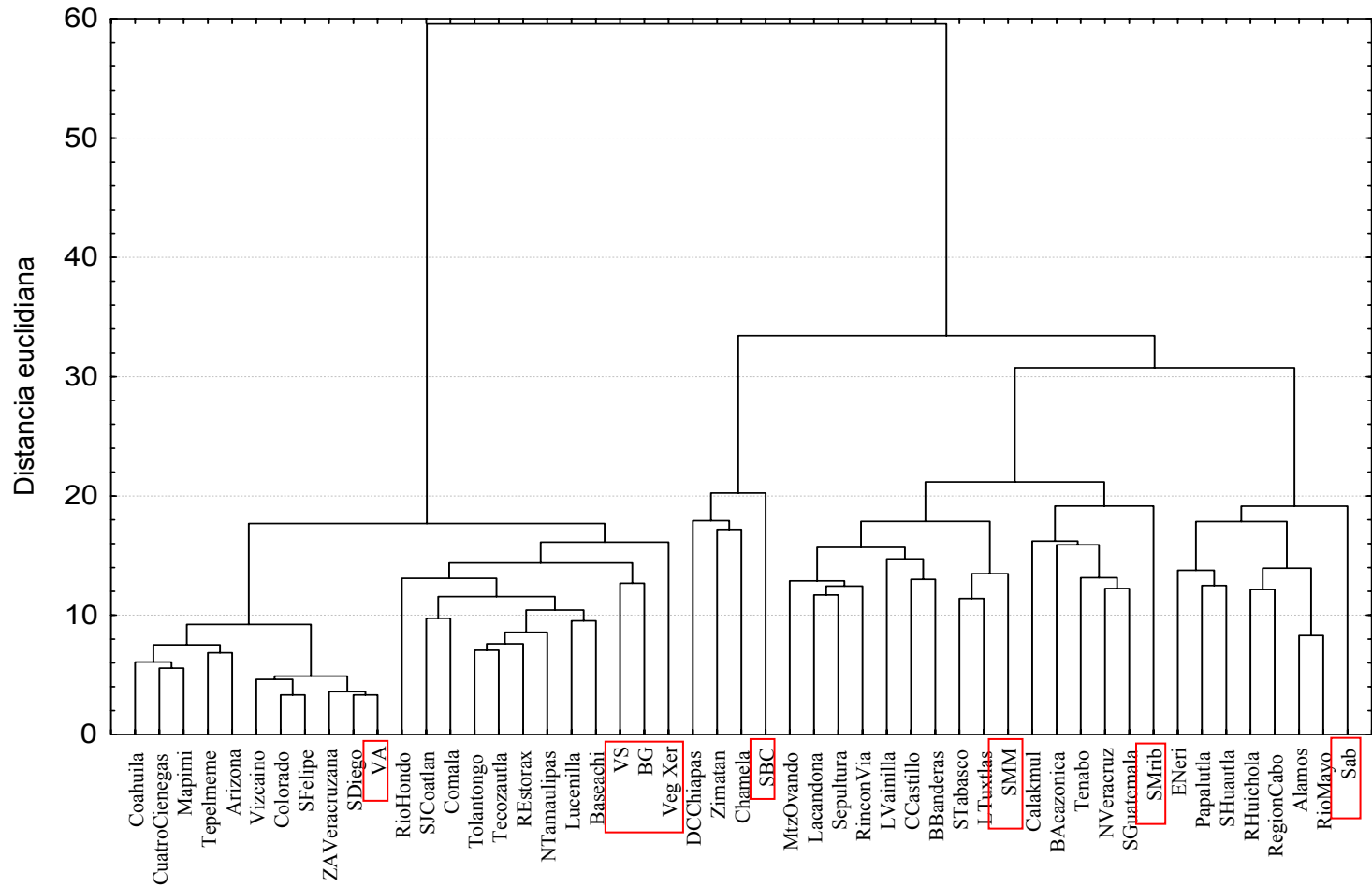


Figura 4. Análisis de clasificación mediante el método de agrupamiento de Ward con distancias euclidianas para 907 especies registradas en la región de Nizanda, Oaxaca, y las que se comparten con 43 localidades de México. Las especies de Nizanda están divididas en conjuntos florísticos asociados a los tipos de vegetación presentes en la región, pudiéndose presentar en más de un tipo de vegetación. VA = vegetación acuática, VS = vegetación secundaria, BG = bosque de galería, Veg Xer = vegetación xerófila, SBC = selva baja caducifolia, SMM = selva mediana de montaña, SMrib = selva mediana ribereña, Sab = sabana.

