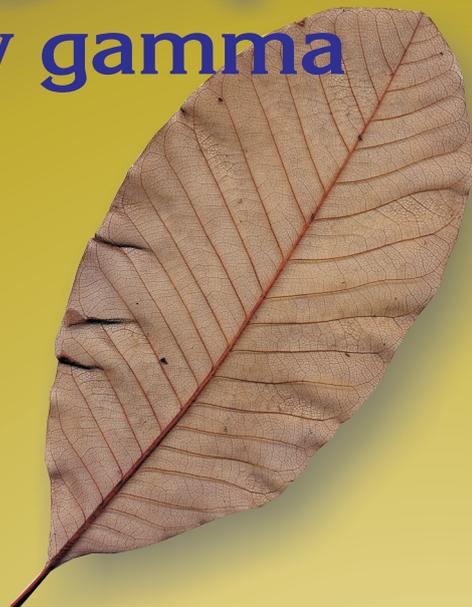


Sobre Diversidad Biológica:
El significado de las Diversidades

α β γ
alfa, beta y gamma

Gonzalo Halffter
Jorge Soberón
Patricia Koleff
& Antonio Melic
(eds.)



S.E.A.



CONABIO



CONACYT

Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología



DIVERSITAS
an international programme
of biodiversity science

m3m
vol. 4
Monografías
3er Milenio

**Sobre Diversidad Biológica:
El significado de las Diversidades
alfa, beta y gamma**



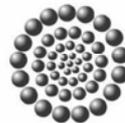
S.E.A.



CONABIO



DIVERSITAS
an international programme
of biodiversity science



CONACYT
Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología

Zaragoza, 2005

Primera edición: 30 Noviembre 2005

Título:

***Sobre Diversidad Biológica:
el Significado de las Diversidades Alfa, Beta y Gamma.***

Editores:

Gonzalo Halffter, Jorge Soberón, Patricia Koleff & Antonio Melic

ISBN: 84-932807-7-1

Dep. Legal: Z-2275-05

m3m : Monografías Tercer Milenio
vol. 4, SEA, Zaragoza.

Patrocinadores del volumen:

• **SOCIEDAD ENTOMOLÓGICA ARAGONESA (SEA)**

<http://entomologia.rediris.es/sea>

Avda. Radio Juventud, 37; 50012 Zaragoza (ESPAÑA)

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

• **GRUPO DIVERSITAS-MÉXICO**

• **CONSEJO NACIONAL DE CIENCIA Y TECNOLOGÍA (CONACYT) MÉXICO**

Portada, diseño y maqueta: A. Melic

Imprime:

GORFI, S.A. Menéndez Pelayo, 4 - Zaragoza (España)

Forma sugerida de citación de la obra:

Halffter, G., J. Soberón, P. Koleff & A. Melic (eds.) 2005. *Sobre Diversidad Biológica: el Significado de las Diversidades Alfa, Beta y Gamma*. m3m-Monografías Tercer Milenio, vol. 4. SEA, CONABIO, Grupo DIVERSITAS & CONACYT, Zaragoza. IV + 242 pp.

Sobre Diversidad Biológica:
El significado de las Diversidades

$\alpha\beta\gamma$

alfa, beta y gamma

Gonzalo Halffter
Jorge Soberón
Patricia Koleff
& Antonio Melic
(eds.)





S.E.A.

Sociedad Entomológica Aragonesa

D. Antonio Melic Blas
Presidente

D. César González Peña
Vicepresidente

D^a Inés Montañés Alcaine
Secretaria

Comité Editorial:
Director Publicaciones: A. Melic
Comité científico-editorial compuesto por
22 entomólogos



DIVERSITAS
an international programme
of biodiversity science

Grupo DIVERSITAS

Dr. Gonzalo Halffter
Presidente

Dra. Claudia E. Moreno
Secretaria Técnica



CONABIO

**Comisión Nacional para el
Conocimiento
y Uso de la Biodiversidad**

Ing. José Luis Luege Tamargo
Secretario Técnico

Dr. José Sarukhán Kermez
Coordinador Nacional

Mtra. Ana Luisa Guzmán y López Figueroa
Secretaría Ejecutiva

M. en C. María del Carmen Vázquez Rojas
Dirección de Evaluación de Proyectos



CONACYT

Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología

Dr. Gustavo Chapela Castañares
Director General

Dr. Efraín Orestes Aceves Piña
Director de Asuntos Internacionales

Lic. Clara Morán Andrade
Subdir. de Organismos Multilaterales
y Estrategia de Cooperación



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 xerofítica 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 Ixttepec (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 Ixttepec ($Aw_0(w)igw''$; 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.

