Historia Natural de Chamela

Editores

Felipe A. Noguera
Jorge H. Vega Rivera
Alfonso N. García Aldrete
Instituto de Biología
UNAM
Mauricio Quesada Avendaño
Instituto de Ecología
UNAM

UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO
MÉXICO, 2002

Historia Natural de Chamela

Primera Edición, diciembre 2002
D.R. © Universidad Nacional Autónoma de México
Instituto de Biología, Apartado Postal 70-233

ISBN 970-32-0520-8

Los editores deseamos agradecer a Silvia López, a Beatriz Gómez Varela y a Felipe Villegas Márquez (Instituto de Biología, UNAM), por el apoyo brindado a lo largo de las diferentes fases de elaboración del presente volumen.

Impreso y hecho en México / Printed and made in Mexico

Contenido

Presentación vii
Prefacio ix
Autores xi
Introducción xv

Parte I. Ambiente físico

El clima de la región central de la costa del Pacífico mexicano 3
Geología y geofísica de la costa de Jalisco 11
Caracterización morfo-edafológica y calidad de sitio de un bosque tropical caducifolio . . 17

Parte II. Plantas

Biodiversidad y fitogeografía de Chamela-Cuixmala, Jalisco 83
Lista anotada de las plantas vasculares de Chamela-Cuixmala 99
Sistema reproductivo de doce especies de *Ipomoea* (Convolvulaceae) 137
Historia de vida de especies selectas
Spondias purpurea L. (Anacardiaceae). Ciruelo 145
Cordia elaeagnoides DC. (Boraginaceae). Barcino 151
Jacaratia mexicana A. DC. (Caricaceae). Bonete 155
Ipomoea wolcottiana Rose (Convolvulaceae). Ozote 159
Piranhea mexicana (Standl.) Radcl.-Sm. (Euphorbiaceae). Guayabillo borcelano, palo prieto 163
Cucurbita argyrosperma ssp. *sororia* (L. H. Bailey) Merrick & Bates (Cucurbitaceae). Agüichichi 167
Erythroxylon havanense Jacq. (Erythroxylaceae). 171

Parte III. Invertebrados

Diversidad y estacionalidad de Arthropoda 183
Lista de artrópodos de la región de Chamela, Jalisco, México 203
Historia de vida de especies selectas
Diguetia albolineata Cambridge (Araneae: Diguetidae) 235
Perdita (*Macrotera*) *pipiyolin* Snelling & Danforth 1992 (Hymenoptera: Apidae) . . 239

Parte IV. Vertebrados

Peces continentales de la región de Chamela 245
Diversidad de la herpetofauna de la región de Chamela 251
Historia de vida de especies selectas
Kinosternon chimalhuaca Berry, Seidel & Iverson 1997. Casquito, casquito de burro 267
Anolis nebulosus (Wiegmann 1834). Lagartija arborícola 269

Sceloporus melanorhinus Bocourt 1876. Roño de árbol 273
Sceloporus utiformis Cope 1864. Roño del suelo 275
Cnemidophorus communis Cope 1878. Lagartija cuije 277

Cnemidophorus lineatissimus Cope 1878. 281
Heloderma horridum (Wiegmann 1829). Escorpión 285
Crocodylus acutus (Cuvier 1807). Caimán 293
Avifauna de la región de Chamela, Jalisco 297
Historia de vida de especies selectas
Ortalis poliocephala (Wagler 1830). Chachalaca 331
Columbina passerina (Linnaeus 1758). Cococha 337
Amazona finschi (Sclater 1864). Loro corona lila 341
Amazona oratrix (Ridgway 1887). Loro cabeza amarilla 343
Trogon citreolus (Gould 1835). Trogón citrino 345
Uropsila leucogastra (Gould 1837) Saltapared saltón, chivirín 347
Granatellus venustus (Bonaparte 1850). Granatelo mexicano, granatelo gorjiblanco, rosillo occidental, granatela collareja 351
Cyanocompsa parellina (Bonaparte 1850). Colorín azulnegro 355
Diversidad, historia natural, ecología y conservación de los mamíferos de Chamela . . . 359
Murciélagos nectarívoros y frugívoros del bosque tropical caducifolio de la Reserva de la Biosfera Chamela-Cuixmala 379
Historia de vida de especies selectas
Desmodus rotundus murinus (Wagner 1840). Vampiro 399
Natalus stramineus saturatus (Dalquest & Hall 1949) 403
Nasua narica (Merriam 1902) Tejón, coatí 407
Pecari tajacu sonorensis (Mearns 1897). Pecarí de collar 411
Odocoileus virginianus sinaloae (J. A. Allen 1903). Venado cola blanca 415
Liomys pictus (Thomas 1893). Ratón espinoso de abazones 423
Oryzomis couesi J. A. Allen 1897 427
Reithrodontomys fulvescens Howell 1914 429
Osgoodomys banderanus J. A. Allen 1897 431
Peromyscus perfulvus (Hooper 1955). Ratón de las marismas, ratón de campo arborícola 433
Baiomys musculus (Merriam 1892) 435
Sigmodon mascotensis (J. A. Allen 1897) 437
Xenomys nelsoni Merriam 1892 439

Parte V. Funcionamiento del ecosistema

Estructura, composición y dinámica de la vegetación 443
Ecofisiología vegetal 473
La fenología de plantas en Chamela 491
La polinización en la selva tropical de Chamela 499
Interacciones planta-herbívoro en la selva baja caducifolia en Chamela, Jalisco 517
Aspectos funcionales del ecosistema de selva baja caducifolia en Chamela, Jalisco 525

Parte VI. Patrones de uso

Etnobotánica en la región de Chamela, Jalisco, México 545

Conclusiones 561

Índice analítico 565

Estructura, composición y dinámica de la vegetación

Elvira Durán, Patricia Balvanera, Emily Lott, Gerardo Segura, Alfredo Pérez-Jiménez, Ángeles Islas y Miguel Franco

El estudio de la vegetación de la región de Chamela, se inició con las exploraciones de Rzedowski & McVaugh (1966) a toda la región de Nueva Galicia. Estos autores describieron 13 tipos de vegetación y enlistaron las especies dominantes de cada uno de ellos. A partir del establecimiento de la Estación de Biología Chamela (EBCH) en 1971, se iniciaron en el área estudios sistemáticos sobre florística y taxonomía. Estos estudios dieron lugar a un listado florístico preliminar (Pérez-Jiménez *et al.* 1981), al *Listado florístico de la Estación de Biología Chamela* (Lott 1985) y posteriormente, al *Listado comentado de las plantas vasculares de la región de la Bahía de Chamela* (Lott 1993). Además, otros grupos de estudio e investigadores han dedicado su trabajo al análisis de aspectos funcionales y estructurales de la vegetación, tanto con enfoques autoecológicos y sinecológicos, como ecosistémicos.

Actualmente, es ampliamente reconocido que la región de Chamela alberga una notable riqueza biológica, gran parte de la cual está constituida por especies de plantas con distribución restringida o endémicas (Lott 1985, Gentry 1988, Trejo 1998, Lott & Atkinson en este volumen). Asimismo, Chamela se considera entre las áreas más extensas del país, donde la vegetación natural presenta un buen estado de conservación (Ceballos *et al.* 1993, Dirzo 1992), no obstante que en general, las selvas bajas o bosques tropicales secos se consideran entre los ecosistemas tropicales más amenazados del mundo (Murphy & Lugo 1986, Janzen 1990, Maass 1995).

La región de Chamela presenta un mosaico de tipos de vegetación, en el que la selva baja caducifolia es predominante (Foto 1). Este tipo de vegetación determina la fisonomía de la mayor parte del paisaje y muy probablemente influye en otros procesos biológicos y biogeoquímicos del ecosistema, así como en la disponibilidad de recursos para otros organismos. Por lo tanto, el conocimiento de su comunidad de plantas es esencial para comprender el funcionamiento del bosque y con base en ello, planificar estrategias para la conservación de la diversidad y para el uso sustentable de los recursos que provee.

Los ecosistemas de selva baja o de bosque tropical seco han sido poco estudiados, en comparación con el interés que se ha tenido por conocer la historia natural y la ecología de los bosques tropicales húmedos (Hubbell & Foster 1986, Leigh 1990, Richards 1996) Tal situación ha propiciado que en general, aspectos tan básicos como el conocimiento de la dinámica natural sean sorprendentemente limitados (Mooney *et al.* 1995). En contraste, Chamela es uno de los sitios más estudiados en el ámbito mundial y, particularmente en el área de la Estación de Biología, los trabajos sobre la selva baja caducifolia son relativamente abundantes. En estos trabajos se ha puesto especial énfasis en la descripción cuantitativa de la composición y estructura de la selva baja y sus variaciones espaciales, y más recientemente, también se han enfocado al estudio de la mortalidad, del crecimiento y de la regeneración del componente arbóreo.

Los resultados de dichos estudios constituyen un acervo de información único, pero hasta ahora la mayoría de estos trabajos no han sido publicados o se encuentran dispersos. En éste momento la compilación e integración de la información de la selva baja de Chamela es una tarea importante. En este capítulo presentamos un marco general sobre la historia natural de la vegetación, que consiste de una descripción de los tipos de vegetación de la región en que se encuentra la Reserva de la Biosfera Chamela-Cuixmala (RBCC), de su composición florística y de las distintas formas de vida de las plantas que allí habitan. Asimismo, presen-

Noguera, F. A., J. H. Vega Rivera, A. N. García Aldrete y M. Quesada Avendaño (Editores). 2002. Historia Natural de Chamela. Instituto de Biología, UNAM. México. p. 443-472.

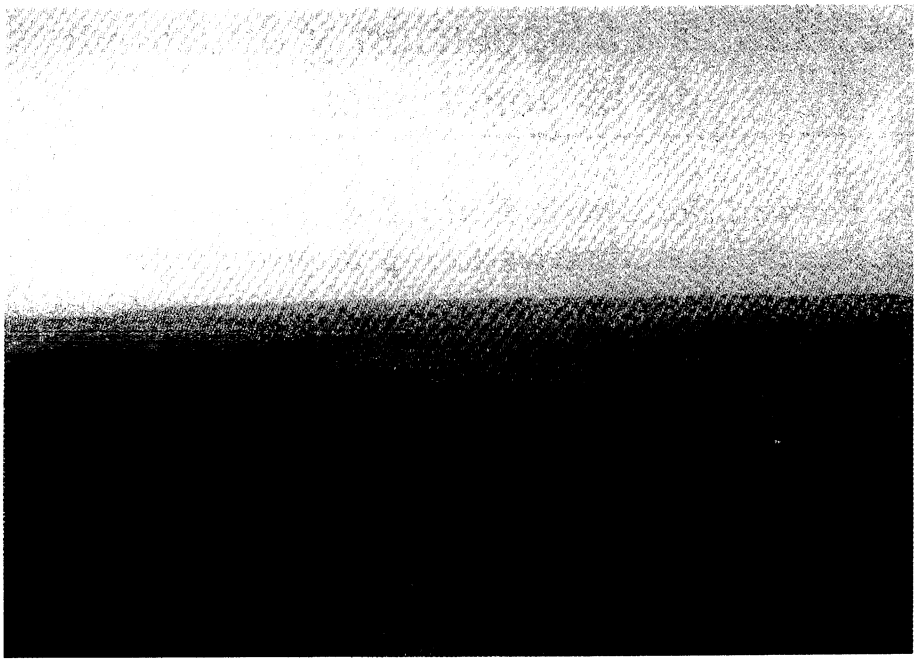


Foto 1. Vista panorámica de la vegetación de selva baja caducifolia en la época de secas, en la región de Chamela

tamos una síntesis de los estudios cuantitativos de la composición, estructura y dinámica de la comunidad arbórea efectuados en la Estación de Biología.

Tipos de vegetación

En un contexto regional, desde la costa hasta las sierras de Cacoma y Manantlán (INEGI 1981; Fig. 1), pueden distinguirse tres patrones en la vegetación natural: 1) la zona costera, 2) los lomeríos y 3) la sierra. En la zona costera confluyen varios tipos de vegetación como los manglares, la vegetación litoral, la vegetación riparia, la selva mediana y la selva baja. En la zona de lomeríos domina la selva baja caducifolia, mientras que en la zona de la sierra, se presenta selva baja seguida de una transición de selva baja a bosque mesófilo de montaña y, a mayor altitud, un cambio a bosque templado (Rzedowski 1986, Vázquez & Givnish 1998). La RBCC, donde se incluye la Estación de Biología Chamela, se ubica en la zona de lomeríos, en estrecha cercanía a la zona costera. A continuación, señalamos las principales características de los tipos de vegetación en la RBCC y en zonas aledañas.

La selva baja caducifolia

La región de Chamela está dominada por la selva baja caducifolia (Miranda & Hernández 1963), también conocida como bosque tropical caducifolio (Rzedowski 1986), *deciduous seasonal forest* (Beard 1955), *tropical deciduous forest* (Leopold 1950) y *short tree forest* (Gentry 1942, Holdridge 1967). La característica más evidente en este tipo de vegetación, es la pérdida de hojas en la mayoría de los árboles, al término de la época de lluvias (Bullock & Solís-Magallanes 1987).