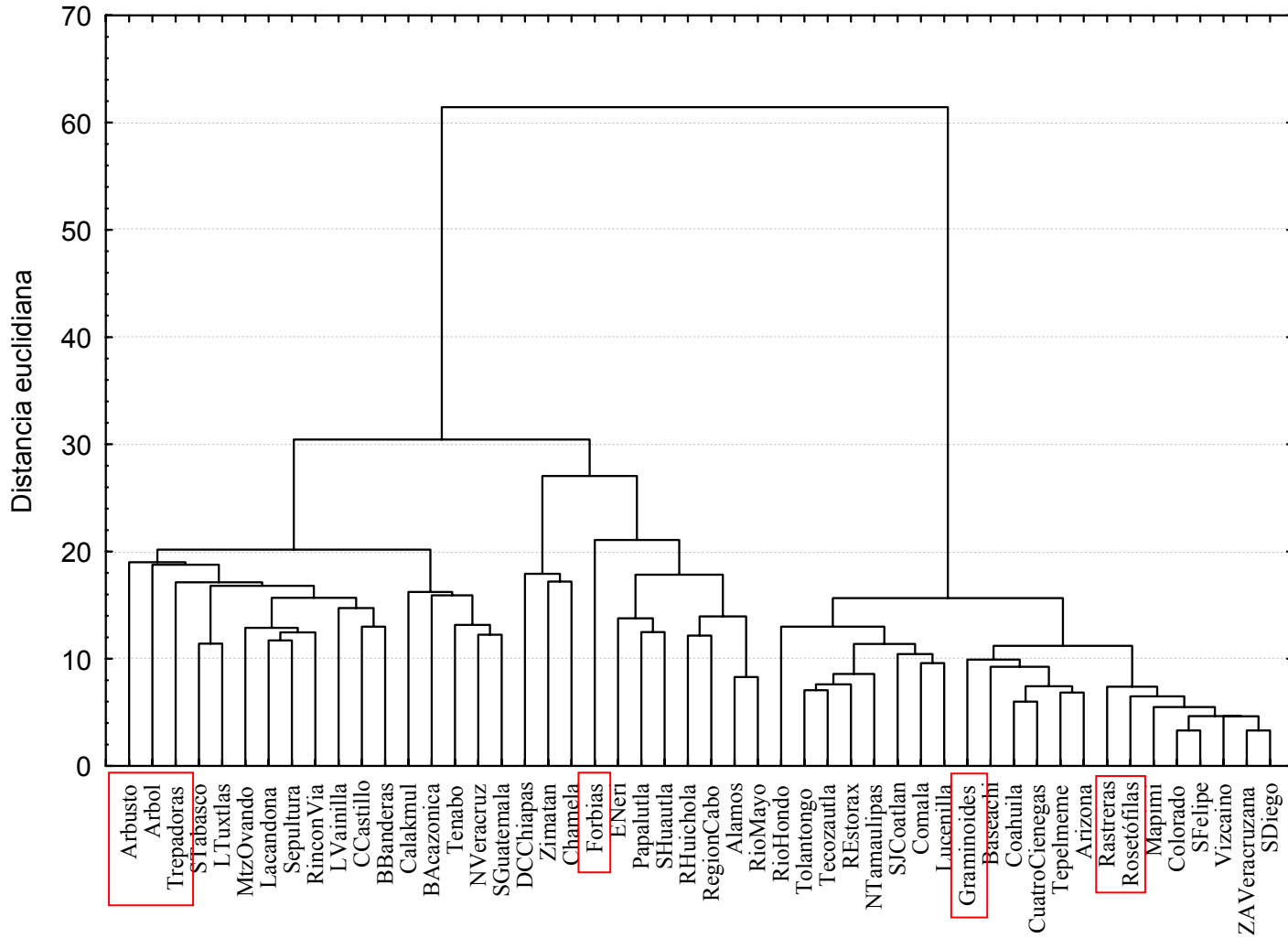


Figura 5. Análisis de clasificación mediante el método de agrupamiento de Ward con distancias euclidianas para 907 especies registradas en la región de Nizanda, Oaxaca, y las que se comparten con 43 localidades de México. Las especies de Nizanda están divididas de manera excluyente en categorías de formas de crecimiento, de tal manera que sólo fueron asignadas en una sola categoría.