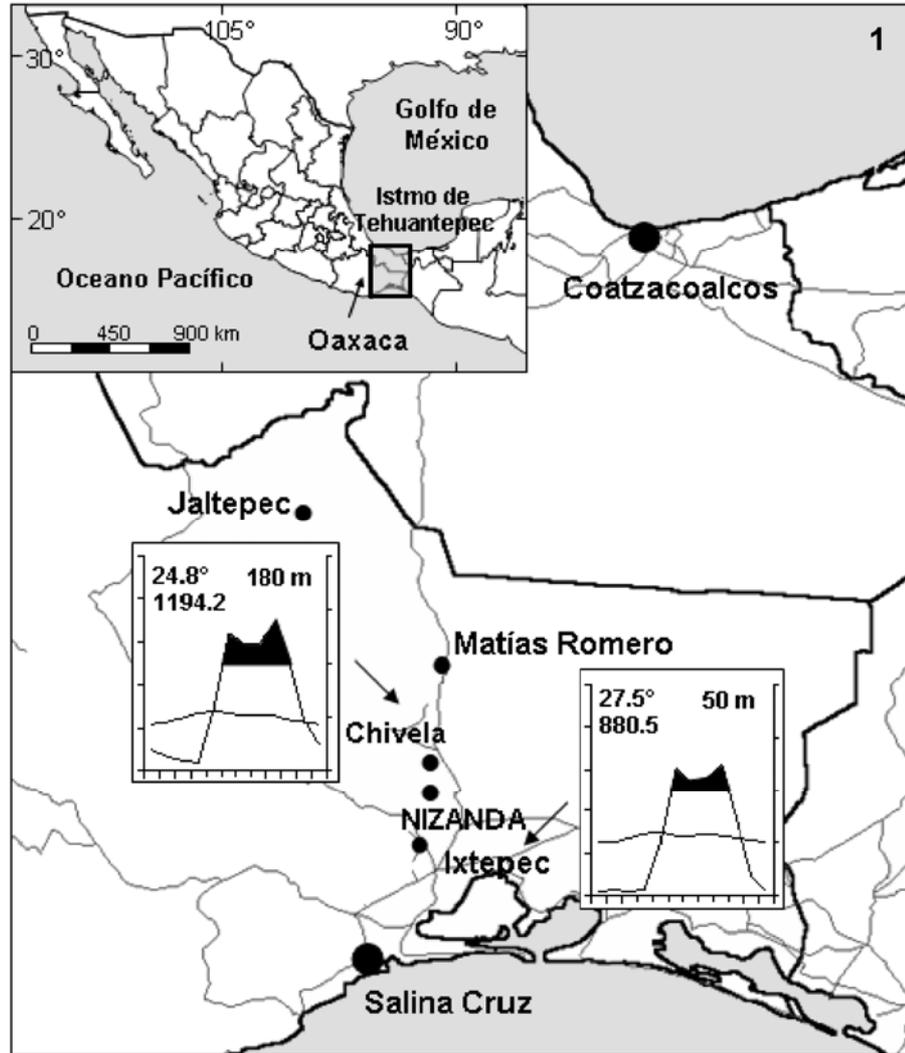
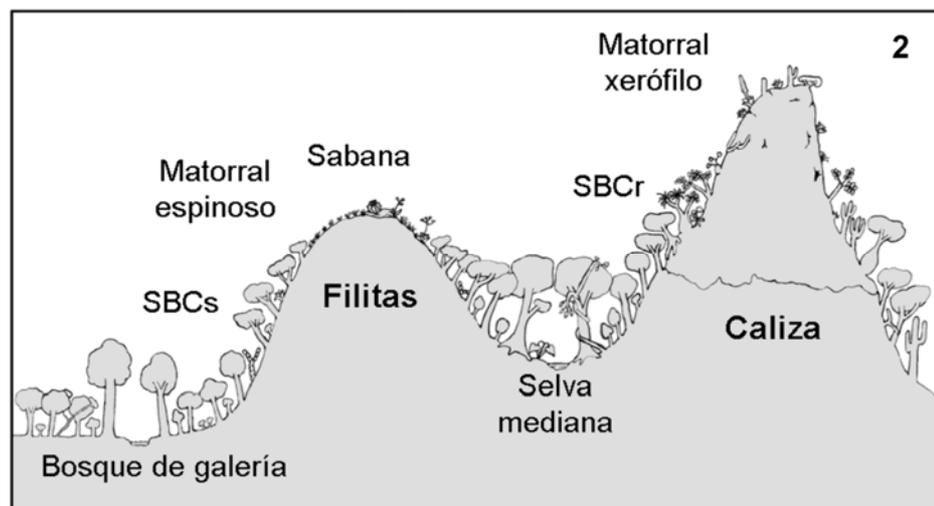


Fig. 2. Perfil esquemático de la vegetación de la región de Nizanda, Oaxaca. SBCs = selva baja caducifolia en suelo desarrollado, SBCr = selva baja caducifolia en roca caliza.



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.