En la Estación de Biología la selva baja se encuentra ampliamente distribuida en los lomeríos y cerros, donde la geomorfología y los tipos de suelo son variables (Foto 1; Cotler *et al.* en este volumen). En general, la selva baja constituye un bosque cuya altura oscila entre cinco y diez metros (Foto 3b), aunque se observan notables variaciones en el dosel de diferentes localidades. Las copas de los árboles generalmente son convexas, y el dosel es semicerrado o cerrado. En este estrato destacan algunas cactáceas arborescentes como *Pachycereus pecten-aboriginum, Stenocereus chrysocarpus* y *Opuntia excelsa*. La mayor parte de los árboles tienen troncos delgados, con diámetro a la altura del pecho (1.3 m, DAP) menores a diez centímetros. Los troncos son poco ramificados, en la base sus contrafuertes son pequeños y esca-

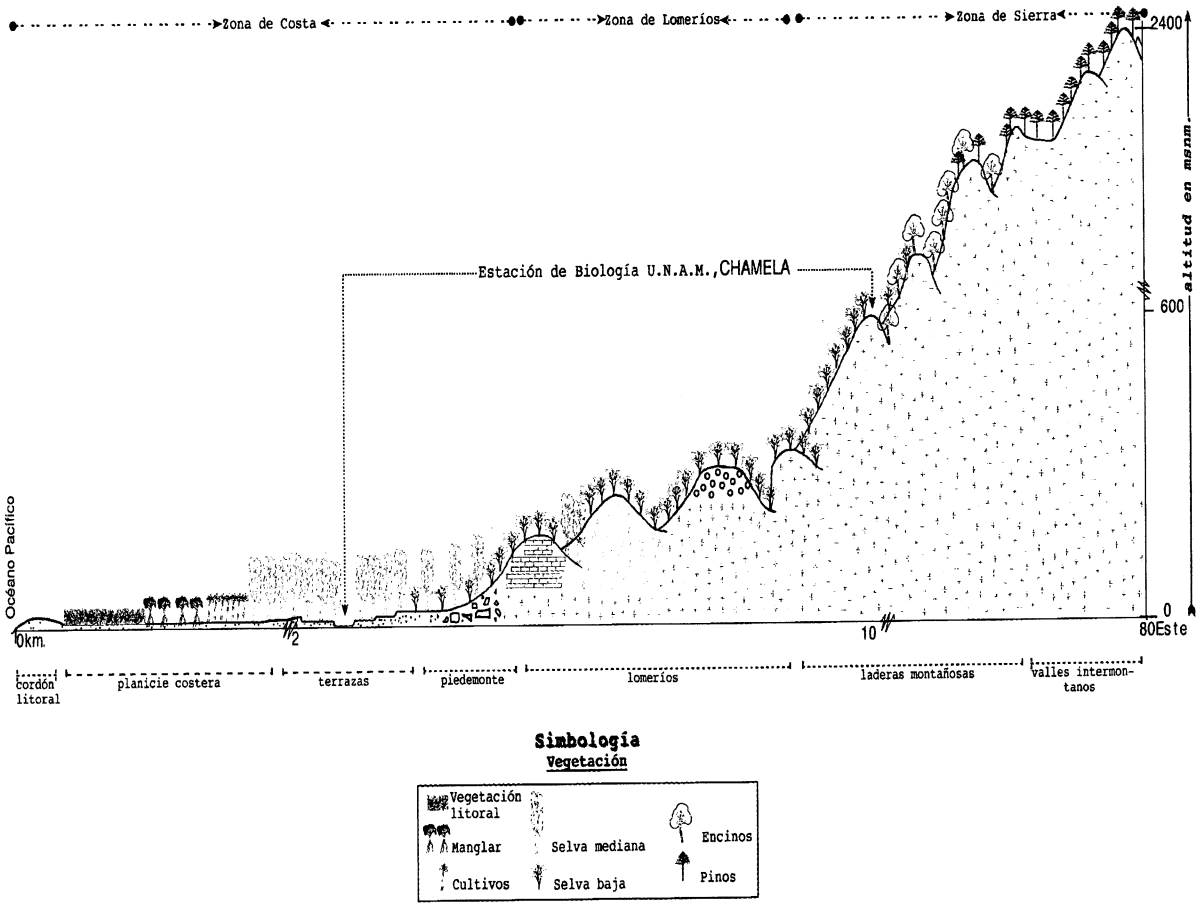


Figura 1. Transecto de vegetación idealizado, en dirección Oeste-Este. Se indican los principales tipos de vegetación en la Estación de Biología Chamela y las regiones aledañas, de acuerdo a datos de INEGI (1981). La información sobre los contrastes litológicos y edáficos en el transecto se detallan en Cotler *et al.* (en este volumen).

sos, o no existen. Las hojas son de color más claro y más pequeñas que las de las selvas de sitios o regiones más húmedas.

Los bejucos y las epífitas son abundantes y diversos (Lott & Atkinson en este volumen). Además de las cactáceas, existen pocos árboles y arbustos espinosos. Las formas arbustivas que ocupan el sotobosque de la selva baja, no son mayores a cuatro o cinco metros de altura. Los géneros principales son *Acalypha, Casearia, Croton, Erythroxylum, Phyllanthus* y *Randia*. Las plantas herbáceas son evidentes durante la temporada de lluvias y entre éstas, abundan especies de las familias Acanthaceae, Commelinaceae y Convolvulaceae.

En las laderas escarpadas y rocosas, expuestas al oeste, destacan especies que toleran condiciones más secas, como *Agave angustifolia, A. colimana, Amphipterygium adstringens, Bursera grandifolia, Euphorbia schlechtendalii* var. *websteri, Mammillaria beneckei, M.* aff. *collinsii, M. occidentalis, Melocactus dawsonii* y *Plumeria rubra.*

La selva mediana subperennifolia

La selva mediana se ubica en valles amplios asociados a ríos y arroyos principales, como el Tomatlán, el San Nicolás, el Chamela, el Cuixmala y el Purificación (Fig. 2). Dentro de la Estación de Biología, este tipo de vegetación, también designada como selva de arroyo (Lott *et al.* 1987), se encuentra en los cauces mayores.

En contraste con la selva baja, la selva mediana presenta follaje más obscuro y mantiene par-

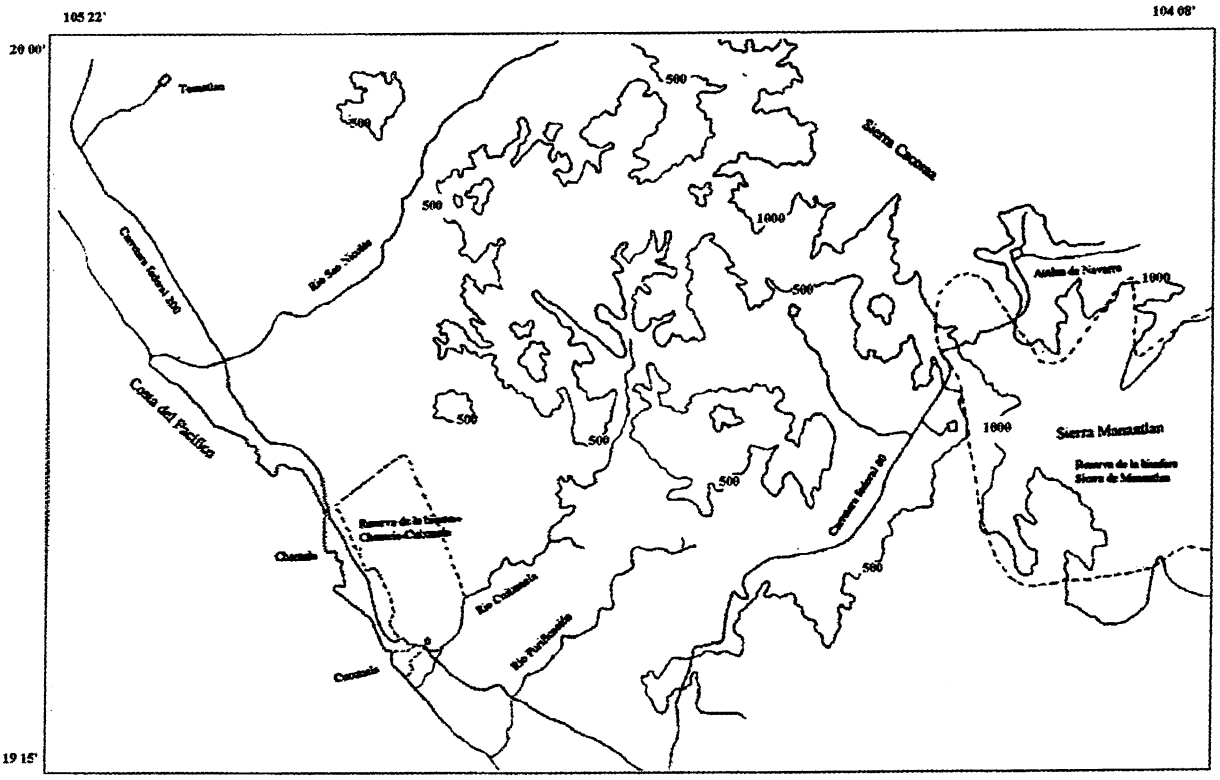


Figura 2. Ubicación regional de la Estación de Biología Chamela y de la Reserva de la Biosfera Chamela-Cuixmala, respecto a la costa, las sierras y ríos cercanos.

cialmente las hojas durante la época de secas. La densidad de individuos es menor y abundan árboles de tallo grueso (DAP ≥ 30 cm). El dosel mide alrededor de 20 m de altura, aunque algunos árboles alcanzan 30 m (Foto 2 y 3a). Las especies arbóreas características de este tipo de vegetación son *Astronium graveolens, Brosimum alicastrum, Bursera arborea, Coccoloba barbadensis, Couepia polyandra, Cynometra oaxacana, Ficus insipida, F. pertusa, Guarea glabra, Lonchocarpus guatemalensis, Sciadodendron excelsum, Sideroxylon capiri, Tabebuia rosea, T. donnell-smithii, Thouinidium decandrum, Urera caracasana* y *Vitex hemsleyi* (Bullock & Solís-Magallanes 1987, Lott *et al.* 1987, Barajas & Pérez-Jiménez 1990, Lott 1993). En el sotobosque, los árboles y arbustos tienen menos de cuatro o cinco metros de altura, y allí destacan especies como *Acalypha cincta, A. schiedeana, Annona palmeri, Capparis verrucosa, Iresine interrupta, Piper* spp. y *Sapranthus microcarpus*. El estrato herbáceo en general es escaso y está dominado por *Dorstenia drakena, Justicia* spp. y *Pseuderanthemum alatum*.

Vegetación riparia

La vegetación riparia se presenta en los lechos de los arroyos y los ríos principales, aledaños a la RBCC (Fig. 2). Las especies arbóreas más comunes en este tipo de vegetación son *Astianthus viminalis, Enterolobium cyclocarpum, Ficus spp.* y *Salix gooddingii*. Las lianas que frecuentemente se reconocen son *Celtis iguanaea, Combretum laxum* y *Heteropterys laurifolia*. También es característico que una gran variedad de subarbustos y herbáceas florezcan prácticamente todo el año; ésto debido a la humedad disponible en los bancos de arena. En general, en este tipo de vegetación están bien representados los géneros *Argemone, Asclepias, Bacopa, Cyperus, Heliotropium, Ludwigia, Mecardonia, Oldenlandia, Solanum* y muchos géneros de pastos.

Vegetación acuática

En los canales y desembocaduras de los principales ríos se desarrolla vegetación acuática domina-

Foto 2. Abundancia de lianas y árboles grandes en la selva mediana subperennifolia.

da por *Eichhornia crassipes, Pistia stratiotes y Typha domingensis.* Otras especies como *Azolla mexicana*, *Lemna aequinoctialis* y *Wolffia brasiliensis* son residentes de charcos temporales o permanentes de aguas dulces tranquilas.

Manglar y vegetación de aguas salobres

Los manglares se desarrollan cerca de la costa, en las lagunas costeras y en las desembocaduras de ríos. Las principales especies que en ellos se presentan son *Avicennia germinans*, *Conocarpus erecta, Laguncularia racemosa* y *Rhizophora mangle.*

Otras especies como *Batis maritima* y *Salicornia* sp., rodean algunas salinas en la boca del río Tomatlán; mientras que en las depresiones estacionales menos saladas, se encuentra *Annona glabra, Coccoloba barbadensis, Cupania dentata, Hippomane mancinella, Hyperbaena ilicifolia, Pithecellobium lanceolatum* y *Phyllanthus elsiae.*

Vegetación de litoral y escarpes

En las playas arenosas crecen *Acalypha microphylla*, *Canavalia maritima*, *Ipomoea imperati* e *I. pes-caprae.* A pocos kilómetros al Norte de la Estación de Biología las salinas son escasas, pero son extensas por la boca del arroyo San Nicolás y del río Tomatlán (Fig. 2). Tierra adentro, en la franja litoral, las dunas presentan una asociación poco densa de *Abronia maritima, Hyperbaena ilicifolia, Indigofera* spp., *Porophyllum* spp., *Prosopis juliflora y Stegnosperma cubense.* Las dunas más protegidas, como en Careyes, presentan especies como *Capparis incana*, *Crateva tapia*, *Cupania dentata*, *Diospyros aequoris*, *Portulaca pilosa*, *Prosopis juliflora* y *Schoepfia* cf. *schreberi,* así como otras plantas suculentas y el pasto cespitoso *Jouvea pilosa.*

En los acantilados que miran al Pacífico, se desarrolla un bosque denso, enano y arbustivo, dominado por *Amphipterygium adstringens*, *Bursera excelsa*, *B. instabilis*, *Caesalpinia platyloba*, *Euphorbia schlechtendalii* var. *websteri*, *Jatropha bullockii*, *Stenocereus standleyi*, *Thevetia ovata* y, ocasionalmente, con *Prosopis juliflora.* Estos acantilados también sostienen especies xerófitas como *Acanthocereus occidentalis*, *Agave colimana*, *Mammillaria occidentalis*, *Portulaca pilosa* y *Stenocereus standleyi.*

Matorral espinoso

Ceballos & Miranda (1986) reportan la presencia de matorral espinoso cerca de Chamela, en sitios cercanos a la costa y en las desembocaduras de los ríos. Se cree que este tipo de vegetación podría corresponder a una fase secundaria de la selva baja, debido a la abundancia de especies de sitios perturbados (Ceballos & Miranda 1986, Lott 1993). Las especies que lo dominan son arbustos espinosos caducifolios como *Acacia cochliacantha, A. farnesiana, A. pennatula, Mimosa acantholoba, M. arenosa, Prosopis juliflora* y *Stenocereus standleyi.*

Otros tipos de vegetación

La vegetación de distribución restringida, que se distingue al sureste de la Reserva de la Biosfera Chamela-Cuixmala, cerca de Barra de Navidad, incluye a los palmares de *Orbignya* y las selvas medianas con *Brosimum alicastrum* y *Orbignya.*

a)

b)

Foto 3. Contrastes estructurales entre los principales tipos de vegetación de la Estación de Biología, donde se denotan las diferencias en altura, diámetro y estructura vertical de la comunidad arbórea. a) Selva mediana subperennifolia, b) Selva baja caducifolia

Por otra parte, al Norte de Chamela y cerca de Tomatlán (Fig. 2), Rzedowski & McVaugh (1966) reportaron un bosque espinoso o *Thorn Forest,* que actualmente está prácticamente destruido. En la zona de lomeríos, en dirección a la sierra, se ubican fragmentos de sabanas cuyo origen se desconoce y que, hasta ahora, no han sido caracterizados (S. Bullock comunicación personal).

Formas de vida

Las formas de vida agrupan especies de plantas con características morfológicas, que no son sensibles a cambios ambientales (Medina 1995). La flora de la región de Chamela presenta una gran variedad de formas de vida, que incluye a hierbas, arbustos, árboles, trepadoras (lianas y bejucos), y epífitas (incluyendo las hemiepífitas de la familia Loranthaceae; Fig. 3).

Árboles

Los árboles son componentes estructurales dominantes en la selva baja y la selva mediana. Sin embargo, junto con las cactáceas arborescentes comprenden tan sólo el 21.3% de la flora total (Fig. 3). Las familias con más especies arbóreas son Leguminosae (23.4%) y Euphorbiaceae (10.7%; Fig. 4a). La mayoría de los árboles de la selva baja pierde sus hojas en la temporada seca, con excepción de algunos árboles y arbustos denominados de fenología invertida y que pertenecen a los géneros *Capparis, Coccoloba, Forchhammeria, Jacquinia* y *Morisonia*. Otro grupo de árboles, de los géneros *Bursera, Cochlospermum, Erythrina, Ipomoea, Jacaratia, Jatropha, Manihot* y *Spondias*, se caracterizan por presentar cortezas presumiblemente fotosintéticas (Medina 1995). Un distintivo adicional de los árboles de Chamela, son los colores de sus cortezas (blancos, grises, pardos o rojizos), su textura (lisa, rugosa o fisurada) y los líquenes que en ellas crecen (Barajas & Pérez-Jiménez 1990).