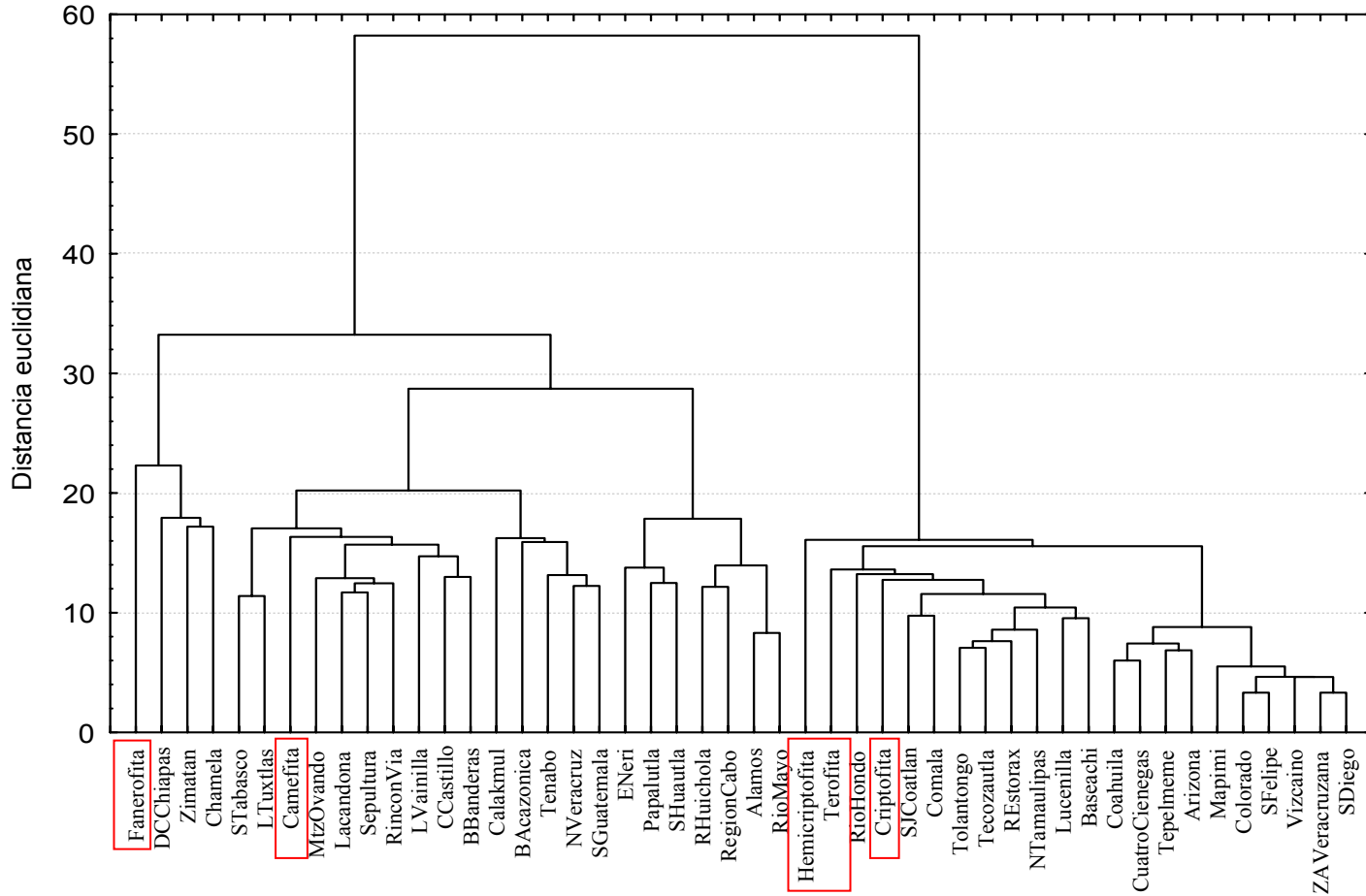


Figura 6. Análisis de clasificación mediante el método de agrupamiento de Ward con distancias euclidianas para 907 especies registradas en la región de Nizanda, Oaxaca, y las que se comparten con 43 localidades de México. Las especies de Nizanda están divididas de manera excluyente en categorías de formas de vida, de tal manera que sólo fueron asignadas en una sola categoría.

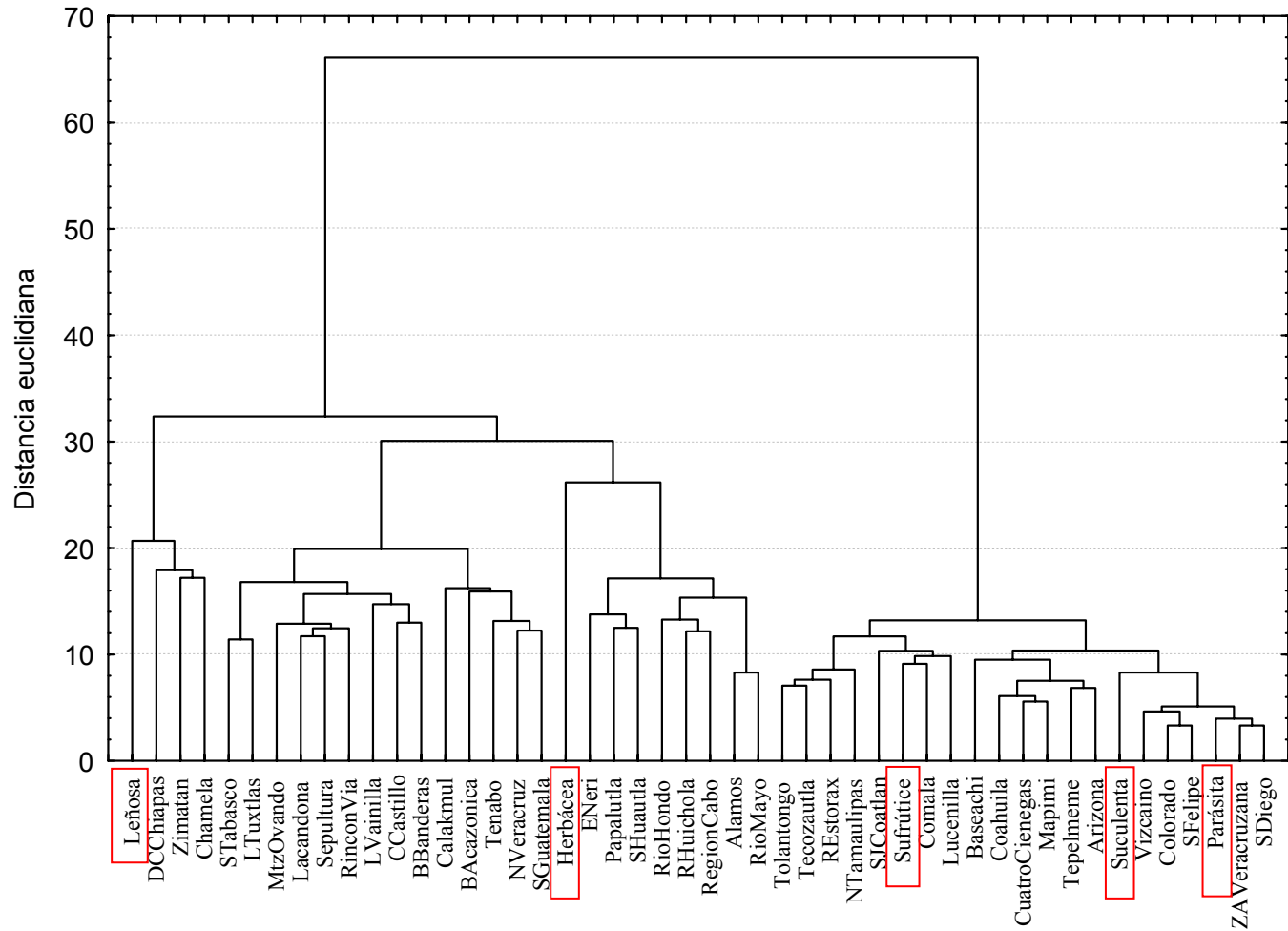


Figura 7. Análisis de clasificación mediante el método de agrupamiento de Ward con distancias euclidianas para 907 especies registradas en la región de Nizanda, Oaxaca, y las que se comparten con 43 localidades de México. Las especies de Nizanda están divididas de manera excluyente en categorías de tipos de crecimiento, de tal manera que sólo fueron asignadas en una sola categoría.

Capítulo VIII. Discusión y conclusiones generales

El objetivo general de la tesis fue analizar la diferenciación florística del paisaje de Nizanda, tanto de los patrones de distribución espacial de las especies y algunos de sus determinantes ecológicos, como de algunos aspectos del linaje y de biogeografía histórica. Debido a la amplitud del objetivo se plantearon objetivos particulares que permitieron aproximarnos por distintos frentes al objetivo general. No obstante de la particularidad de los objetivos, no necesariamente se planteó una correspondencia de uno a uno entre los objetivos particulares y los capítulos de la tesis.