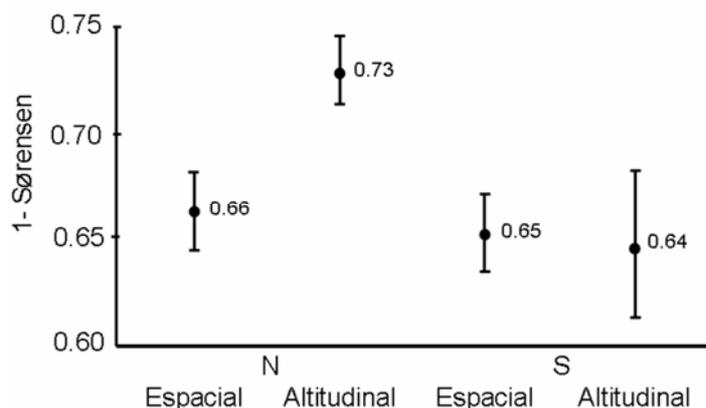


Fig. 3. Disimilitud (1 - Sørensen) promedio entre cuadros ubicados en un mismo piso altitudinal (Espacial) y entre cuadros ubicados en diferentes pisos altitudinales (Altitudinal). Los cálculos se hicieron por separado para cada una de las laderas (N y S). Las barras de error indican ± 1 E.E.

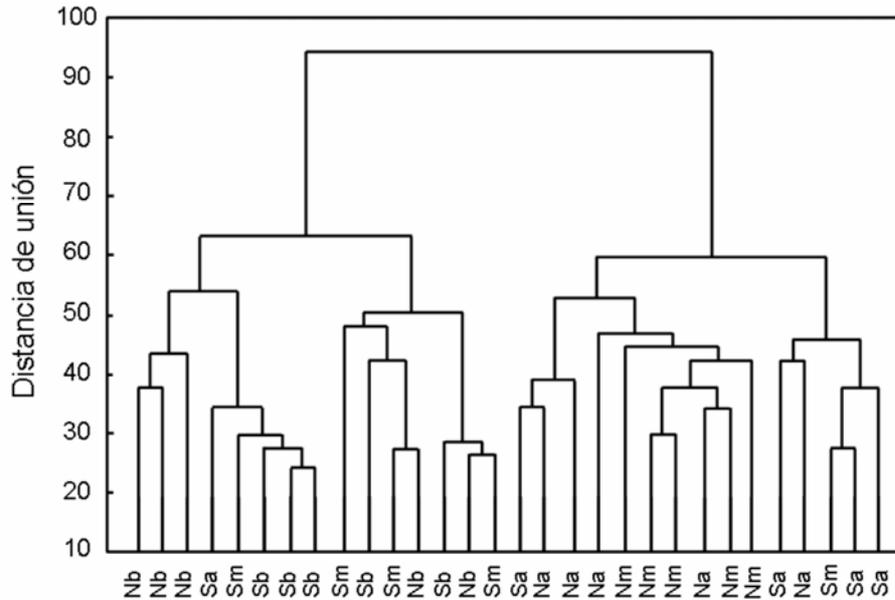


Fig. 4. Dendrograma de clasificación de 30 unidades de muestreo obtenido por el método de Ward. La distancia de unión se calculó a partir de datos de presencia-ausencia empleando el cuadrado de la distancia euclidiana. Para cada muestra se indica su orientación (N, S) y piso altitudinal (b = bajo, m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

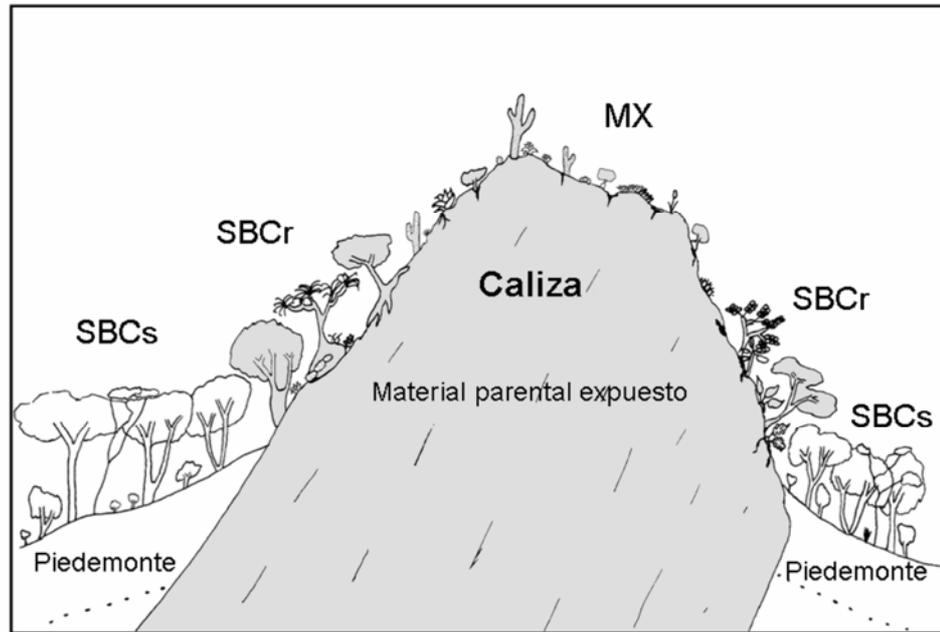
Estas cuestiones fueron exploradas en este estudio por medio de un análisis de los efectos relativos de la separación espacial –dentro de un mismo hábitat– y de un gradiente ambiental –entre hábitats– sobre la diferenciación florística. El estudio se llevó a cabo en un sistema de islas de hábitat xerófilo 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