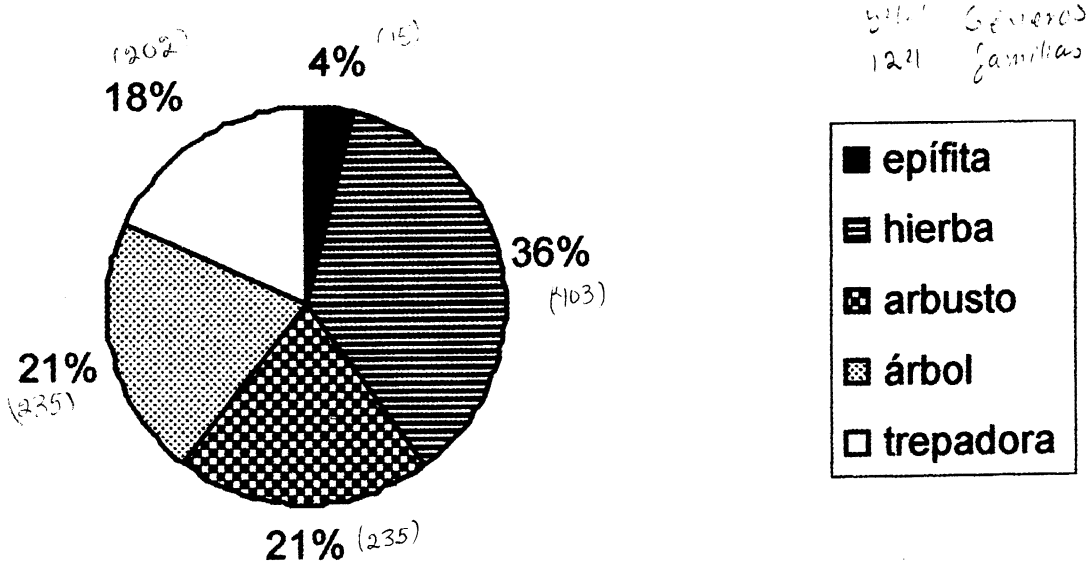


Figura 3. Porcentaje de especies de plantas correspondientes a cada forma de vida.

Arbustos

El 20.7% de la flora corresponde a los arbustos (Fig. 3). Igual que en los árboles, las familias con más especies arbustivas son Leguminosae y Euphorbiaceae (Fig. 4b). Entre las especies más comunes están *Achatocarpus gracilis, Bromelia palmeri*, *B. plumieri*, *Capparis indica*, *Casearia corymbosa*, *Croton roxanae*, *C.* spp., *Erythroxylum havanense*, *Hybanthus mexicanus*, *Justicia candicans*, *Piper* spp., *Randia thurberi*, *Sapranthus microcarpus* y *Trichilia trifolia*. En esta forma de vida se incluye a las bromeliáceas terrestres, las agaváceas rosetiformes como *Hechtia jaliscana* y las cactáceas no arborescentes.

Hierbas

El 35.9 % de las plantas de Chamela son herbáceas (Fig. 3) y las principales familias son Gramineae, Compositae, Euphorbiaceae, Leguminosae, Malvaceae, Acanthaceae, Solanaceae y Cyperaceae (Fig. 4c). Las hierbas anuales que son endémicas a la costa del Pacífico y que están presentes en Chamela, pertenecen principalmente a las familias Euphorbiaceae (*Croton cupuliferus*, *Euphorbia humayensis*, *Phyllanthus hexadactylus* y *P. standleyi*) y Compositae.

Las hierbas y bejucos herbáceos anuales son parte de las comunidades de manera natural, pero aunque las hierbas anuales son escasas, corresponden a la flora de más amplia distribución geográfica. Las herbáceas perennes con raíces suculentas y hojas efímeras, incluyen a especies como *Begonia palmeri*, *Hymenocallis proterantha*, *Jarilla heterophylla* y *Spiranthes* spp. Asimismo, algunos géneros de este tipo de herbáceas como *Carlowrightia, Dicliptera, Evolvulus, Henrya, Justicia y Tetramerium* presentan tallos leñosos. Los bejucos herbáceos anuales pertenecen, en su mayoría, a las Cucurbitáceas y a algunas Convolvuláceas (Fig. 4d).

Trepadoras

Las trepadoras incluyen a 210 especies, lo que corresponde al 18.2% de la flora (Fig. 3). En la selva mediana, las lianas son más comunes y forman densas redes, presentando hasta tres veces más individuos por unidad de superficie, que en la selva baja (Foto 2; Lott *et al.* 1987). En su mayoría, las trepadoras pertenecen a las familias Leguminosae y Cucurbitaceae (Fig. 4d).

Epífitas

Las epífitas y hemiepífitas representan el 3.9% de la flora (Fig. 3). Las familias de epífitas dominantes son Bromeliaceae y Orchidaceae (Fig. 4e); de ambas, la primera es mucho más diversificada y

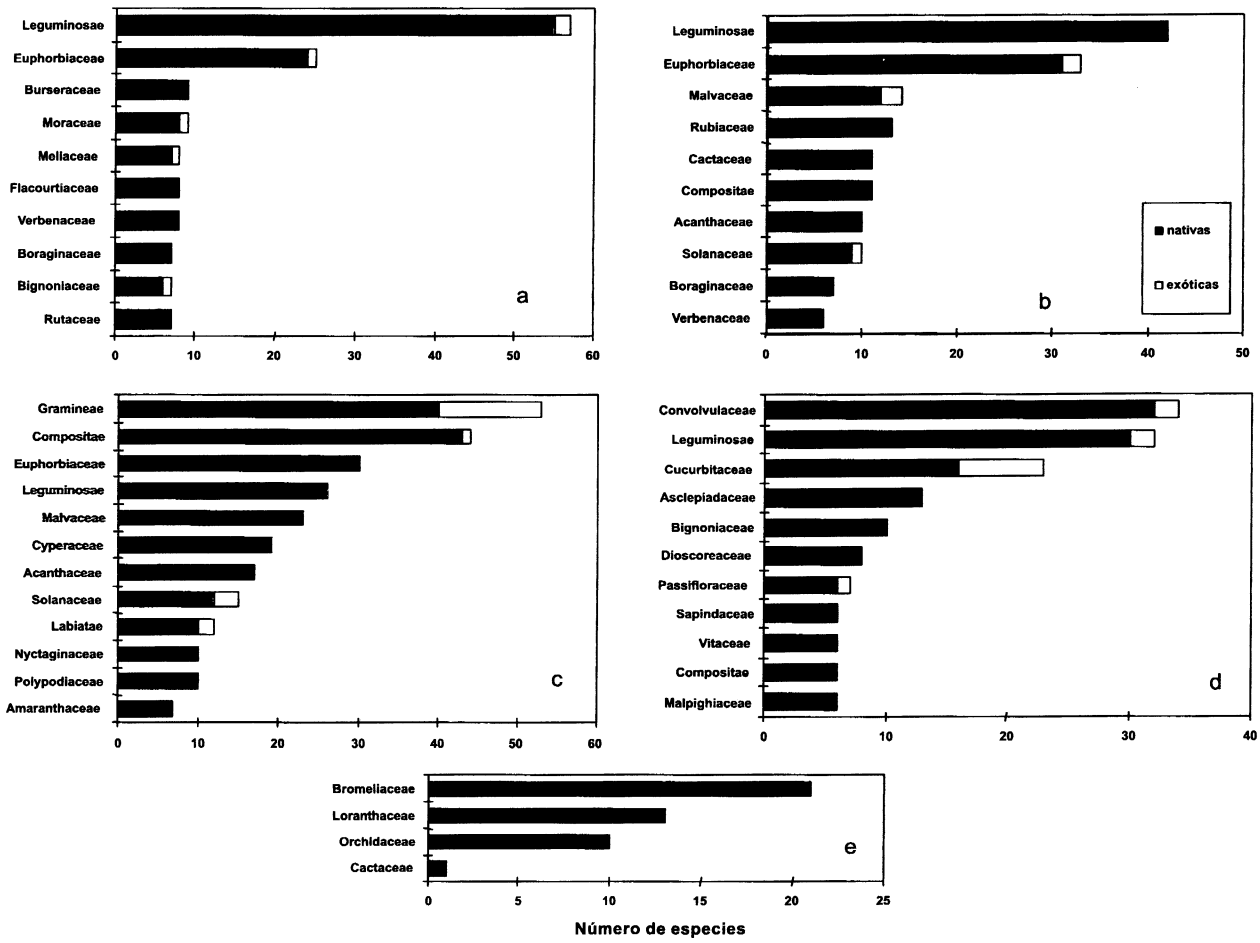


Figura 4. Familias más importantes en cada forma de vida, de acuerdo a su número de especies. a) Árboles, b) Arbustos y cactáceas no arborescentes, c) Hierbas, d) Trepadoras, y e) Epífitas.

frecuente. El género predominante es *Tillandsia* y cuenta con 17 especies, de las cuales, *Tillandsia fasciculata var. venosispica* y *T. paucifolia* son abundantes y vistosas. Las hemiepífitas pertenecen a la familia Loranthaceae excepto *Philodendron warscewiczii*, una trepadora herbácea (a veces epifítica) de la familia Araceae.

Finalmente, considerando al conjunto de formas de vida, las familias más importantes en la RBCC son Leguminosae (con 113 especies) y Euphorbiaceae (59 especies). Ambas representan casi al 30% de la flora leñosa total. Otras familias importantes son Compositae, Gramineae, Convolvulaceae y Malvaceae. Por su parte, los géneros más diversificados son *Acalypha*, *Croton*, *Cyperus*, *Ipomoea*, *Mimosa*, *Lonchocarpus*, *Solanum* y *Tillandsia* (Fig. 5; Lott & Atkinson en este volumen). Las 80 especies exóticas reconocidas representan cerca del 7% de la flora total y, en su mayoría, son plantas herbáceas de las familias Cucurbitaceae, Gramineae, Euphorbiaceae y Solanaceae (Fig. 4).

Composición y estructura de la comunidad de plantas leñosas en la Estación de Biología

Diversos grupos de trabajo han analizado la estructura y composición de la comunidad de plantas leñosas perennes de Chamela, principalmente aquellas que componen el dosel. Sin embargo, su estudio se ha abordado a diferentes escalas de trabajo y con distintos criterios metodológicos (Cuadro 1; Fig. 6).

Inicialmente, el análisis cuantitativo de la comunidad de leñosas de Chamela fue registrado por Lott *et al.* (1987), quienes caracterizaron los dos principales tipos de vegetación dentro de la Estación de Biología, la selva baja y la selva mediana o

Cuadro 1. Resultados y criterios de trabajo de los principales estudios efectuados sobre la comunidad de plantas leñosas, en la Estación de Biología Chamela.

Autores	A. Pérez-Jiménez *	Lott *et al.* 1987		Martijena & Bullock 1994	
Vegetación (Escala de análisis)	Selva baja (Local)	Selva baja (Paisaje)	Selva mediana	Selva baja (Local)	Agregaciones de *Piranhea mexicana*
Parcelas (Area)	5 (0.24 ha)	20 (0.01 ha)	10 (0.01 ha)	18 (0.01 ha)	12 (0.01 ha)
Criterio (PAP♣ ó DAP)	Arboles (♣ ≥ 10 cm)	Leñosas (≥ 2.5 cm)	Leñosas (≥ 2.5 cm)	Leñosas (≥ 2.5 cm)	Leñosas (≥ 2.5 cm)
Especies (Parcela)	78 – 89	83 y 92	105	19.5 - 22.5	10.2 - 20.0
Densidad (Individuos/ha)	2225 – 3225	4500	—	—	
Área Basal (m^2/ha)	14.2 – 23.2	24	52	28.8 (± 2.4)	
Índice de diversidad	—	4.74 - 6.06 H base 2		10.8 - 15.0**	3.4 - 3.8**
Altura del dosel (m)	4.6 – 6.4	—	—	—	—
Árboles dominantes	- *Guapira macrocarpa* - *Piranhea mexicana* - *Lonchocarpus eriocarinalis*	- *Cotron pseudoniveus* - *Lonchocarpus constrictus* - *Cordia alliodora*	- *Thouinidium decandrum* - *Trichillia trifolia* - *Capparis verrucosa*	- *Lonchocarpus spp.* - *Cotron pseudoniveus* - *Caesalpinia eriostachys*	- *Piranhea mexicana* - *Lonchocarpus sp.* - *Guapira macrocarpa*

...

Autores	Balvanera *et al.* *	Durán *et al.* *	Rosas 2000	
Vegetación (Escala de análisis)	Selva baja (Local)	Selva baja (Paisaje)	Selva baja (Paisaje)	Parches de *Cordia elaeagnoides*
Parcelas (Area)	26 (0.1 ha)	23 (0.1 ha)	3 (0.24 ha)	4 (0.24 ha)
Criterio (PAP♣ ó DAP)	Arboles (≥ 5 cm)	Arboles (≥ 5 cm)	Arboles (≥ 5 cm)	Arboles (≥ 5 cm)
Especies (Parcela)	26-65 especies/0.2 ha	32 (± 8)	44 (± 7)	39 (± 6)
Densidad (Individuos/ha)	740-2,000	1,344 (± 370)	1588 (± 168)	1140 (± 182)
Área basal (m^2/ha)	5.8-21.7	16.13 (± 0.6)	14.13 (± 3.1)	21.35 (± 9.4)
Índice de diversidad	2.8 - 3.5 H base 2	1.9 – 3.3 H base 2	3.1 – 3.2 H base 10	2.3 – 3.2 H base 10
Altura del dosel (m)	6.3 - 25	6.8 (± 2)	–	–
Árboles dominantes	- *Guapira macrocarpa* - *Plumeria rubra* - *Pirhanea mexicana*	- *Caesalpinia eriostachys* - *Caesalpinia coriaria* - *Gliricidia sepium*	- *Plumeria rubra* - *Cochlospermum vitifolium* - *Lysiloma microphylla* - *Luhea candida*	- *Cordia elaeagnoides* - *Caesalpinia eriostachys* - *Lonchocarpus constrictus* - *Apoplanesia paniculata*

♣ PAP=Perímetro a 1.3 m de altura * Datos no publicados **Inverso del índice de Simpson, más sensible a la concentración relativa de la dominancia

selva de arroyo (Fig. 6). Por su parte, la estructura y la dinámica del componente arbóreo y arbustivo fueron estudiadas a partir de 1981, en parcelas ubicadas en las cinco cuencas experimentales (Pérez-Jiménez *et al.* 1994a, b), como parte del proyecto a largo plazo sobre el estudio del ecosistema (Sarukhán & Maass 1990, Maass *et al.* en este volumen; Figs. 6 y 7). También en las cuencas experimentales, Segura y colaboradores (datos no publicados), analizaron los cambios en la estructura y composición de la comunidad arbórea a lo largo de un gradiente topográfico-altitudinal. Asimismo, Balvanera & Segura (1998) y Balvanera *et al.* (1999) describieron la estructura espacial del componente arbóreo en las cuencas y analizaron su relación con algunas variables ambientales. Finalmente, con un enfoque de paisaje, Durán (datos no publicados) ha analizado la estructura, composición y dinámica del dosel de la selva baja caducifolia.

Adicionalmente, estudios enfocados a la dominancia local de *Cordia elaeagnoides* y *Pirhanea mexicana* (antes *Celaenodendron mexicanum*), también describieron los cambios en composición y estructura del componente arbóreo en algunas localidades de selva baja (Martijena 1993, Martijena & Bullock 1994, Rosas 2000). Estas especies arbóreas son temporalmente conspicuas en el dosel y han despertado interés porque su distribución es en parches dentro de la matriz de selva baja. *Pirhanea mexicana*, una especie endémica, destaca por su follaje dorado entre febrero y marzo; mientras que *Cordia elaeagnoides* es notable por su floración masiva y sincrónica entre septiembre y octubre.