El primer objetivo particular consistió en analizar la distribución espacial de las especies de plantas vasculares en el paisaje complejo de Nizanda, haciendo énfasis en la diversidad beta del sistema, fue abordado en varios capítulos, pero sobre todo en los Capítulos IV, V y VI. En el capítulo IV se contrastó la flora y la vegetación de la sabana con la selva baja caducifolia de Nizanda, mientras que en el Capítulo V, parte del análisis se extrapoló a los otros tipos de vegetación de la región. En este último capítulo además se discutieron dos estudios de caso en sistemas más puntuales de la región; en este capítulo se exploraron algunos agentes causales de la diversidad beta de la región como la topografía y la exposición de las laderas. Un resultado interesante fue que en este sistema tropical estacionalmente seco los cambios en la litología y en el suelo pueden ser más importantes sobre la diversidad beta, respecto a la distancia o la altitud. El capítulo VI se basó en un estudio de la vegetación de los afloramientos calcáreos, pero se incorporó al análisis un sitio del centro del Brasil. La integración de la información del sitio brasileño fue relevante porque a pesar de la gran distancia se encontraron grandes similitudes entre los dos sistemas, pero las diferencias encontradas también fueron importantes. Por ejemplo, al observar que las diferencias entre los sitios del arreglo espacial de la diversidad vegetal generó situaciones complejas, las cuales ponen de manifiesto las limitaciones de estudiar solamente a la diversidad beta y dejar de lado a los otros dos componentes jerárquicos de la biodiversidad (diversidades alfa y gamma).

El segundo objetivo particular fue evaluar las diferencias taxonómicas a nivel jerárquico (especies, géneros y familias) entre las comunidades vegetales presentes en la región de estudio. Este objetivo fue abordado principalmente en los Capítulos III, IV y V. El resultado más relevante relacionado con este objetivo fue que la diversidad beta de Nizanda tiene un fuerte componente filogenético, ya que si bien fue posible detectar que la diferenciación florística se centró a nivel de especies y de géneros, también fue posible situar diferencias a nivel de la frecuencia de aparición de las familias entre los diferentes tipos de vegetación. La diferenciación a nivel de especies no sorprende, pero cuando ocurre a niveles superiores es más llamativo porque da lugar a interpretaciones de índole evolutivo y no sólo ecológico. El análisis detallado de las implicaciones evolutivas de esta diferenciación biológica queda como una asignatura

pendiente, pero en el cuerpo de la tesis se han esbozado algunas de éstas. Particularmente en el Capítulo III se analizaron los espectros de formas biológicas y su relación con el ambiente, y en el Capítulo VII se examinaron las similitudes biogeográficas de la flora de Nizanda, tanto por su distribución en las diferentes comunidades, como por sus formas biológicas.

Regresando al punto de la taxonomía y la evolución, es pertinente hacer la aclaración siguiente. Los nuevos sistemas de clasificación están intentando cada vez más que la taxonomía refleje la historia evolutiva, pero los avances no son iguales para todos los grupos de plantas y todavía no existe un consenso en la delimitación de algunos de ellos (incluso a diferentes niveles jerárquicos, desde subespecies o variedades hasta el nivel de familia). Por ello, los resultados obtenidos en este trabajo tienen una limitante en cuanto a la sistemática adecuada, a pesar del empeño puesto en la sistematización de la información botánica. Ojalá que en un futuro próximo se pueda tener una mayor confiabilidad en la relación taxonomía-evolución, para que el análisis de la jerarquía taxonómica sea más informativo en los estudios ecológicos.

Un tema estrechamente relacionado con la evolución y la distribución de las plantas en el paisaje es la forma en que las plantas enfrentan al ambiente. Este punto no necesariamente está relacionado con su ubicación taxonómica (aunque en algunos casos existe cierta correlación). Por eso, en este trabajo se planteó como tercer objetivo particular comparar los espectros de formas de crecimiento, formas de vida y hábitos de crecimiento para las especies de plantas de la región de Nizanda. En los Capítulos III, V y VII se abordaron diferentes aspectos del efecto de la estrategia de vida, o formas biológicas, en la distribución de las plantas. Un resultado esperable era que la forma biológica de una planta limitara su distribución en el paisaje, pero fue muy ilustrativo el explorar cómo están representadas las diferentes formas biológicas tanto en Nizanda en su conjunto como en cada comunidad. Esto fue una forma interesante de identificar en cuáles formas biológicas se está concentrando la riqueza de especies en cada comunidad. De manera similar, al analizar las posibles afinidades biogeográficas de las formas biológicas se encontraron algunos resultados notables. La mayor afinidad de las plantas con adaptaciones a la sequía se presentó con los sitios más secos, mientras que las plantas con mayor desarrollo vegetativo se asociaron con los sitios más húmedos. Sin embargo, también se obtuvo un resultado algo ambiguo: en la clasificación de formas de crecimiento, las forbias se asociaron con el grupo de Chamela, Zimatán y de la Depresión Central de Chiapas, pero en la clasificación de tipos de crecimiento fueron las especies leñosas las que presentaron este patrón. Un agrupamiento con estos mismos sitios se encontró para las fanerofitas, en la clasificación de formas de vida. De esta manera, las formas biológicas con adaptaciones evidentes a la sequía presentan clara afinidad con las zonas más secas del país, mientras que las formas con mayor desarrollo vegetal presentan relaciones con los sitios estacionales y los más húmedos, pero existe incertidumbre en la asociación con estos dos sistemas.