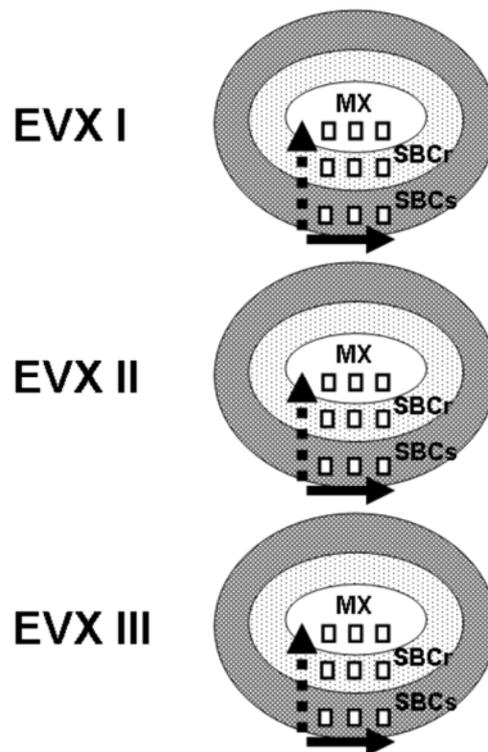
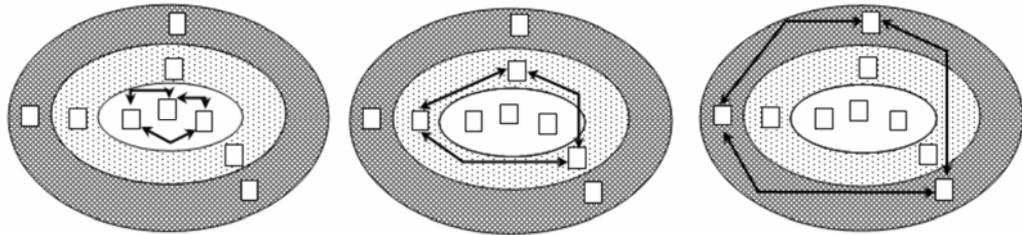
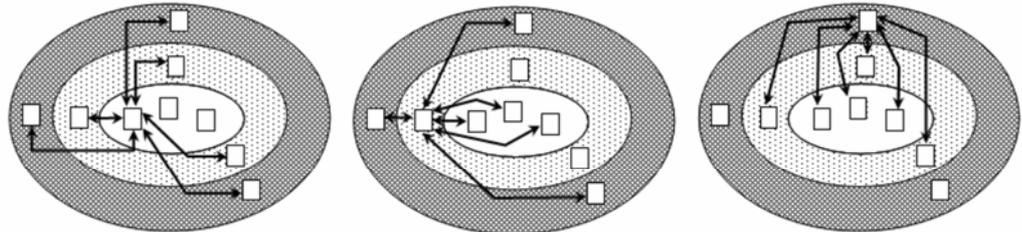


Fig. 6. Esquema que muestra las comparaciones realizadas por medio del índice de Sørensen entre las comunidades presentes en tres enclaves de vegetación xerofítica (EVX I, II y III). Las flechas continuas indican comparaciones entre cuadros ubicados en el mismo tipo de vegetación; las flechas discontinuas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