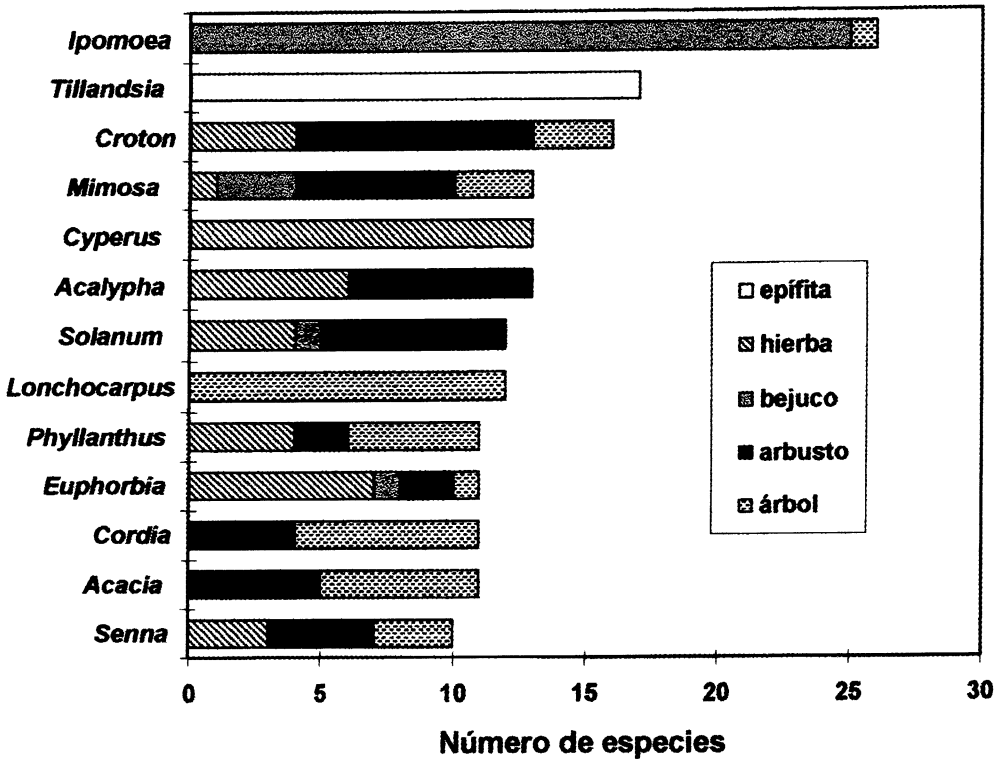


Figura 5. Géneros más importantes en cuanto al número de especies y la pertenencia de éstas a las distintas formas de vida.

Un resumen de la estructura y composición descrita por los distintos grupos de trabajo, se muestra en el Cuadro 1, que refleja la heterogeneidad de la vegetación de Chamela, pero también tiene implícito el efecto de la metodología seguida por cada grupo. A reserva de discutir más adelante las diferencias en composición y estructura, proponemos una caracterización sintética de la comunidad arbórea de la selva baja caducifolia de Chamela, con el fin de facilitar su comparación con otras regiones. La caracterización se limitó a los árboles con DAP ≥ 5 cm y se basó en información de 49 parcelas de 0.1 ha (20 X 50 m), cuya distribución abarca la más amplia representación de localidades en la Estación de Biología con que se cuenta hasta ahora. De estas parcelas, 26 corresponden a las cuencas experimentales, y las restantes se ubicaron en seis unidades morfoedafológicas (Fig. 6).

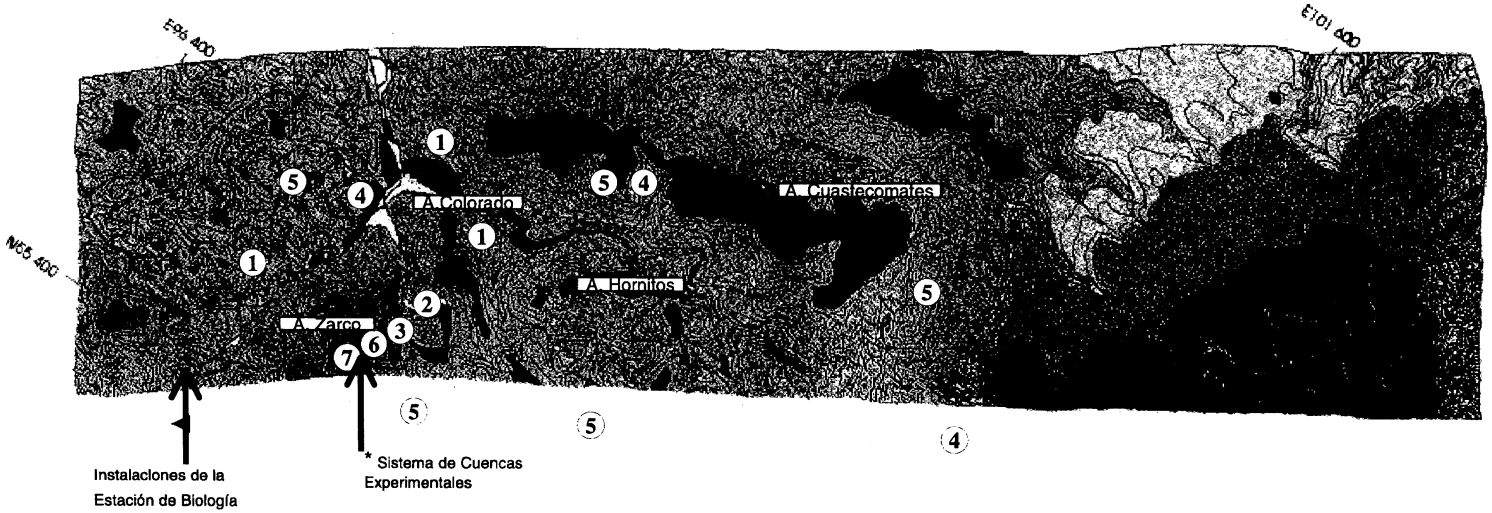
Caracterización de la estructura y composición de la selva baja caducifolia

En la selva baja de Chamela el dosel oscila entre uno y 16 m de altura, con una media de siete y troncos con un DAP promedio de 8.8 cm (Fig. 8). En las 49 parcelas de 0.1 ha, la moda para la densidad fue de 125 árboles/parcela, y el área basal se estimó en 15 m^2/ha. Por parcela se registraron entre 19 y 52 especies, aunque la moda fue de 34 (Fig. 9). Por su parte, el índice de Shannon-Wiener H´ (base 10) presentó un intervalo de 0.9 a 1.5 y, cuando éste fue calculado con base 2, el intervalo fue de 1.8 y 3.4. De acuerdo a la abundancia, la frecuencia y el área basal, las especies dominantes fueron, respectivamente, *Plumeria rubra*, *Guapira macrocarpa* y *Caesalpinia eriostachys* (Fig. 10). Sin embargo, *Gliricidia sepium* también fue una especie importante, en cuanto a dichos atributos.

En lo sucesivo, esta descripción de la selva baja será una referencia para analizar la variación en el paisaje, en las cuencas experimentales y en los parches dominados por *Cordia elaeagnoides* y por *Pirhanea mexicana*.

Variaciones en el paisaje

En el paisaje, el contraste más evidente en la vegetación de la Estación de Biología en la época de



Estudios sobre la estructura y dinámica del dosel:

1. Lott *et al.* 1987 (selva baja y selva mediana)
2. Pérez-Jiménez 1992 (selva baja *)
3. Balvanera 1999 (selva baja *)
4. Rosas 2000 (selva baja)
5. Durán. En prep. (selva baja)
6. Segura *et al.* En prep. (selva baja *)
7. Islas y Franco. En prep. (selva baja*)

Unidades morfoedafológicas *(Mapa tomado con autorización del capítulo de geomorfología y suelos, Cotler et al.)*

- Terraza aluvial reciente
- Terraza aluvial antigua
- Piedemonte
- Laderas convexas sobre tobas
- Superficies cumbrales sobre tobas
- Superficies cumbrales con cubierta conglomerática sobre tobas
- Superficies cumbrales con cubierta conglomerática sobre granitos
- Superficies cumbrales sobre granitos
- Laderas irregulares sobre granitos
- Laderas rectilíneas bajas sobre granitos
- Depresiones sobre laderas rectilíneas bajas sobre granitos
- Laderas cortas sobre granitos
- Laderas rectilíneas intermedias sobre granitos
- Laderas rectilíneas altas sobre granitos

meters
400 0 400 800

Figura 6. Mapa topográfico de la Estación de Biología Chamela, donde se ubican espacialmente las diferentes localidades de estudio de la estructura y composición de la comunidad arbórea. La delimitación e información detallada de las unidades morfoedafológicas se puede consultar en Cotler *et al.* (en este volumen).

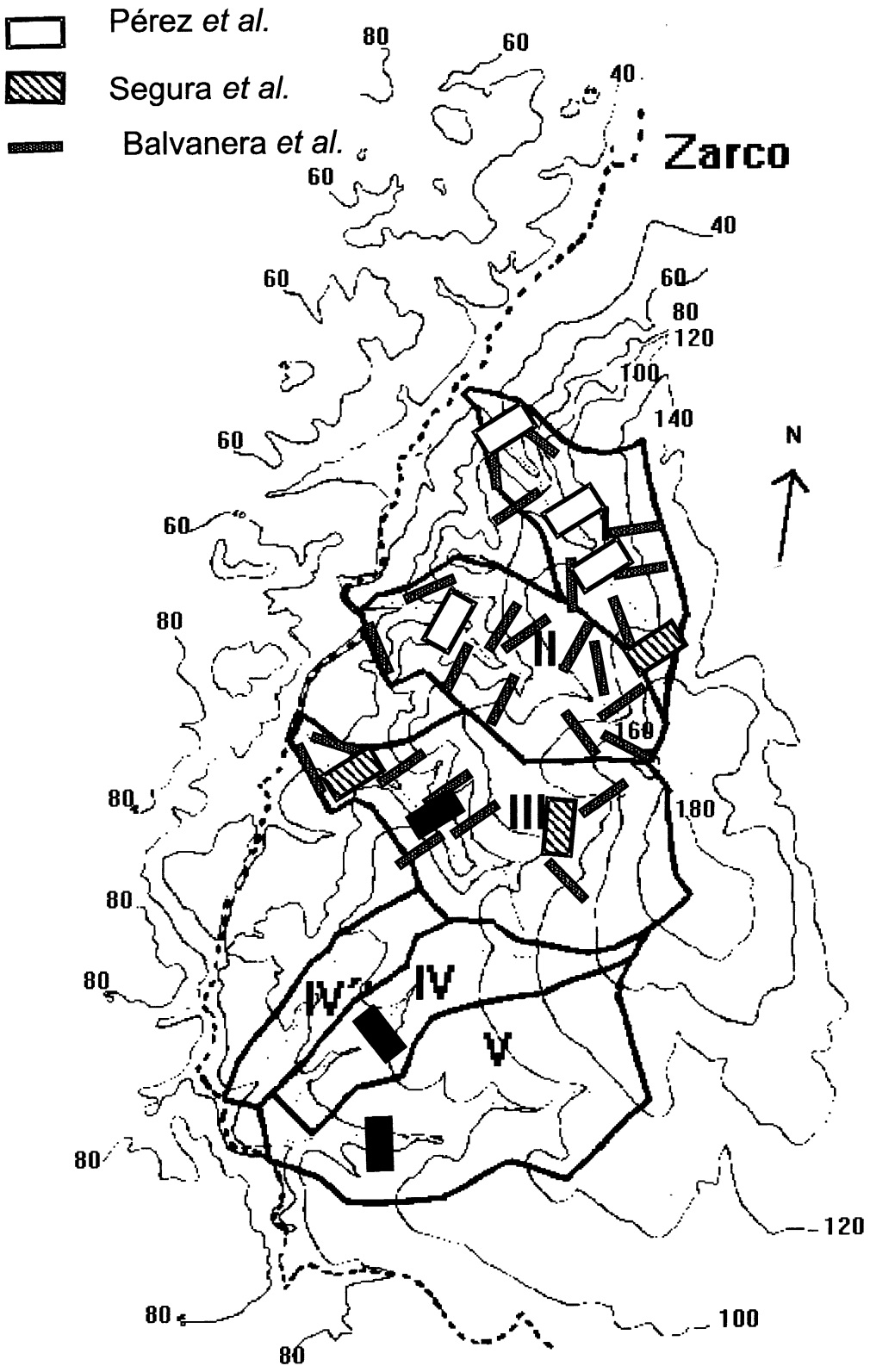


Figura 7. Diagrama del sistema de las cuencas experimentales de Chamela, que muestra la ubicación de las parcelas de estudio para la vegetación, por los distintos grupos de trabajo involucrados.

secas, ocurre entre la selva baja caducifolia y la selva de arroyo o selva mediana. Esta última, limitada a las terrazas aluviales de los arroyos Zarco, Colorado, Hornitos y Cuastecomates, así como a los piedemontes aledaños a éstos (Fig. 6), donde se concentra la escorrentía y los suelos son profundos (Feozem háplico y Fluvisol eútrico; Cotler *et al.* en este volumen). Lott *et al.* (1987), mediante evaluaciones del componente leñoso en transectos de 0.1 ha, mostraron que estructuralmente ambos tipos de vegetación son diferentes (Cuadro 1). La selva mediana fue más diversa en especies leñosas (105), en relación a la selva baja (92), además de que presentó un mayor porcentaje de lianas y árboles con DAP ≥ 10 cm. El área basal promedio en la selva baja fue menor que en la selva mediana (24 m^2/ha y 52 m^2/ha, respectivamente), ésta diferencia se atribuyó a la mayor abundancia de árboles con DAP ≥ 30 cm. Las únicas especies dominantes comunes entre la selva baja y mediana, fueron *Caesalpinia eriostachys*, *Cordia alliodora* y *Trichilia trifolia*. En la selva baja, las especies más abundantes fueron los árboles y arbustos de *Cordia elaeagnoides*, *Croton pseudoniveus, C. roxanae, Lonchocarpus constrictus, L. lanceolatus,* y *Recchia mexicana,* y la liana *Serjania brachycarpa*. Mientras que las especies exclusivas a la selva mediana fueron los árboles y arbustos de *Astronium graveolens, Capparis verrucosa, Thouinidium decandrum* y *Urera* sp., y las lianas *Adenocalymma inundatum, Clytostoma binaturm, Combretum fruticosum, Forsteronia spicata, Paullinia sessiliflora* y *Podopterus cordifolius*.

Un análisis paisajístico de la comunidad arbórea de la selva baja caducifolia fue efectuado por Durán (datos no publicados) en 23 parcelas de 0.1 ha distribuidas en seis unidades morfoedafológicas (Fig. 6). En este trabajo se encontró que el dosel, además de su alta diversidad y la predominancia de la condición rara para la mayoría de sus especies, es dominado por la familia Leguminosae. Asimismo, se encontró que la riqueza de especies, la diversidad, la densidad de árboles y el área basal son espacialmente heterogéneas (Cuadro 1). No obstante, la estructura dentro y entre las parcelas de las unidades de paisaje analizadas no fue significativamente diferente ($p<0.05$).