Para la comparación de los espectros de formas biológicas, otro aspecto que sin duda es conflictivo es la gran variabilidad en el crecimiento que presentan las plantas del trópico

estacionalmente seco. De hecho, una misma especie puede ser clasificada de diversas maneras, y aparentemente no existe una clasificación que sea completamente mejor que otra. Las formas de clasificación y el análisis de la variación vegetativa es un aspecto que no está completamente concluido y que puede seguir arrojando resultados de importancia. Por ejemplo, llama la atención que para algunas especies fue más fácil conseguir información sobre su código genético que sobre su forma biológica. Es posible que esto sea una tendencia creciente, dado que la variación molecular hasta cierto punto es más controlable que la del crecimiento vegetativo. No obstante, si se descuida el análisis del desarrollo de las plantas en su ambiente natural, se puede perder valiosa información ecológica, y de manejo y conservación del mundo natural.

El último objetivo particular de esta tesis fue determinar si existen diferencias en la afinidad biogeográfica entre los distintos conjuntos florísticos del sistema de estudio. Algunos resultados relacionados con este objetivo fueron mencionados en los anteriores apartados; sin embargo, es en el Capítulo VII donde explícitamente se exploran las similitudes biogeográficas de la flora de Nizanda, dividida en diferentes conjuntos. Respecto a la similitud fitogeográfica, se esperaba que las comunidades más mesofíticas tuvieran mayor afinidad con localidades de la vertiente atlántica, mientras que la selva baja caducifolia la tuvieran con regiones ubicadas en la costa mexicana del Pacífico (Lott y Atkinson, 2002, 2006). Los resultados obtenidos apoyaron a estas dos hipótesis. Sin embargo, esto no fue así respecto a la hipótesis planteada para las sabanas, por la cual se esperaba una mayor similitud de esta comunidad con los sitios de la vertiente atlántica y con Centroamérica. Por el contrario, la mayor similitud de las sabanas de Nizanda parece establecerse con sitios del occidente de México, incluyendo a la región del Cabo en Baja California Sur. Así mismo, para la vegetación xerófila de Nizanda, la hipótesis planteada de que había una mayor similitud con regiones semiáridas del centro de México parece ser cierta, pero el agrupamiento incluyó otras áreas no sólo del centro de México sino de sitios mucho más norteños (desde Sonora hasta Tamaulipas, incluyendo Chihuahua). Por lo tanto, es posible la posible conexión de la vegetación xerófila del Istmo con las zonas áridas a través de la cuenca del río Tehuantepec (Acosta-Castellanos, 1992, 1995) no sea la única forma de contacto, y que probablemente esta historia sea más complicada al incluir rutas por ambas vertientes oceánicas.

La hipótesis general de la tesis establecía que si la fisonomía de la vegetación es un indicador adecuado del estrés ambiental, se podía esperar que entre más distintas fueran las comunidades respecto a este atributo, los espectros de formas biológicas de sus especies también serían más distintos, y por lo tanto las discrepancias en las historias evolutivas serían mayores. Consecuentemente, se esperaba que hubiera una diferenciación correspondiente con los distintos niveles de la jerarquía taxonómica, lo que a su vez debería reflejarse también en diferentes afinidades fitogeográficas para cada conjunto florístico de la región de Nizanda. La mayoría de estos aspectos fueron detectados en este estudio, por lo cual se puede concluir que este planteamiento puede ser tomado como válido. No obstante, existen varios aspectos en los es necesario explorar con más atención. Uno de los puntos más interesantes para seguir estudiando

es el aspecto biogeográfico, ya que debido a su naturaleza histórica es el más complicado de abordar de manera irrefutable.

Para dar un marco más sólido a las relaciones biogeográficas de los conjuntos florísticos de Nizanda, se analizaron las afinidades biogeográficas de diversas localidades tanto de México como de sitios vecinos de los E.U.A. Uno de los resultados más relevantes del análisis de clasificación es la separación en grupos distintos de los sitios más secos respecto a los sitios estacionales junto con los más húmedos. A pesar de que este estudio se realizó bajo la óptica de la biogeografía histórica, aparentemente la división del territorio nacional en estos dos grupos refleja más una diferenciación ecológica que un efecto de la división de los reinos Neártico y Neotropical.

El asunto de la división del país en dos reinos biogeográficos y la asignación de las comunidades vegetales a cada uno de estos reinos es un tema que amerita ser analizado con mayor profundidad. En el siguiente apartado se desarrollan algunas ideas que pueden ser útiles para esta fin.

De la diferenciación entre comunidades a la biogeografía histórica

La frase “todo o nada” no parece ser la mejor forma de describir la distribución de las plantas en un paisaje, debido a que muchas especies pueden presentarse de manera esporádica en sitios que aparentemente no son sus hábitats. La distribución preferencial de las especies de plantas en determinados sitios contrasta con las teorías que suponen una distribución aleatoria de las especies. Esta aparente contradicción en los patrones de distribución de las plantas ha dominado el debate sobre la naturaleza de las comunidades vegetales. Este debate centrado en que si los arreglos comunitarios son azarosos o si existe un determinismo en ello es tan antiguo como la misma ecología de comunidades vegetales, pero con nuevos matices ha continuado hasta ahora (Hubbell, 2001; Gotelli y Graves, 1996, Lortie et al., 2004; Tilmann 2004).

La clara demarcación de las comunidades vegetales de Nizanda, dada por la distribución de sus especies, sus atributos estructurales (altura del dosel, cobertura, etc.) y su fenología foliar (de comunidades caducifolias a perennifolias), hizo que desde el principio no se considerara que las especies tuvieran una distribución aleatoria. Si bien esto es un aspecto que por formalidad científica se debería demostrar, al parecer la flora y la vegetación de Nizanda distan mucho de presentar patrones aleatorios al nivel de paisaje. Por ello, creo que existen aspectos en los que vale la pena poner más atención, como los problemas de delimitación de las comunidades, en el reconocimiento taxonómico de las especies, y en la exploración de los posibles determinantes bióticos y abióticos de la diferenciación vegetal.