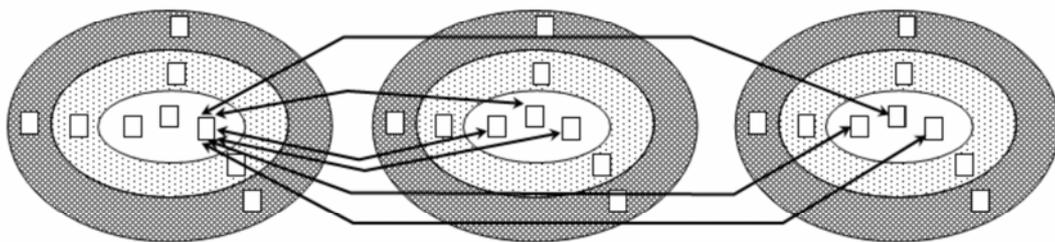
Mismo EVX, misma comunidad



Mismo EVX, diferente comunidad



Distinto EVX, misma comunidad



Distinto EVX, distinta comunidad

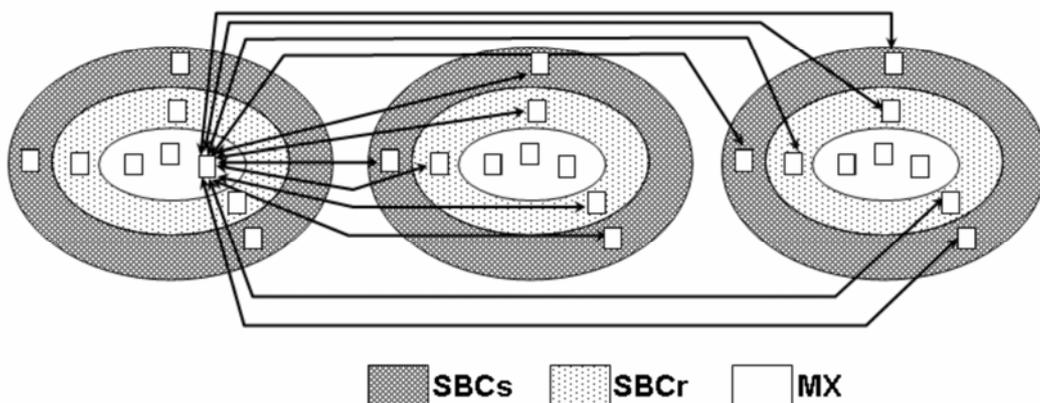


Fig. 7. Esquema que muestra las comparaciones realizadas por medio del índice de Sørensen entre muestras localizadas en un mismo tipo o en diferentes tipos de vegetación, y dentro de un mismo enclave o entre diferentes enclaves de vegetación xerofítica. MX = matorral xerófilo, SBCr = selva baja caducifolia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

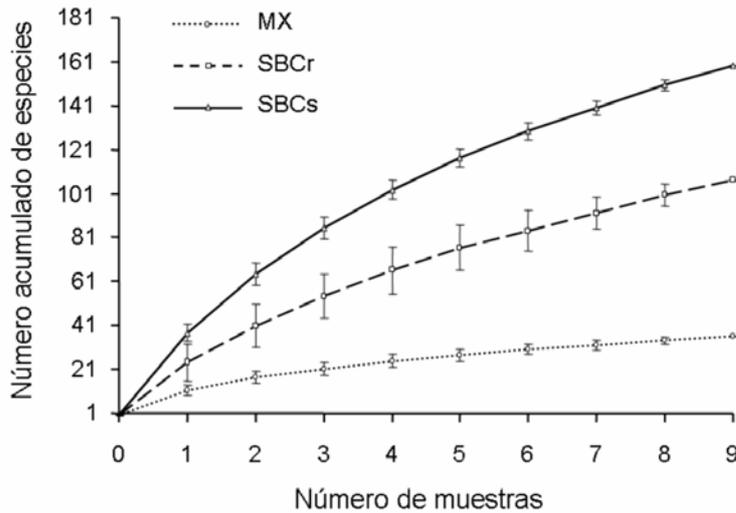


Fig. 8. Curvas de acumulación de especies como función del área (número de muestras de 100 m²) en los EVX de Nizanda, Oaxaca. MX = matorral xerófilo, SBCr = selva baja caducifolia en roca, SBCs = selva baja caducifolia en suelo. Barras de error indican ± 1 D.E.

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).

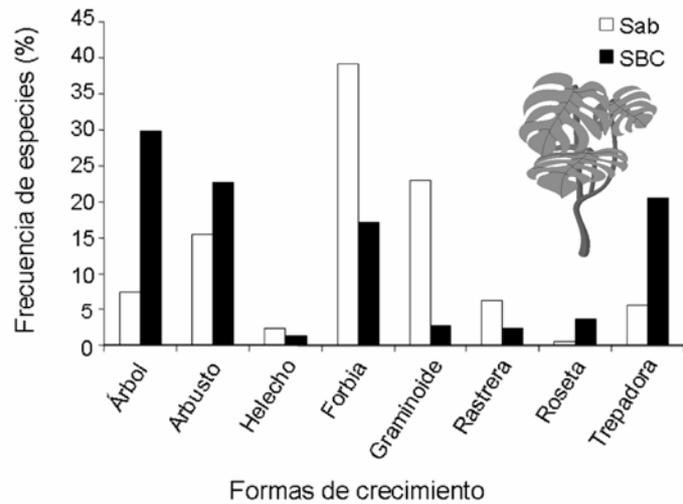


Fig. 10. Espectros de formas de vida para la selva baja caducifolia (SBC) y la sabana (Sab).