De acuerdo a las parcelas analizadas, las familias con mayor número de especies fueron Leguminosae, seguida por Euphorbiaceae, Rubiaceae, Rutaceae, Boraginaceae, Apocynaceae y Burseraceae. Las especies de más amplia distribución, presentes en el 75% de las parcelas, fueron *Bursera arborea, Chloroleucon mangense* var. *leucospermum*, *Guapira macrocarpa*, *Lonchocarpus constrictus* y *Samyda mexicana*. En general, la dominancia en el dosel se ejerció entre pocas especies (aproximadamente 25%), mientras que un 75% (114 especies) se designaron como raras (E. Durán, datos no publicados). La dominancia fue el principal atributo de la comunidad que presentó distinción entre las unidades morfoedafológicas. Las especies dominantes y de más amplia distribución fueron *Caesalpinia eriostachys*, *Cordia alliodora*, *Exostema caribaeum*, *Gliricidia sepium* y *Guapira macrocarpa*, mientras que *Acacia cochliacantha*, *Cordia* spp., *Heliocarpus pallidus*, *Jatropha standleyi*, *Lonchocarpus minor* y *Machaonia acuminata*, fueron dominantes pero restringidas sólo a una unidad.

La relación de las especies dominantes con algunas condiciones ambientales, se estableció mediante un análisis de correspondencia canónica. En éste análisis, la matriz principal se integró con la presencia/ausencia de las especies dominantes de cada parcela y la matriz secundaria incluyó variables ambientales como la altitud, la pendiente, la insolación total anual (modelada a partir de pendiente y exposición con el modelo Joule 2.0 por Ezcurra 1996, Ezcurra *et al.* 1991), la profundidad del suelo, la capacidad de retención de agua y la disponibilidad de nutrientes. Las parcelas se arreglaron en los dos primeros ejes canónicos, con tendencia a mantenerse contiguas cuando provenían de la misma unidad morfoedafológica, o de unidades con la misma litología (Fig. 11a). La suma del porcentaje de la varianza, explicada por los dos ejes fue del 21.4% y destacaron por su correlación con los ejes canónicos algunas variables topográficas y del suelo.

Variaciones en las cuencas experimentales

Los estructura y composición de la vegetación en las cinco cuencas experimentales se resume en el Cuadro 1 (A. Pérez-Jiménez datos no publicados; Fig. 7). Las cuencas II y III presentaron la mayor altura y área basal, hecho que se atribuye a la abundancia de grandes árboles de *Pirhanea mexicana*, cuyo valor de importancia fue dos y tres veces mayor que la especie que le siguió en dominancia. La cuenca II fue la más diversa y sus especies presentaron relativamente menor dominancia. El mayor contraste correspondió a las cuencas I y V, que son las de orientación más diferente

entre sí. Las cuencas II y III presentaron especies exclusivas, no registradas en las demás cuencas, como *Cedrela salvadorensis, Crataeva tapia, Euphorbia tanquahuete, Ficus cotinifolia* y *Rourea glabra*. En la cuenca II, las especies exclusivas fueron *Agonandra racemosa, Coccoloba barbadensis, Cordia elaeagnoides, Diphysa occidentalis, Senna atomaria y Stenocereus chrysocarpus;* mientras que en la cuenca III, fueron *Margaritaria nobilis* y *Opuntia excelsa*. La única especie presente en todas las cuencas, y ubicada entre las diez especies de mayor valor de importancia, fue *Guapira macrocarpa*. Otras especies de amplia distribución fueron *Amphipterygium adstringens, Caesalpinia eriostachys, Comocladia engleriana, Lonchocarpus constrictus, L. eriocarinalis, Piptadenia constricta* y *Tabebuia impetiginosa*.

Por otra parte, los cambios en la estructura y composición de la vegetación a lo largo del gradiente topográfico-altitudinal de las cuencas I y III, fueron analizados por Segura y colaboradores (datos no publicados; Fig. 7). La riqueza de especies se redujo de más de 70 en la parte baja, a poco más de 40 especies en la parte alta. Una tendencia similar se presentó con el índice de diversidad de Shannon (base 10), que disminuyó de más de 3.6 en la parte baja, a menos de 3.3 en la parte alta. El DAP promedio de los árboles también disminuyó gradualmente, de alrededor de 11 en la parte baja, a 8 cm en la cima. Asimismo, el área basal cambió de casi 16 m^2/ha, en la parte baja, a 9 m^2/ha, en la cima. La altura de los árboles fue más variable en la parte baja, pero alcanzó hasta 25 m; mientras que, en la cima el dosel fue más homogéneo y la altura promedio fue de 6.3 m. Las curvas de dominancia-diversidad, sugirieron que las especies no tienden a dominar en la parte baja, como lo hicieron en la parte alta, donde se acentúa la dominancia de relativamente pocas especies. Al comparar los extremos del gradiente, se encontró que casi el 80% de las especies de la parte baja, son exclusivas a esta zona; pero en la cima, la exclusividad no fue mayor a 40%. Al igual que en las cinco cuencas y con excepción de la cima, *Guapira macrocarpa* fue la especie dominante. *Astronium graveolens* y *Thouinidium decandrum* dominaron en la parte baja, y en las partes medias y altas, la dominancia correspondió a *Bursera instabilis* y *Plumeria rubra*, y a *Cochlospermum vitifolium, Gliricidia sepium* y *Helietta lottiae* en la cima.

Otro análisis de la estructura y composición a lo largo y ancho del gradiente altitudinal de las cuencas fue documentado por Balvanera (1999; Cuadro 1), quien además analizó las variaciones en la composición mediante análisis de correspondencia canónica (CCA), con base en datos de presencia/ausencia de las especies registradas en las 26 parcelas de 0.1 ha, junto con sus respectivos datos de altitud, pendiente, insolación (estimada a partir de pendiente y exposición con base en Ezcurra 1996 y Ezcurra *et al.* 1991), y capacidad de retención de agua del suelo (calculada con tablas de referencia en Siebe *et al.* 1996, a partir de datos de campo provenientes de perfiles de suelo). La varianza explicada por los dos primeros ejes del CCA fue del 18% y se consideró comparable al obtenido para analizar la variación en el paisaje (Fig. 11b). Las variables ambientales, todas ellas asociadas a la disponibilidad de agua en el suelo, explicaron los cambios en composición de especies entre sitios. Otros análisis de CCA se efectuaron con la misma base de datos, pero modificando el tamaño de las parcelas. En uno, se emplearon ocho parcelas de 0.3 ha, y el resultado fue un incremento en la varianza explicada por los dos primeros ejes canónicos (36.3%). En otro CCA, se usaron 90 cuadros de 0.01 ha, y el porcentaje de varianza explicada por los dos primeros ejes bajó a 7.5%. En todos los casos, destacaron las variables altitud, pendiente e insolación. Las diferencias espaciales en la composición de especies, además de poder ser atribuidas a las condiciones ambientales, se relacionaron con la distancia entre los sitios. Al respecto, al analizar los cuadros de 0.3 ha y de 0.01 ha, Balvanera (1999) encontró una contribución importante de la distancia entre las parcelas para explicar la similitud en la composición de especies entre sitios; de manera que, los sitios más cercanos tendieron a ser más parecidos que los sitios lejanos. Asimismo, al separar los efectos de la heterogeneidad ambiental y de la distancia, esta última mostró ser una variable que actúa de forma aislada sobre los cambios en la composición de especies. Estos resultados sugieren que, probablemente, los procesos involucrados en el papel preponderante de la distancia sobre la composición de especies son la dispersión de semillas (que es dependiente de la distancia de la fuente de propágulos) y las interacciones bióticas (que contribuyen al espaciamiento o aparchamiento de los individuos de una misma especie).

Considerando la respuesta diferencial de la composición de especies, con respecto a las variables ambientales, Quijas *et al.* (1999) analizaron la preferencia de hábitat de las 30 especies más abundantes en las 26 parcelas reportadas por Balvanera. Los resultados mostraron que la dis-

tribución de las especies fue distinta a lo que predice un modelo de distribución homogénea, con respecto a la pendiente, la insolación, la capacidad de retención de agua del suelo y la forma del relieve. Así, *Caesalpinia eriostachys* se registró como una especie frecuente en piedemontes, aunque no mostró respuesta a la pendiente, la insolación o a la capacidad de retención de agua del suelo. *Comocladia engleriana*, *Cochlospermum vitifolium*, *Gliricidia sepium* y *Plumeria rubra* mostraron una respuesta negativa a la pendiente; es decir, su abundancia fue mayor en las zonas planas y menor en los sitios inclinados. *Piptadenia constricta* y *Bursera instabilis* presentaron un máximo de abundancia en pendientes medias (25°). *Piranhea mexicana* mostró un área basal mínima en sitios con insolación media (12 Mjoules/m^{2}año), pero una mayor área basal en sitios con insolación muy baja o muy alta. La Figura 12 muestra los resultados de un análisis similar, sobre la preferencia de hábitat por parte de las especies, para siete hábitats contrastantes dentro de las cuencas.

Agregaciones monodominantes

La descripción de la estructura y composición de la comunidad arbórea en sitios donde dominan *Piranhea mexicana* y *Cordia elaeagnoides,* complementó la idea de una constante variación dentro de la selva baja de Chamela (Cuadro 1). En la Estación de Biología, *P. mexicana* se localiza únicamente en el macizo de granito de las cuencas experimentales (E. Durán, observación personal), preferentemente en los piedemontes y en laderas de pendiente muy elevada (Quijas *et al.* 1999). Martijena & Bullock (1994) no reportaron diferencias en el número de individuos y el área basal de los parches dominados por *P. mexicana* y la selva adyacente. Sin embargo, mostraron que los parches dominados por esta especie presentaron menor número de familias y de especies, así como índices de diversidad más bajos, y una mayor dominancia de pocas especies, en comparación con la selva adyacente. El valor de importancia de *P. mexicana* fue hasta cuatro veces mayor en las agregaciones, que la importancia estimada para la especie más común en la selva (*Caesalpinia eriostachys*). Dentro de los parches, el 50% de los individuos y el 60% del área basal correspondió a *P. mexicana*, siendo esta tendencia más marcada para los individuos de las categorías diamétricas menores (DAP>10 cm). Un análisis multivariado de componentes principales, basado en la composición de especies de las muestras, separó claramente los parches dominados por *P. mexicana* de los sitios de selva adyacente.

Por su parte, *Cordia elaeagnoides*, una especie con agregaciones irregulares en el paisaje, dominó en algunas localidades y en otras se presentó con muy baja densidad (Groenendael *et al.* 1996). Rosas (2000) analizó la distribución de esta especie dentro de la Estación de Biología y encontró que los parches más densos se ubican en cuatro unidades morfoedafológicas con selva baja (Fig. 6), aunque individuos aislados ocurren en la selva mediana y en una de las cuencas experimentales. Aparentemente, la especie no tiene preferencia por sitios con alguna litología específica, forma del relieve, exposición, pendiente o tipo de suelo. Al comparar la composición y estructura de sitios dominados por *C. elaeagnoides*, con sitios de selva baja sin presencia de la especie, pero dentro de las mismas unidades morfoedafológicas, no se encontraron diferencias en la riqueza de familias, de especies, índices de diversidad y en las curvas de dominancia-diversidad.

A diferencia de *P. mexicana*, *C. elaeagnoides* no fue monodominante, aunque en las agregaciones fue una de las especies más importante (Cuadro 1). En todos los casos, el valor de importancia de *C. elaeagnoides* fue 30% mayor que la especie dominante en otros sitios (*C. eriostachys*), donde no estuvo presente. La densidad de árboles fue mayor en las parcelas dominadas por *C. elaeagnoides*, pero debido a que se trata de troncos relativamente pequeños, el área basal no fue significativamente diferente entre parcelas con y sin la especie. Un análisis de las condiciones ambientales de las parcelas con y sin la especie denotó una correlación significativa ($p \leq 0.05$) de *C. elaeagnoides* con propiedades del suelo como la capacidad de intercambio catiónico y el fósforo total (Rosas 2000, E. Durán datos no publicados).

Dinámica de la comunidad de plantas leñosas de la Estación de Biología Chamela

La comprensión de la dinámica natural de las selvas bajas caducifolias o bosques tropicales secos, en comparación con el conocimiento que se tiene para las selvas altas perennifolias, es en general, muy limitada (Mooney *et al.* 1995). Sin embargo, en Chamela, a diferencia de otros sitios, ya se cuenta con información sobre la regeneración, las tasas de crecimiento y la mortalidad de los árboles.

Cuadro 2. Especies arbóreas registradas en tres estadios de desarrollo (plántulas, juveniles y adultos), y en dos ambientes contrastantes (zona húmeda y seca), en parcelas ubicadas en las cuencas experimentales (ver texto).

ESTADIO	PLANTULAS		JUVENILES		ADULTOS	
ZONA	Especie	Individuos ha^{-1}	Especie	Individuos ha^{-1}	Especie	Individuos ha^{-1}
HUMEDA	*Guapira macrocarpa*	938	*Pitirocarpa constricta*	233	*Guapira macrocarpa*	153
	Colubrina triflora	617	*Piranhea mexicana*	228	*Lonchocarpus spp.*	93
	Morfoespecie 1	617	*Guapira macrocarpa*	228	*Piranhea mexicana*	84
	Lippia mcvaughii	568	*Lonchocarpus spp.*	228	*Plumeria rubra*	81
	Stemadenia grandiflora	296	*Lippia mcvaughii*	217	*Lonchocarpus eriocarialis*	59
			Lonchocarpus eriocarialis	206	*Tabebuia chrysanta*	59
			Caparis verrucosa	172	*Pitirocarpa constricta*	54
			Diphysa occidentalis	161	*Bursera instabilis*	48
			Caparis indica indica	150		
			Croton spp.	150		
			Trichillia trifolia	133		
SECA	*Guapira macrocarpa*	500	*Croton spp.*	456	*Plumeria rubra*	181
	Bauhinia ungulata	278	*Bourreria purpusii*	322	*Guapira macrocarpa*	100
	Croton pseudoniveus	194	*Pitirocarpa constricta*	261	*Piranhea mexicana*	73
	Machaonia acuminata	194	*Lonchocarpus spp.*	239	*Cochlospermun vitifolium*	73
	Lippia mcvaughii	167	*Esenbeckia nesiotica*	200	*Comocladia engleriana*	56
	Stemadenia grandiflora	139	*Exostema caribaeum*	200	*Lonchocarpus spp.*	54
	Zanthoxylum caribeum	139	*Guapira macrocarpa*	194	*Esenbeckia nesiotica*	46
	Croton spp.	111	*Plumeria rubra*	156	*Hellieta lottiae*	43
			Comocladia engleriana	117		
			Diphysa occidentalis	111		

En esta sección, presentamos una síntesis de los resultados obtenidos por los distintos grupos que han trabajado dichos aspectos.