Además de los aspectos de diversidad beta y de la jerarquía taxonómica, existe un tercer aspecto que tendría que ser más explorado. Éste tiene que ver con la definición de las comunidades vegetales, ya sea como tales, como tipos de vegetación, o como ensamblajes de

especies (conjuntos florísticos). En el mosaico vegetacional de Nizanda es relativamente fácil distinguir a las comunidades que representan extremos en cuanto a su fisonomía y composición. En gran parte del sistema estas comunidades presentan cambios abruptos (ecotonos bien diferenciados) con las vecinas. Entre estos ecotonos están los que se presentan entre selva baja caducifolia tanto con la vegetación xerófila, la sabana y con gran parte de la vegetación ribereña de los arroyos principales. Por cuestiones litológicas y de relieve, no existen contactos entre todos los tipos de vegetación. Por ejemplo, no hay zonas de contacto directo entre la vegetación xerófila y la sabana, ya que siempre hay selva baja o algún matorral entre ambas comunidades.

En el paisaje de Nizanda también existen cambios graduales entre comunidades. Probablemente el que más conflicto genera es el de la selva baja caducifolia sobre esquistos con el matorral subinorme. En los últimos capítulos de la tesis estas comunidades fueron agrupadas como resultado de los análisis de clasificación, sobre todo a niveles taxonómicos superiores. Sin embargo, cuando se recorren las cimas de los cerros de esquistos es muy notorio las diferencias que presenta su vegetación respecto a la de las laderas bajas y del piedemonte. La dificultad para delimitar al matorral subinorme y a los matorrales espinosos de la selva baja no es algo trivial, y de hecho este tema ha sido abordado por diversos autores (Pennington y Sarukhán, 1998; Pérez-García et al., 2001). Un aspecto importante en esta problemática es que manifiesta, hasta cierto punto, el carácter transicional de la selva baja caducifolia entre los climas estacionales con los ambientes semiáridos.

Por otro lado, la selva baja caducifolia se encuentra más desarrollada en las cañadas, y cuando el volumen del suelo y la disponibilidad de agua son mayores (por ejemplo, en canales de escurrimiento) la vegetación cambia, haciéndose más similar a una selva mediana subcaducifolia. De manera similar, conforme existe una mayor disponibilidad de agua, sobre todo en los márgenes de los arroyos, las selvas medianas ribereñas retienen durante más tiempo su follaje, pudiéndose clasificar como subcaducifolias o subperennifolias. Este último tipo de selva ocupa mayores extensiones en el trópico húmedo y subhúmedo. Es evidente que en la región de Nizanda existe una transición de comunidades de tierras bajas, desde las típicas de las selvas lluviosas hasta los matorrales desérticos. Debido a las similitudes florísticas entre las comunidades presente en Nizanda, carece de sentido trazar una línea divisora entre el reino Neártico y el Neotropical entre éstas. De hecho, todas estas comunidades se han catalogado dentro del reino Neotropical (Rzedowski, 1978, 1991).

Se podría argumentar que las sabanas de las cimas, con suelos someros (como las de Nizanda) pertenecen al reino Neártico, sustentándose incluso con los resultados obtenidos en la tesis. Esto último tanto porque las sabanas de Nizanda se agruparon con localidades del norte y del occidente de México, como porque que las hierbas gramínoideas se agruparon con sitios considerados como típicamente del Neártico (de Chihuahua y Coahuila, en México, o de Arizona en E.U.A.). No obstante, esta argumentación es poco razonable dado que la composición florística de las sabanas de Nizanda está basada en géneros típicamente tropicales, y su especie

dominante, *Trachypogon spicatus*, es la misma que prevalece en algunas sabanas sudamericanas, como en Los Llanos de Venezuela (López Olmedo et al., 2006, 2007).

Las sabanas más extensas de Nizanda son muy abiertas, y es muy notorio que no presenten árboles. En particular, es notoria la ausencia de *Curatella americana* y de *Crescentia alata*. La primera de éstas crece en áreas que parecen pertenecer al mismo sistema de sabanas, a unas cuantas decenas de kilómetros al norte (hacia Matías Romero). Por otro lado, una población considerable de *Crescentia alata* se puede encontrar a menos de 5 km de la sabanas de Nizanda, en los sitios de inundación de la planicie de Chivela. De manera muy interesante, a menos de 10 km de distancia, el mismo sistema de sabanas presenta pinos, y en algunos sitios más reducidos, encinos. Seguramente algunos investigadores clasificarán a estas comunidades como bosques abiertos de pinos, o encinares tropicales, respectivamente. No obstante, para otros investigadores estas comunidades serán sabanas de pino o de encino. Este pequeño cambio de denominación podría ubicar a la misma comunidad como parte del reino Neártico (bosque de pino o de encino) o del reino Neotropical (sabana). Cabe mencionar que en apariencia el estrato herbáceo de estas sabanas es muy similar en composición al de las de Nizanda (si bien falta un estudio más detallado para cuantificar esta similitud). En los troncos y ramas de los pinos y de los encinos crecen varias especies de epífitas, las cuales son típicas de los bosques tropicales de México (P.ej., *Tillandsia* y *Catopsis*; Bromeliaceae, y *Mormodes lineata*, Orchidaceae). Se puede argumentar que el sotobosque tiene una afinidad neotropical y el dosel la tiene con el neártico, pero esto no tiene mucho sentido, dado que bajo esta visión el dosel sería de origen heterogéneo (“polifilético” de acuerdo con los biogeógrafos cladistas).