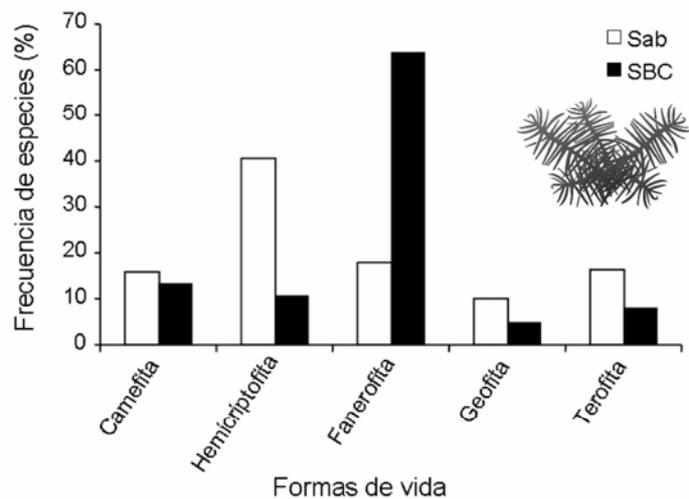
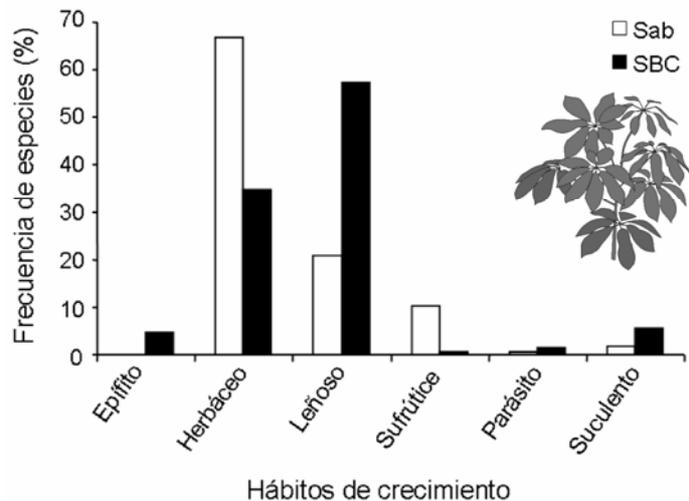


Fig. 11. Espectros de hábitos de crecimiento para la selva baja caducifolia (SBC) y la sabana (Sab).



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 sufrútices 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