Regeneración

La regeneración del dosel de la selva baja caducifolia de Chamela, y de zonas aledañas a la Estación con vegetación secundaria, ocurre mediante la reproducción vegetativa en forma de rebrotes y la germinación de semillas. La regeneración por rebrotes desarrollados a partir de tocones, troncos o ramas caídas se ha observado en al menos 32 especies arbóreas de la selva baja (E. Durán datos no publicados). Este fenómeno es conspicuo en la cima de las cuencas experimentales en árboles de *Gliricidia sepium* y también se ha observado en otras localidades de la Estación de Biología, en especies que comúnmente presentan múltiples troncos provenientes de una base común como *Apoplanesia paniculata*, *Caesalpinia eriostachys*, *C. coriaria*, *Cordia elaeagnoides* y *Thouinia paucidentata*. Asimismo, de manera experimental, el potencial de propagación vegetativa de éstas y otras especies arbóreas de Chamela, ha sido demostrado por González-Méndez & Vázquez-Yanes (1998).

En acahuales cercanos a la Estación, la regeneración por rebrotes ocurrió entre 20 y 80% de los troncos con PAP > 3.3 cm (perímetro a la altura del pecho) que permanecieron en pie después de la roza-tumba-quema (Cervantes *et al.* 1996). En estos sitios, las especies que comúnmente rebrotaron fueron *Casearia corymbosa*, *Croton pseudoniveus*, *Lonchocarpus constrictus* y *L. parviflorum*. En la misma región, Miller & Kauffman (1998) monitorearon el rebrote en parcelas recién sometidas a roza-tumba-quema y encontraron que este fenómeno fue más frecuente en árboles (86%) que en arbustos (13%), siendo *Bursera arborea*, *Cordia alliodora* y *Piptadenia constricta* las especies arbóreas que más rebrotaron después de la perturbación.

La regeneración por germinación de semillas también es común de observarse en el piso del bosque de la selva baja de Chamela, donde en la época de lluvias es notorio un estrato denso de plántulas cotiledonales y de regeneración avanzada. Aunque el conocimiento que se tiene sobre la germinación de semillas es limitado, se ha probado el potencial de germinación en diferentes especies arbóreas de Chamela y de otras selvas bajas en condiciones controladas de invernadero (Cervantes *et al.* 1996, Huante 1996, Huante *et al.* en este volumen).

La composición del banco de plántulas, presenta variaciones espaciales dentro y entre las diferentes unidades morfoedafológicas de la Estación (E. Durán observación personal), especialmente porque son evidentes parches de plántulas de los géneros *Cordia*, *Caesalpinia*, *Jacquinia*, *Jatropha*,

Cuadro 3. Comparaciones de la composición de especies arbóreas en tres estadios de desarrollo (plántulas, juveniles y adultos), entre ambientes contrastantes (zona húmeda y seca).

Zona	Estadíos comparados	Indice de Sorensen	No. Especies compartidas	Especies totales
Húmeda	Plántula- Juvenil	0.52	32	122
	Juvenil-Adulto	0.65	52	159
	Plántula- Adulto	0.41	26	127
Seca	Plántula- Juvenil	0.58	31	76
	Juvenil-Adulto	0.62	37	82
	Plántula- Adulto	0.45	20	68

Plumeria y *Tabebuia*. Un patrón análogo de variación espacial en la composición del banco de plántulas, ha sido documentado recientemente por Islas & Franco (1998) en las cuencas experimentales de la Estación. En ellas, se describió y comparó la composición del banco de plántulas, juveniles y adultos de las especies arbóreas (Cuadros 2 y 3), mediante el uso de parcelas ubicadas en la parte baja (zona húmeda) y alta (zona seca) de las cuencas experimentales I y II, donde en 405 m^2 se evaluaron las plántulas, en 1800 m^2 los juveniles y en 9000 m^2 los adultos (DAP $\geq$ 5 cm). Los resultados mostraron que al igual que los adultos, la comunidad arbórea en los estadios de plántulas y juveniles es rica en especies; aunque en ambas zonas, la dominancia cambió entre los estadios. En general, la dominancia se concentró en pocas especies, siendo entre cinco y 11 especies las que representaron el 55% de la densidad. Aunque *Guapira macrocarpa* fue la especie más abundante en los tres estadios, entre ellos la composición de especies fue variable (Cuadro 2). *Comocladia engleriana*, *Esenbeckia nesiotica*, *L. eriocarinalys*, *Lonchocarpus* spp., *Piranhea mexicana*, *Pitirocarpa constricta* y *Plumeria rubra,* fueron abundantes sólo entre juveniles y adultos. El índice de similitud entre la comunidad de plántulas y juveniles fue de 0.5 y se incrementó a 0.62 entre juveniles y adultos (Cuadro 3). El mayor contraste se encontró entre plántulas y adultos, donde el valor del índice fue 0.40 y 0.45 para la zona húmeda y seca, respectivamente.

Aunque la regeneración por semillas es dependiente de la lluvia de semillas, la disimilitud entre el banco de plántulas y la composición de árboles del dosel (Cuadro 3), sugiere que la dispersión de las semillas es un factor que también regula las diferencias espaciales en la regeneración. Un análisis de los síndromes de dispersión en las 49 parcelas de 0.1 ha, designó al 10% de las especies arbóreas con tendencia a dispersar sus semillas por gravedad o por mecanismos propios de propulsión (Balvanera *et al.* 1999). Otro 20% de las especies se agrupó en las que presentan estructuras para dispersión por viento, y aproximadamente el 44% presentaron estructuras asociadas a dispersión por animales. El porcentaje restante, no fue certeramente ubicado en estos síndromes de dispersión.

Los resultados de Miller (1999) sugieren que la regeneración a través de semilla es muy sensible a las perturbaciones antropogénicas, porque la densidad de semillas germinadas inmediatamente después de la roza-tumba-quema fue 93% menor, en relación con la densidad de semillas germinadas en sitios cercanos no perturbados. Poco después de la quema, solamente las especies de dicotiledóneas recién germinadas sobrevivieron, mientras que un año después, la germinación de las monocotiledóneas, en su mayoría pastos introducidos, aumentó diez veces. En contraste, la germinación de lianas, arbustos y árboles continuó siendo limitada.

Actualmente, aún se carece de una clara evaluación de la contribución relativa de la regeneración por rebrote y por semillas para la vegetación natural de Chamela, y para los ambientes perturbados, la importancia de ambos mecanismos de regeneración continúa siendo controversial. Por ejemplo, 16 meses después de la quema (acahuales), Miller & Kauffman (1998) reportaron un crecimiento relativo mayor en el área foliar de individuos reclutados por semilla, comparado con el de aquellos provenientes de rebrotes. Sin embargo, Cervantes *et al.* (1996) encontraron que en acahuales con un mínimo de siete años de abando-

Cuadro 4. Características del componente arbóreo muerto en la selva baja caducifolia de la Estación de Biología Chamela. Excepto donde se indica, la información corresponde a la cantidad de troncos muertos, su área basal y la condición en que se encuentran (caídos o en pie); así como sus variaciones espaciales en distintas posiciones del gradiente topográfico-altitudinal de la cuenca experimental I y entre grupos de parcelas distribuidas en seis unidades morfoedafológicas (Sg -superficies de erosión sobre granitos, St -superficies de erosión sobre tobas, Scg -superficies de erosión con cubierta conglomerática sobre granitos, Lbg –laderas rectilíneas bajas sobre granitos, Lig –laderas rectilíneas intermedias sobre granitos y Lag –laderas rectilíneas altas sobre granitos).

LOCALIDAD*	CUENCA EXPERIMENTAL 1				UNIDADES MORFOEDAFOLOGICAS					
	BAJA	MEDIA	ALTA	CRESTA	Sg	St	Scg	Lbg	Lig	Lag
Número de parcelas	1	1	1	1	3	4	3	4	4	3
Troncos (troncos ha^{-1})	350	650	663	1042	1001	620	925	795	856	645
Area basal (m^2 ha^{-1})	3.71	4.13	4.38	5.21	6.71	6.84	11.01	9.24	4.86	5.40
Troncos caidos (%)	53.6	46.2	42.4	28.0	26.5	46.3	20.1	28.4	27.1	33.3
Troncos en pie (%)	46.4	53.8	57.6	72.0	73.5	53.7	79.9	71.6	72.9	66.7
Troncos con rebrotes (%)	16.7	19.2	25.2	29.4	27.9	26.6	28.2	8.8	22.1	33.2
Troncos sin rebrotes (%)	83.3	80.8	74.8	70.6	72.1	73.4	71.8	91.2	77.9	66.8
Troncos vivos (%)	71.7	66.2	64.0	66.6	67.8	69.1	64.8	64.9	65.0	75.3
Troncos muertos (%)	28.3	33.8	33.4	33.4	32.2	30.9	35.2	35.1	35.0	24.7
Area basal de vivos (%)	74.4	66.2	64.5	70.1	63.8	73.3	60.7	65.5	68.2	75.2
Area basal de muertos (%)	25.6	33.8	35.5	29.9	36.2	26.7	39.3	34.5	31.8	24.8

*Ubicación de las parcelas

no dominaron las especies con capacidad de rebrote.

Crecimiento

El crecimiento del componente arbóreo de Chamela ha sido poco analizado. No obstante, se cuenta con algunos estudios a nivel de la comunidad de árboles y en especies particulares. A nivel de la comunidad, el crecimiento diamétrico anual se evaluó con regularidad en el sistema de cuencas experimentales desde 1986. Las tendencias generales, resultantes de este estudio, mostraron que dentro y entre las especies arbóreas el crecimiento no fue homogéneo. El crecimiento de los árboles presentó variaciones espaciales y temporales, con aparente relación con la forma del relieve, la exposición y la estacionalidad climática (Pérez-Jiménez *et al.* 1994a y b). En el capítulo de aspectos funcionales del ecosistema (Maass *et al.* en este volumen), se muestra información adicional sobre este trabajo.

Hasta ahora son relativamente pocos los estudios que han analizado el crecimiento de especies particulares del estrato arbóreo de Chamela. Groenendael *et al.* (1996) analizaron la relación entre el tamaño y la edad de *Cordia elaeagnoides*, en el intervalo de 20 a 80 años. El modelo generado mostró una disminución en la tasa de crecimiento conforme aumenta la edad. Otros estudios de crecimiento se están efectuando en especies como *Jacaratia mexicana* (S. Bullock comunicación personal) y algunas cactáceas columnares arborescentes (M. Franco y colaboradores).

Mortalidad

Los árboles muertos son un componente estructural importante de la selva baja caducifolia de Chamela, debido al alto porcentaje que representa su necromasa (Cuadro 4). La caracterización del componente arbóreo muerto se realizó en la cuenca experimental I, en cuatro parcelas de 0.24 ha distribuidas a lo largo del gradiente topográfico-altitudinal (Fig. 7; Segura y colaboradores, datos no publicados). Las mayores variaciones en la cantidad y el área basal de los troncos muertos (DAP ≥ 5 cm), correspondieron a las condiciones extremas del gradiente (parte baja y cima; Cuadro 4). En la parte baja, la cantidad de troncos fue

menor que en la cima, pero debido a que su DAP fue mayor, el área basal no cambió considerablemente. La cantidad de troncos caídos fue mayor en la parte baja y, en general, los troncos muertos no rebrotaron, por que su base y raíces también murieron.

Por otra parte, Durán, en 1994 (datos no publicados), siguiendo un criterio metodológico similar al anterior, evaluó la necromasa arbórea de la selva baja caducifolia que se encontraba en pie o caída en el piso del bosque, en 21 parcelas de 0.24 ha ubicadas en seis unidades morfoedafológicas dentro de la Estación (Fig. 6). Considerando la densidad y el área basal, los resultados del estudio mostraron que la necromasa en otras localidades de la Estación fue mayor que en la cuenca I. La necromasa arbórea promedio se estimó en 6.3 m^2/ha, y en general, representó poco más del 30% de la abundancia y el área basal, respecto a la biomasa en pie. Posterior a la evaluación de la necromasa, y usando las mismas parcelas y el criterio de DAP mínimo, se caracterizó el patrón temporal de mortalidad del componente arbóreo entre 1995 y 1997, mediante evaluaciones estacionales de la mortalidad de los árboles, a fines de lluvias y secas.

Este monitoreo de la mortalidad coincidió con las tendencias observadas en la cuenca I, ya que en su mayoría, los troncos permanecieron en pie y fueron incapaces de rebrotar. La mayor mortalidad ocurrió a fines de la época de lluvias, y aunque los troncos muertos correspondieron a 80 especies, destacaron las especies dominantes en el dosel, como *Plumeria rubra* y *Caesalpinia eriostachys*. Entre el componente arbóreo muerto y vivo se presentaron algunas correlaciones significativas ($p > 0.05$), por ejemplo, entre el DAP promedio de los troncos muertos y el área basal del componente vivo ($r=0.83$), y entre el DAP y la altura del dosel ($r=0.84$). De igual forma, la densidad de árboles muertos se correlacionó con la densidad de árboles vivos ($r=0.65$), su ramificación ($r=-0.47$) y su área basal promedio ($r=-0.70$), así como con la abundancia de *Croton pseudoniveus* ($r=-0.52$), *Bourreria purpusii* ($r=-0.59$) y *Exostema caribaeum* ($r=0.57$). Por otra parte, y con excepción de la pedregosidad del suelo, fue notoria la débil correlación de los factores ambientales (topografía y suelo) con las variables de la mortalidad de los árboles de la selva baja (E. Durán datos no publicados).

Aunque los estudios mencionados sobre la mortalidad del componente arbóreo no fueron diseñados para determinar factores causales, con base en la información disponible en la literatura

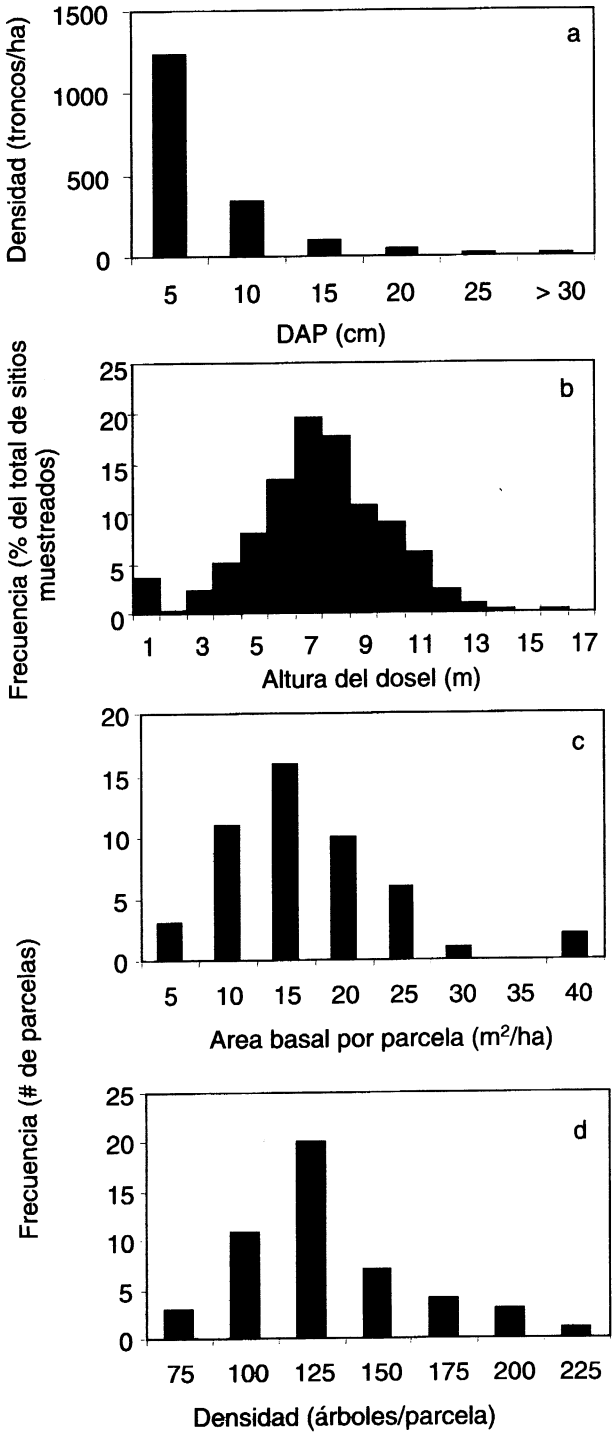


Figura 8. Características estructurales del componente arbóreo de la selva baja caducifolia de 49 parcelas de 0.1 ha ubicadas en la Estación Chamela. Los histogramas muestran las distribuciones de frecuencias de: a) categorías diamétricas, b) categorías de altura del dosel, c) área basal y d) densidad en las parcelas.