En la región de Nizanda, la cima del cerro Naranjo (750 m s.n.m.) es la única comunidad de la región cuya adscripción al trópico estacionalmente seco es cuestionable, debido a que evidentemente el clima a nivel local en este sitio es muy diferente al de las partes más bajas. El recorrido a la cima de este cerro es una muestra interesante de la variación de la vegetación. La caminata empieza, en la parte más baja, en un bosque de galería de *Asthiantus viminalis* (propio de los suelos arenosos de planicies de inundación), en una orilla del poblado de Nizanda. Siguiendo el cauce de los arroyos se localiza una selva mediana subcaducifolia. Esta selva conforme asciende a la cima se hace cada vez más perennifolia. Durante el ascenso también se puede observar que la vegetación de las laderas pasa de ser una selva baja caducifolia a una selva más alta y menos caducifolia. El cambio de la vegetación de las laderas se encuentra desfasado, es decir no corresponde con los mismos pisos altitudinales, respecto al que se observa en el fondo de las cañadas, y aparentemente existen diferencias importantes en la composición de especies (aunque este es otro aspecto en el que hay que profundizar).

De forma similar a lo que ocurre con la vegetación de las cañadas en los pisos intermedios del cerro Naranjo, conforme se asciende la vegetación situada en el borde de las laderas se hace más perennifolia, pero no presenta un incremento notorio en la altura de los árboles. Por ello, en la cima se desarrolla una especie de selva baja perennifolia, pero muy tropical, que no es fácil de

ubicarla en los sistemas de clasificación de la vegetación en México (por ejemplo, en el de Miranda y Hernández-X. 1963). Para evitar fraccionar mucho a las comunidades de Nizanda, y debido a que la exploración botánica de este cerro aún es pobre, se decidió incluir a toda la vegetación de la cima en un solo tipo de vegetación, la selva mediana de montaña. Como se mencionó en el cuerpo de la tesis, en dicha cima se encuentran especies propias de las selvas húmedas del Golfo de México, y en los análisis biogeográficos la selva mediana de montaña se agrupó con las localidades de esta región (Los Tuxtlas, Veracruz, la región de la Sierra, Tabasco, y la región Lacandona, Chiapas).

A pesar de que los análisis de clasificación separaron a las muestras de la vegetación de montaña respecto a las otras comunidades (incluso las ribereñas), los mismos análisis a niveles superiores (géneros y familias) indicaron que esta separación no se sostiene, particularmente con la vegetación ribereña. De igual forma, en el gradiente altitudinal no es posible ubicar un punto de inflexión claro entre la flora del trópico estacionalmente seco respecto a la del húmedo, aunque los extremos sean profundamente diferentes. Sin lugar a dudas, la vegetación de las tierras bajas y la de la cima del cerro Naranjo no se deberían clasificar como pertenecientes a diferentes reinos biogeográficos. En la región de Nizanda, el gradiente altitudinal es relativamente corto debido a que la cima más alta se ubica apenas a 750 m s.n.m., pero se pueden hacer comparaciones con sitios relativamente cercanos donde se alcanzan altitudes superiores en las dos vertientes oceánica del país: un gradiente en la Sierra Madre del Sur, del río San Bartolo o Tequisistlán hasta la localidad de Teipan (Mpio. de Sta. María Ecatepec), y el otro en la Chinantla, ubicada en la Sierra Norte, ambos del estado de Oaxaca.

En el gradiente de Teipan, las partes más bajas (de 100 a 700 m s.n.m.) están dominadas por grandes extensiones de selva baja caducifolia. Conforme se incrementa la altitud, se pasa de la selva seca a encinares secos de baja estatura y posteriormente a pinares. En ambos tipos de bosque, la presencia de plantas generalmente asociadas al reino Neotropical como Cactaceae, Agavaceae y las Orchidaceae epífitas es muy notoria. En la parte más alta (2500 m de altitud) se presenta un bosque mesófilo de montaña, tanto con encinos y pinos, pero con un gran contingente de especies de propias del reino neotropical. En síntesis, no es claro que se pueda trazar un límite preciso entre el reino Neotropical y el Neártico en este gradiente altitudinal.

En el otro gradiente mencionado, el de La Chinantla en la vertiente atlántica, los tipos de vegetación involucrados son substancialmente diferentes. El gradiente se inicia a menos de 100 m, en donde la vegetación es una selva alta perennifolia. Si bien en estas altitudes bajas también es posible encontrar encinares tropicales, la posibilidad ubicar a la vegetación de esta zona fuera del reino Neotropical no es muy considerada. A lo largo del gradiente altitudinal se observa una sucesión de comunidades, que van de de la selva alta perennifolia, selva alta de montaña, bosques de lauráceas, hasta bosques de encinos (Rincón Gutiérrez, 2007), incluyendo bosques de elementos de relictuales como *Cyrilla racemifolia* (Gallardo *et al.*, 1998), *Engelhardtia mexicana* (Rzedowski y Palacios-Chávez, 1977) y *Ticodendron incognitum* (Meave *et al.*, 1997). Además,

en este gradiente también existen bosques mixtos de pino-encino, matorrales de ericáceas, y en las partes más altas se encuentran pequeñas turberas de *Sphagnum*. La especies arbóreas, epífitas y del sotobosque asociadas con el reino Neotropical, con el Neártico, o con ninguno de ellos (relictuales) se entremezclan en casi todos los pisos altitudinales. Esto significa que en este gradiente tampoco existe una clara delimitación de los reinos mencionados.