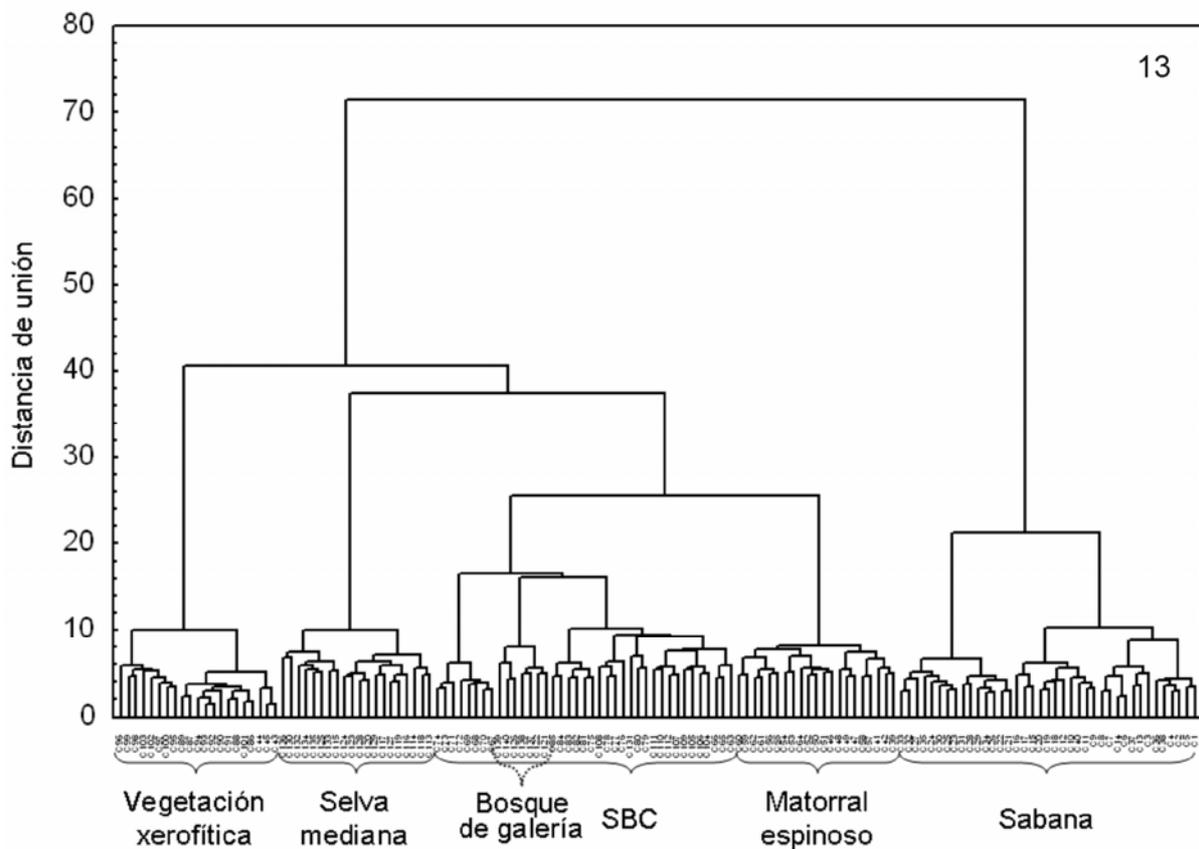
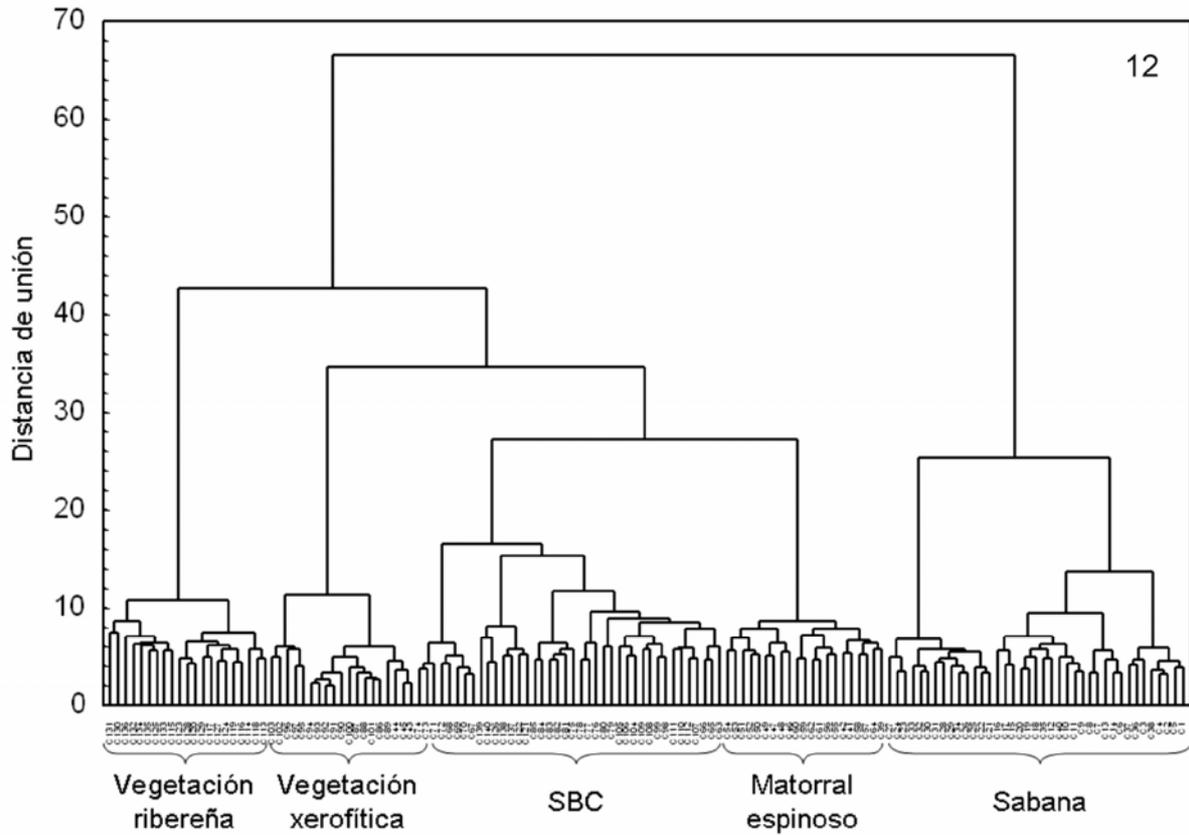
Este análisis se basó en datos obtenidos en 140 cuadros de 100 m², distribuidos entre los principales tipos de vegetación de la región, en los que se registró la presencia de las especies. Con esta información se construyeron tres matrices de datos binarios (presencia-ausencia), para las especies, los 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.