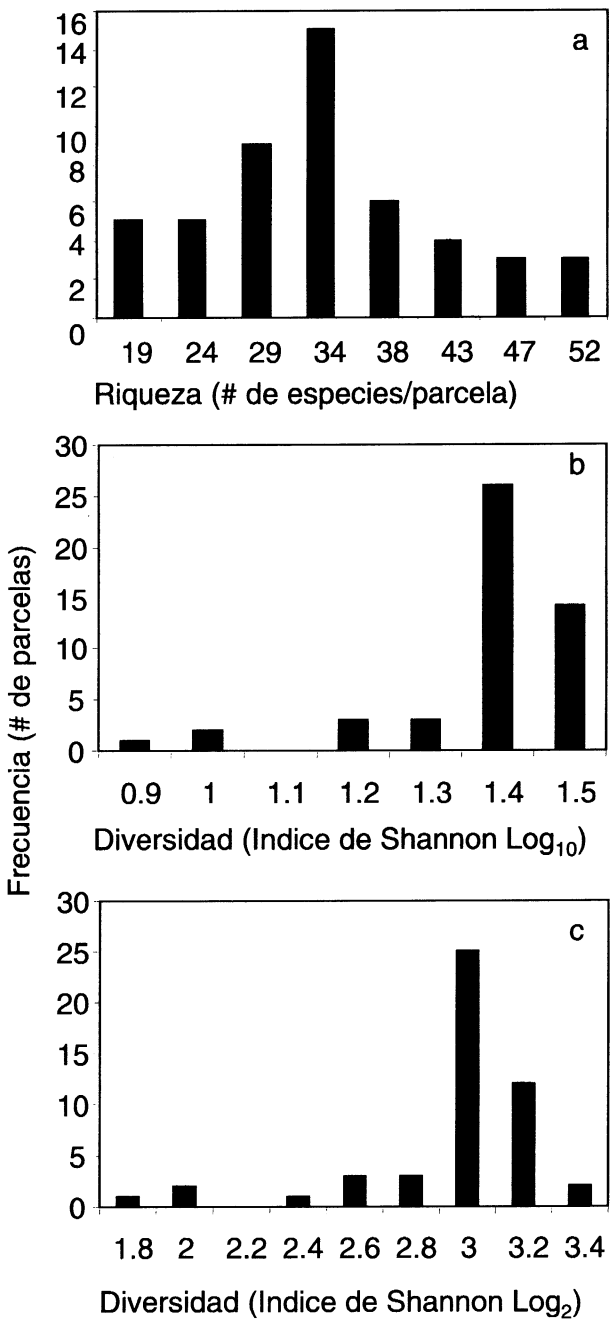


Figura 9. Diversidad de especies en el componente arbóreo de 49 parcelas de 0.1 ha. Las gráficas muestran la distribución de frecuencias de: a) Riqueza de especies, b) Indice de Shannon base 10, c) Indice de Shannon base 2.

(Murphy & Lugo 1986, Bullock 1986, Lott *et al.* 1987, Bullock *et al.* 1995, García-Oliva *et al.* 1995, Allen *et al.* 1998), los comentarios de algunos investigadores que trabajan en la región y con nuestras propias observaciones, sugerimos que diferentes factores de disturbio que ocurren de manera natural, subyacen a los patrones de mortalidad señalados. A reserva de que su efecto sea demostrado, consideramos que la variación inter e intra anual en la disponibilidad de agua (sequías) y el viento asociado a las tormentas ciclónicas son los factores de disturbio exógeno más importantes. La sequía de 1985, por ejemplo, tuvo un efecto notable en la mortalidad de árboles, aunque ésta no fue uniforme espacial o taxonómicamente (S. Bullock comunicación personal). Entre los factores de disturbio "menores" que impactan localmente la supervivencia de los árboles del dosel, podemos mencionar a los terremotos que afectan parches cercanos a cauces donde hay escarpes y cruzan fallas tectónicas y los deslaves asociados a tormentas ciclónicas que afectan laderas con pendientes abruptas (E. Durán observación personal). Otros factores que debilitan a los individuos y/o modifican sus relaciones competitivas son: i) los vientos moderados asociados a tormentas convectivas que causan una poda natural de ramas, ii) los defoliadores, como hormigas y estadios larvales de insectos, y iii) el trozado de brinzales y ramas secundarias de los árboles por coleópteros de la familia Cerambycidae (Lott *et al.* 1987, Dirzo & Domínguez 1995, Filip *et al.* 1995).

Otros disturbios, importantes a nivel regional, son los de carácter antrópico, tales como la tala, el fuego y la conversión a pastizales, que han contribuido seriamente a transformar la selva baja caducifolia en los alrededores de la Estación de Chamela (Maass 1995).

Discusión general

En este capítulo hemos documentado las principales características de la vegetación de la región de Chamela, enfatizando la selva baja caducifolia. Esta información pone en contexto los atributos estructurales y de composición, para facilitar su comparación con otras regiones de vegetación análoga.

Tipos de vegetación

Los diferentes tipos de vegetación presentes en la región de Chamela, contribuyen a la gran diversidad florística que la caracteriza. El mosaico de tipos de vegetación, desde la costa hasta la zona de sierra, se asocia a distintas características litológicas, topográficas y climáticas (INEGI 1981). La zona costera es florísticamente más diversa y sus distintos tipos de vegetación (acuática, riparia,

litoral y manglares) se distribuyen en microhábitats específicos (Ceballos *et al.* 1993). Debido a que la playa no forma un continuo en la costa (Cotler *et al.* en este volumen), en algunos sitios la selva baja se desarrolla desde los cerros contiguos al mar hasta la zona de lomeríos y la sierra, a casi 1,600 ms.n.m. A partir de esta altitud, ya en la zona de sierra, se presenta la transición de selva baja a bosque mesófilo de montaña y a bosque templado en las sierras de Manantlán y Cacoma (INEGI 1981, Rzedowski 1986, Vázquez & Givnish 1998).

El mosaico de vegetación mostrado para la zona de la RBCC, en cercanía a la costa y la zona de lomeríos, es un modelo que con sus variantes locales propias, se repite en distintas regiones de la vertiente del Pacífico mexicano y Centroamérica (INEGI 1981, Rzedowski 1986, Hartshorn & Hammel 1994). Aparentemente el clima, la geomorfología, el suelo y un gradiente en la disponibilidad de agua pueden ser importantes determinantes de dicho mosaico. Estos factores también han sido señalados al analizar el mosaico de tipos de vegetación en otros sitios de México, tanto a escalas locales como regionales (Rzedowski 1986, Trejo 1998, Pérez-García *et al.* 1998), así como para explicar diferencias en la vegetación de regiones de Centroamérica (Hartshorn & Hammel 1994, Murphy & Lugo 1995), de Perú (Gentry & Ortiz 1993), de Brasil (Sampaio 1995), de Bolivia (Killeen *et al.* 1998), de la India (Coughenour & Ellis 1993, Parthasarathy & Karthikeyan 1997), de Tailandia (Rundel & Boonpragob 1995) y de Senegal (De Wolf 1998).

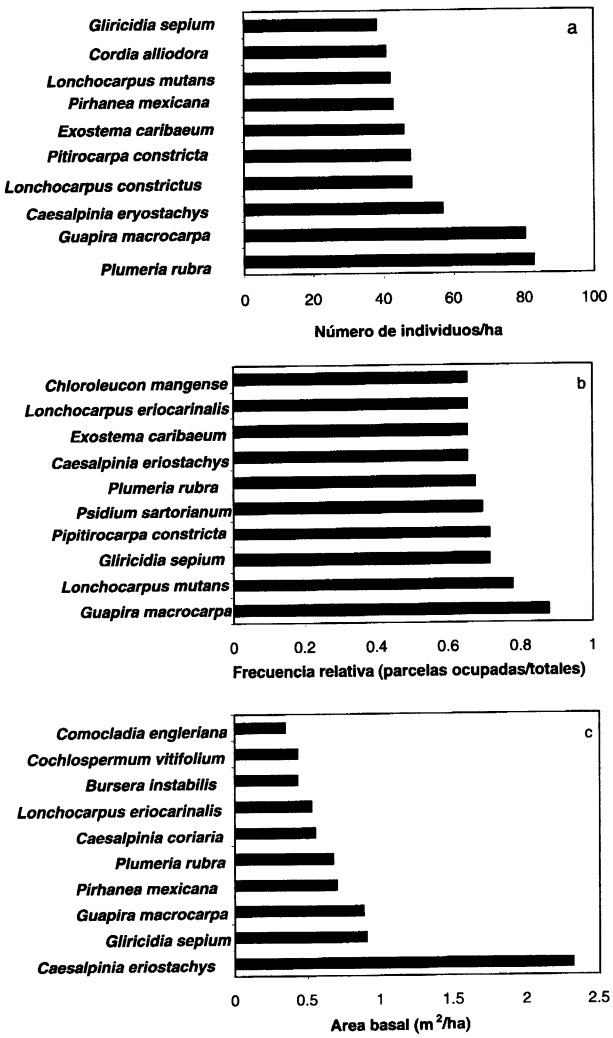


Figura 10. Especies dominantes en la selva baja caducifolia de 49 parcelas de 0.1 ha. Las diez especies seleccionadas corresponden a las que presentaron mayor abundancia (a), frecuencia relativa (b) y área basal (c).

Florística

La diversidad de formas de vida presentes en la flora de Chamela es comparable a la de otras selvas secas (Gentry 1995, Trejo 1998, Killeen *et al.* 1998), pero aunque la proporción de epífitas, lianas y parásitas fue similar a la encontrada en Capeira, Ecuador y Santa Rosa, Costa Rica (Gentry 1995), contrasta con éstos sitios en cuanto a la diversidad de árboles.

En Chamela, Leguminosae fue la familia más representativa en cuanto a número de especies, lo cual coincide con lo reportado para distintas selvas bajas de México (Arriaga & León 1989, Gallardo 1996, Pérez-García *et al.* 1998, Trejo 1998, Vázquez & Givnish 1998), de otros países del Neotrópico (Gentry 1995, Killeen *et al.* 1998) y de Senegal en Africa (De Wolf 1998). La familia que siguió en importancia, en cuanto a número de especies arbóreas y arbustivas, fue Euphorbiaceae. Esta familia también destacó entre las selvas bajas de México, pero no se cuenta entre las cinco familias con mayor número de especies en otros bosques secos del Neotrópico, con excepción de un reporte en Jamaica (Gentry 1995) y otro en "Las Trancas", Bolivia (Killeen *et al.* 1998). De manera similar, la familia Burseraceae, que está bien representada en Chamela y en otras selvas bajas de México (Rzedowski 1986, Arriaga & León 1989, Trejo 1998, Vázquez & Givnish 1998), no destacó en otros ecosistemas neotropicales del mismo tipo (Gentry 1995).

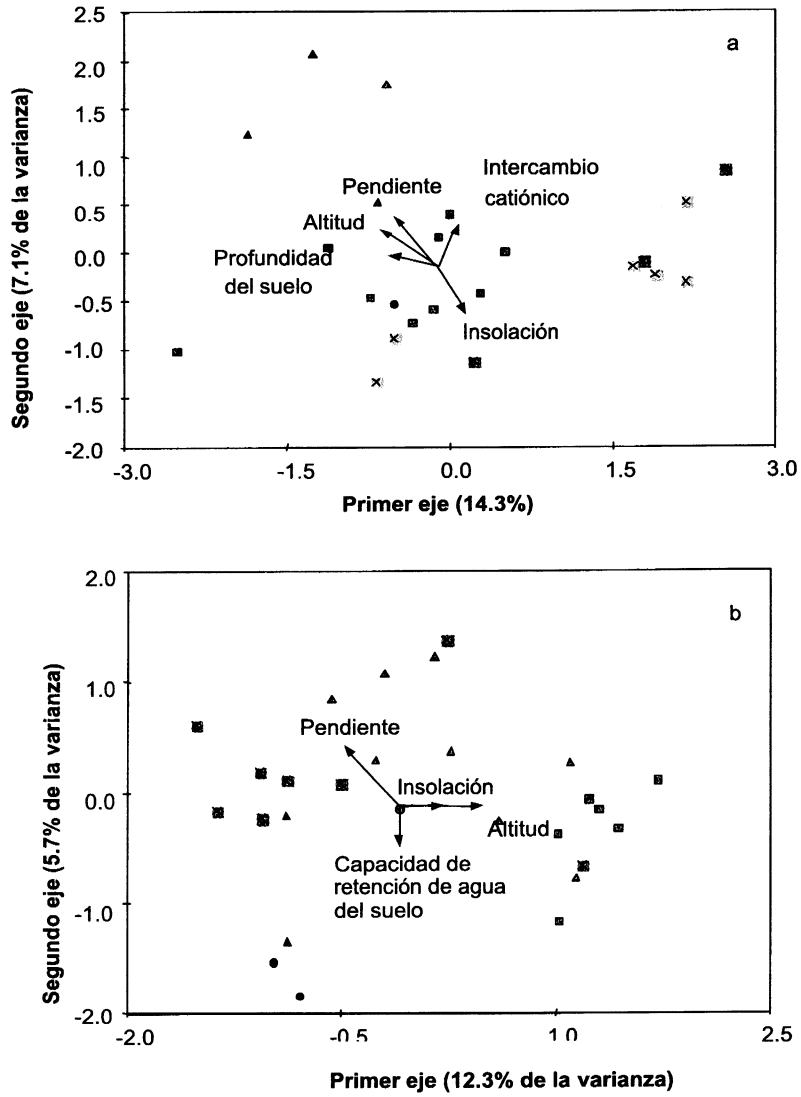


Figura 11. Análisis de correspondencia canónica basado en datos de presencia/ausencia de las especies y de distintas variables ambientales para: a) 23 parcelas de 0.1 ha distribuidas en seis unidades morfoedafológicas y b) 26 parcelas ubicadas en las cuencas experimentales. En cada caso, los señalamientos (figuras) en las gráficas de ordenación correspondieron a parcelas de unidades morfoedafológicas similares o a diferencias topográficas, respectivamente, mientras que las flechas indican las variables ambientales mejor correlacionadas con los ejes, así como la magnitud y el sentido de dicha relación.