Se podrá argumentar que México es una zona de transición entre los reinos Neártico y Neotropical y que por ello sus comunidades se encuentran mezcladas. Pero, ¿podría existir otra interpretación para ello? ¿Por qué tomar como cierto que las comunidades mexicanas tienen un origen heterogéneo (polifiléticas a nivel biogeográfico) si no se ha desmentido que tengan un mismo origen? En dos de los capítulos de la tesis se hace énfasis en la necesidad de revalorizar el posible origen boreotropical de la flora mexicana. Suponiendo que gran parte de la flora de México sea de origen boreotropical, se crean varios escenarios. Uno es que la flora de México se haya derivado directamente de esta flora, y que sólo un pequeño componente provenga de una inmigración reciente del sur. Otro podría suponer que gran parte de la flora de México sea producto de una diversificación secundaria de taxones, que a partir de ancestros boreotropicales se hayan originado en Sudamérica o en las Antillas (ver Lavin y Luckow, 1993). Aunado estos dos escenarios, se ha propuesto que varios de los taxones del trópico americano son de origen gonwánico, e incluso existen propuestas que revaloran la dispersión transcontinental relativamente reciente (principalmente entre África y América, para Leguminosas, Lavin y Luckow, 1993). Mientras no sea muy clara la delimitación florística de los reinos biogeográficos de los dos continentes americanos, en función de la antigüedad de los taxones y de sus posibles rutas de dispersión, será poco convincente la ubicación de las especies de una comunidad vegetal dentro de uno u otro reino biogeográfico. A principios de este siglo, Cox (2001) planteó una pregunta muy importante ¿cómo definimos un reino florístico?, De hecho plantó una pregunta aún más pragmática ¿seguirá siendo útil y necesario el concepto de reino florístico? Suponiendo que esta segunda pregunta no la hace porque su principal interés son los vertebrados, sino que en realidad atiende un punto que trata de evitar más malos conceptos, la pregunta es más que relevante para las comunidades vegetales de México.

Referencias

- Acosta-Castellanos, S. 1992. *La Parte Alta de la Cuenca del Río Tehuantepec, Oaxaca: Flora, Comunidades y Relaciones Fitogeográficas*. Tesis de Maestría en Ciencias, Escuela Nacional de Ciencias Biológicas, Instituto Politécnico Nacional. México, D.F. 82 pp.
- Acosta-Castellanos, S. 1995. Introducción a la Fitogeografía de Oaxaca. En: M.A. Vásquez-Dávila (Edit.). *Sociedad y Naturaleza en Oaxaca. La tecnología Agrícola Tradicional*. Pp. 39-47. Instituto Indigenista Interamericano, CONACyT, e Instituto Tecnológico de Oaxaca. Oaxaca.
- Cox, B. 2001. The biogeographic regions reconsidered. *Journal of Biogeography* 28:511-523.
- Gallardo, C., J. Meave y A. Rincón. 1998. Plantas raras del bosque mesófilo de montaña IV. *Cyrilla racemifolia* L. (Cyrillaceae). *Boletín de la Sociedad Botánica de México* 62:183-186.

- Gotelli, N.J. y G.R. Graves. 1996. *Null Models in Ecology*. Smithsonian Institution Press, Washington, DC.
- Hubbell, S.P. 2001. *The Unified Neutral Theory of Biodiversity and Biogeography*. Monographs in Population Biology 32. Princeton University Press. Princeton y Oxford.
- Lavin, M. y M. Luckow. 1993. Origins and relationships of tropical North America in the context of the boreotropics hypothesis. *American Journal of Botany* 80:1-14.
- López-Olmedo, L.I., E.A. Pérez-García y J.A. Meave. 2006. Estructura y composición florística de las sabanas de la región de Nizanda, Istmo de Tehuantepec (Oaxaca), México. *Acta Botanica Mexicana* 77:41-67.
- López-Olmedo, L.I., J.A. Meave y E.A. Pérez-García. 2007. Floristic and structural contrasts between natural savannas and anthropogenic pastures in a tropical dry landscape. *The Rangeland Journal* 29:181-190.
- Lortie, C.J., R.W. Brooker, P. Choler, Z. Kikvidze, R. Michalet, F.I. Pugnaire y R.M. Callaway. 2004. Rethinking plant community theory. *Oikos* 107:433-438.
- Lott, E.J. y T.H. Atkinson. 2002. Biodiversidad y fitogeografía de Chamela-Cuixmala, Jalisco. En: F.A. Nogera, J. Vega y M. Quesada (Eds.). *Historia Natural de Chamela*. Pp. 83-97. Instituto de Biología. Universidad Nacional Autónoma de México, México, D.F.
- Lott, E.J. y T.H. Atkinson. 2006. Mexican and Central American seasonally dry tropical forests: Chamela-Cuixmala, Jalisco, as a focal point for comparison. En: R.T. Pennington, G.P. Lewis y J.A. Ratter. *Neotropical Savannas and Seasonally Dry Forests. Plant Diversity, Biogeography, and Conservation*. Págs. 315-342. Taylor and Francis. E.U.A.
- Meave, J., C. Gallardo y A. Rincón. 1997. Plantas raras del bosque mesófilo de montaña II. *Ticodendron incognitum* Gómez-Laurito & Gómez P. (Ticodendraceae). *Boletín de la Sociedad Botánica de México* 59:149-152.
- Miranda, F. y E. Hernández-X. 1963. Los tipos de vegetación en México y su clasificación. *Boletín de la Sociedad Botánica de México*, 28:29-179.
- Pennington, T.D. y Sarukhán, J. 1998. *Manual para la identificación de los principales árboles tropicales de México*. Universidad Nacional Autónoma de México y Fondo de Cultura Económica, México D.F.
- Rincón Gutiérrez, A.A. 2007. Estructura y Composición Florística de los Bosques Tropicales Húmedos de Montaña de Santa Cruz Tepetotutla, Oaxaca, México. Tesis de Licenciatura, Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México, México, D.F.
- Rzedowski, J. 1978. *Vegetación de México*. Editorial Limusa. México, D.F. 432 pp.
- Rzedowski, J. 1991. Diversidad y orígenes de la flora fanerogámica de México. *Acta Botánica Mexicana* 14:3-21.
- Rzedowski, J. y R. Palacios-Chávez. 1977. El bosque de *Engelhardtia (Oreommunea) mexicana* en la región de la Chinantla (Oaxaca, México). Una reliquia del Cenozoico. *Boletín de la Sociedad Botánica de México* 36:93-127.
- Tilman, D. 2004. Niche tradeoffs, neutrality, and community structure: A stochastic theory of resource competition, invasion, and community assembly. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 101:10854-10861.