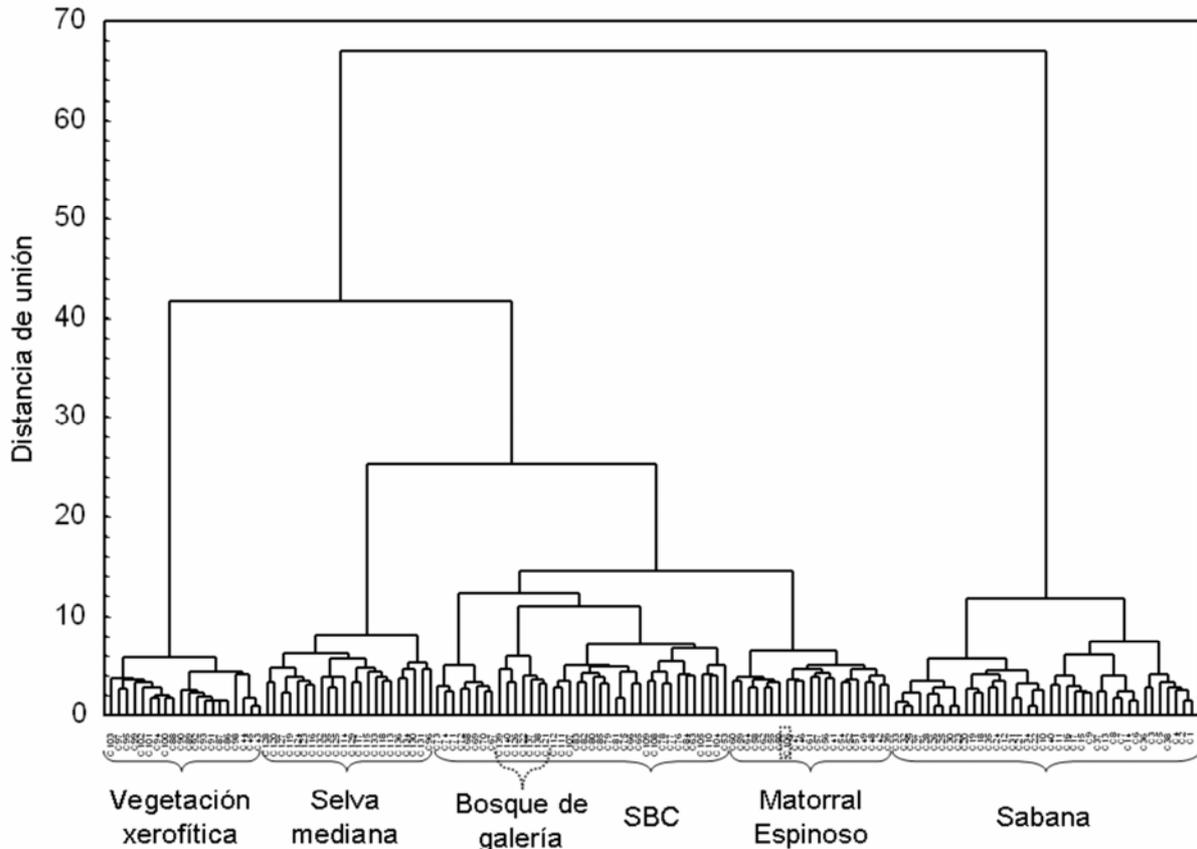


Fig. 14. Dendrograma de clasificación de 140 muestras de vegetación producido por el método de Ward. La distancia de unión se calculó empleando datos binarios de presencia-ausencia de 92 familias a partir de distancias euclidianas.

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

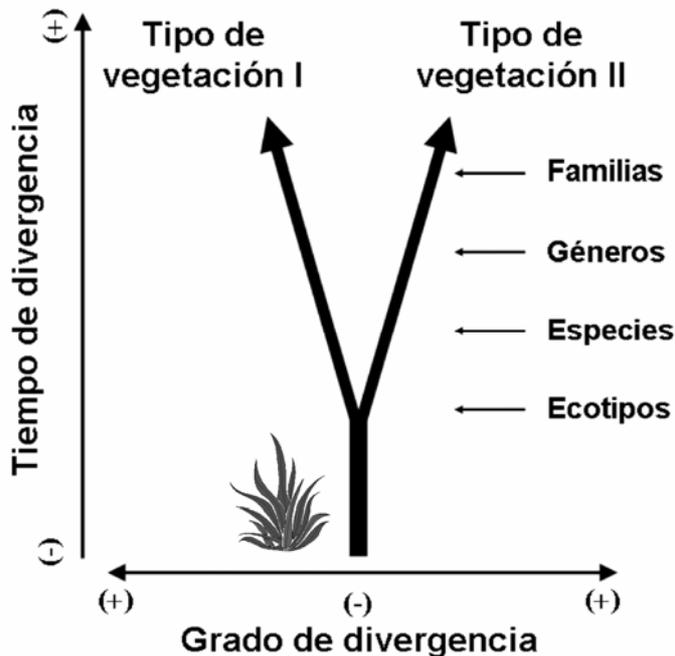


Fig. 15. Modelo hipotético del grado de diferenciación biológica entre dos comunidades que comparten un origen biogeográfico y que han permanecido aisladas durante periodos variables de tiempo. Las comunidades separadas durante un tiempo corto estarán conformadas por biotas muy similares que apenas diferirán 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.

Entre los días 18 y 20 de mayo del 2004 se celebró en la Ciudad de México el simposium titulado “Conversaciones sobre diversidad: el significado de alfa, beta y gamma” organizado por CONABIO y el grupo DIVERSITAS-México, con el apoyo financiero de la Dirección de Asuntos Internacionales del Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología de México. La celebración de esta reunión respondió a una verdadera necesidad, sentida por muchos investigadores: convocar a una parte importante de los interesados en esta temática para discutir ideas y enfrentar puntos de vista sobre lo que significan las distintas expresiones de la biodiversidad, las relaciones que tienen entre sí y la forma de medirlas. El simposio fue un éxito, tanto por las comunicaciones presentadas, como por la amplia discusión desarrollada en su seno y ello nos llevó a considerar la publicación de sus contenidos, con la ayuda de la Sociedad Entomológica Aragonesa (España), para ofrecer al mundo científico un libro que los editores creemos nuevo y original, y en español, con las contribuciones más destacadas de aquel evento.