En Chamela, el número de especies de helechos y de familias afines con la forma de vida herbácea, es relativamente reducido, lo cual es comparable con la selva baja del Río Chuchujaqui, en el Norte de México (Van Devender en prensa). En las lianas, la familia Bignoniaceae presentó el mayor número de especies (Lott *et al.* 1987) y este patrón fue similar al de otros sitios de México (Trejo 1998), y del Neotrópico (Gentry 1995). En cuanto a las epífitas, una gran proporción de las especies perteneció a la familia Bromeliaceae y fue notable la ausencia de helechos epífitos, en relación a sitios más húmedos de la Sierra de Manantlán, en Jalisco (Vázquez *et al.* 1995). La escasa representación de la familia Bignoniaceae en los árboles, arbustos y trepadoras; así como la limitada profusión de especies de la familia Cactaceae, sugieren que Chamela es una región con relativamente poca aridez, en relación a otras selvas bajas (Trejo 1998). Los géneros con mayor número de especies en Chamela, también estuvieron bien representados en otras selvas bajas del país, pero detalles adicionales sobre la florística se muestran en el capítulo de "Biodiversidad y fitogeografía" (Lott & Atkinson en este volumen).

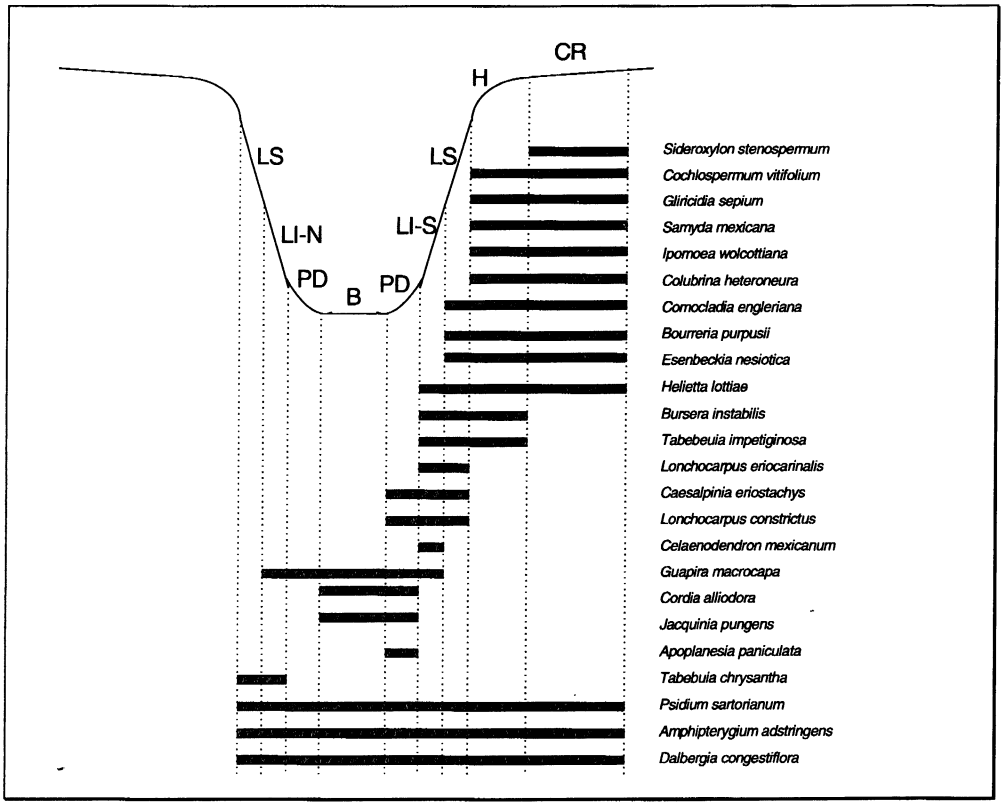


Figura 12. Preferencias de hábitat de algunas especies en las cuencas I, II y III. Se señala la ubicación en siete ambientes contrastantes de las cuencas. Las claves para cada ambiente son: CR) crestas casi planas, con insolación media, H) laderas superiores convexas y escarpadas, entre la cresta y las laderas altas, LS) laderas altas moderadamente inclinadas y expuestas al sur, LI-S) laderas bajas ,moderada a ligeramente inclinadas, con exposición sur y máxima insolación, LI-N) laderas bajas fuertemente inclinadas, con exposición norte y mínima insolación, PD) piesdemonte en la base de laderas con relieve cóncavo y B) piesdemonte ligeramente inclinados.

Estructura y composición

La estructura y composición de la selva baja caducifolia de la Estación de Chamela descrita por los distintos grupos de estudio (Cuadro1), mostró que este tipo de vegetación es espacialmente heterogéneo. La variación puede atribuirse, no solamente a diferencias metodológicas, sino también a su propia naturaleza heterogénea, lo cual es una característica común con otros ecosistemas del mismo tipo (Coughenor & Ellis 1993, Killeen *et al.* 1998, Pérez-García *et al.* 1998).

Estructuralmente, la selva baja presentó diferencias entre localidades, pero al comparar los datos generales obtenidos para Chamela con los de otras selvas secas (Fig. 13), se encontraron algunas coincidencias. Por ejemplo, la altura del dosel de Chamela (1-16 m) fue comparable con localidades de la caatinga en Brasil (Sampaio 1995) y con una selva seca de Nicaragua (Sabogal 1992). Sin embargo, la selva baja de Chamela destaca entre las más diversas de México y de otras regiones del Neotrópico (Dirzo 1992, Gentry 1995). La variación en la diversidad de especies tendió a aumentar al comparar tres escalas geográficas: Chamela, México (Trejo 1998) y el Neotrópico (Gentry 1995). La variación en los valores de riqueza de especies para distintas parcelas de Chamela (C.V. = 25.0), fue menor que la observada para 20 localidades de México (C.V. = 31.9), y a su vez, ésta fue menor que la observada para distintas localidades del Neotrópico (C.V. = 41.2, donde no se incluyen los datos de Chamela). En cuanto a la densidad de plantas, Chamela es una de las selvas bajas más densas de México, pero no de otros países del Neotrópico. La variación en los valores de densidad de especies entre distintos parcelas en Chamela (C.V. = 24.4), fue comparable a la estimación efectuada para otras localidades de México (C.V. = 22.1; Trejo 1998), pero fue menor a otras regiones neotropicales (C.V. = 52.2; Gentry 1995). En cuanto al área basal, Chamela se encuentra

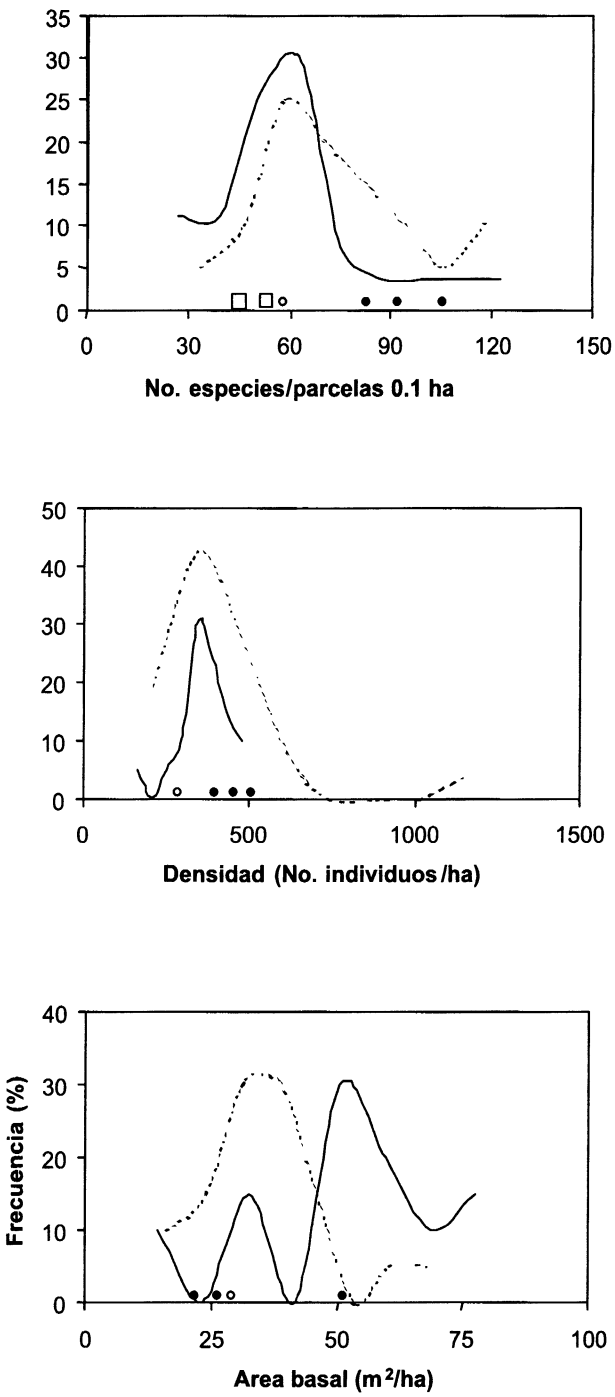


Figura 13. Comparación de los valores de riqueza de especies, la densidad y el área basal de las plantas leñosas en parcelas de 0.1 ha para: la selva baja caducifolia de Chamela (●), la selva baja de Manantlán, en Jalisco México (○; Vázquez & Givnish 1998), las selvas bajas de distintas localidades de México (—; Trejo 1998), las selvas bajas de distintas localidades del Neotrópico (— representa la distribución de frecuencias relativas para los datos compilados por Gentry 1995), y Beza Mahafaly, Madagascar (□; Sussman & Rakotozafy 1994). En todos los casos, los valores fueron obtenidos a partir de cuadros de 0.1 ha (10 transectos de 2 X 50 m) y, excepto en Chamela, se censaron todos los individuos con DAP ≥ 2.5 cm.

entre las selvas bajas de menor área basal en México, pero no de otras selvas bajas del Neotrópico. La variación en área basal fue comparable entre las tres escalas geográficas consideradas (C.V. = 41.6, C.V. = 35.1, C.V. = 37.5, respectivamente). En síntesis, la selva baja de Chamela es particularmente diversa, y aunque presenta un mayor número de individuos, su área basal es relativamente baja.

La variación en la riqueza de especies entre regiones, se ha relacionado a diferencias en la precipitación total anual (Gentry 1995), la altitud (Trejo 1998), el número de meses húmedos, la oscilación térmica, la evaporación total anual (Trejo 1998) y la disponibilidad de nutrientes (Huston 1980). Sin embargo, las variaciones dentro de una misma región han sido vinculadas a factores del suelo y condiciones microclimáticas. En Chamela, las variaciones en la riqueza de especies, en la estructura y en la composición de especies entre localidades se relacionaron con variables que influyen en la disponibilidad de agua en el suelo (insolación total anual, altitud y pendiente), con la disponibilidad de nutrientes (bases intercambiables, nitrógeno total) y con la profundidad del suelo. Esto es compatible con lo señalado en otros estudios de selva baja, efectuados dentro de una misma región, donde los cambios en composición de especies se han asociado con la disponibilidad de agua en el suelo (Sussman & Rakotozafy 1994), con la capacidad de retención de agua en el suelo (Jha & Singh 1990, Coughenor & Ellis 1993, Killeen *et al.* 1999), con la temperatura del suelo (Arriaga *et al.* 1993), con el contenido de nutrientes (Jha & Sing 1990, Killeen *et al.* 1999), con la posición topográfica y con diferencia locales en la precipitación (De Wolf 1998).

No obstante los cambios en composición de especies encontrados en Chamela, la variación no se puede atribuir exclusivamente a las diferencias ambientales entre sitios, ya que los análisis de correspondencia canónica mostraron que las variables ambientales tienen sólo una contribución parcial para explicar las diferencias en composición de especies (Fig. 11). Otros factores, como las interacciones bióticas y sus efectos denso-dependientes en la dispersión, la sobrevivencia y la mortalidad (Janzen 1970, Connell 1971, Augspurger 1984, Clark & Clark 1984, Condit *et al.* 1992, Phillips *et al.* 1994, Dirzo & Domínguez 1995), podrían estar jugando un papel fundamental en la organización espacial de las especies. Un ejemplo de ello fue documentado por Hubbell (1979), al mostrar la relación de la distribución en parches

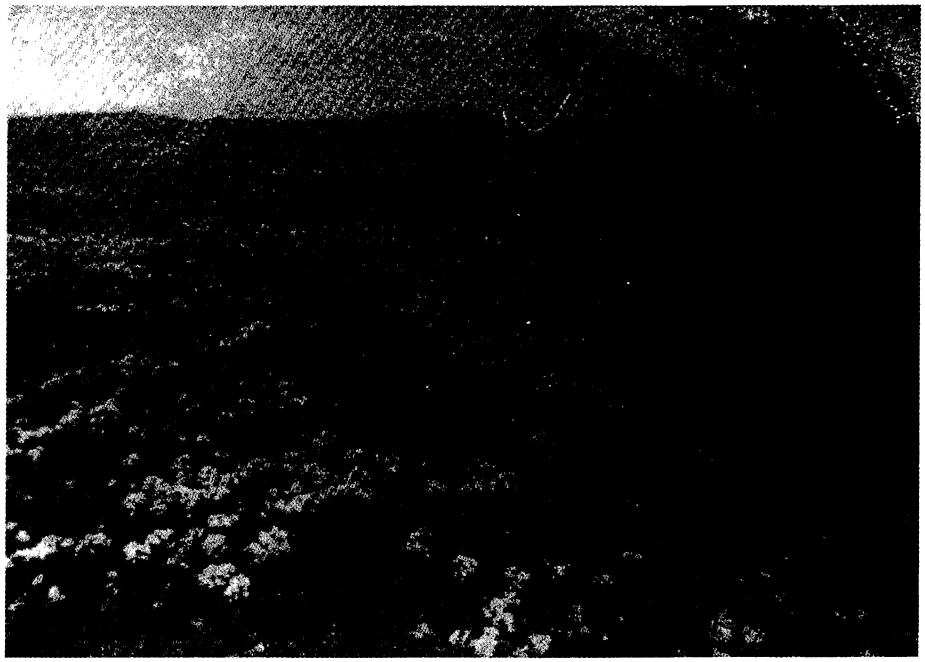


Foto 4. Distribución a nivel del paisaje de *Cordia elaeagnoides*, la copa de los árboles individuales es notoria por su floración masiva, que le da un color blanco, entre septiembre y noviembre, lo que permitiría distinguir la ubicación de las agregaciones y su densidad.

de algunas especies de plantas de selva baja con las interacciones bióticas.

En este sentido, y a diferencia de lo que se conoce para las selvas altas perennifolias, la información que se tiene para Chamela limita el poder establecer la magnitud y la tendencia con que las interacciones bióticas contribuyen a la variación espacial en la composición de la comunidad de la selva baja caducifolia. Sin embargo, Balvanera (1999) sugiere que la importancia de la distancia entre parcelas para explicar los cambios en la composición de especies en las cuencas experimentales, es una evidencia indirecta del papel de las interacciones bióticas, específicamente de la dispersión. Aunque por otra parte, un análisis detallado de la sobrevivencia del arbusto *Erythroxylum havanense* en Chamela (Gryj & Domínguez 1996), no mostró efectos dependientes de la distancia o la densidad.

Dinámica

La información sobre la regeneración, el crecimiento y la mortalidad de los árboles de la selva baja caducifolia de Chamela, constituye un buen marco de referencia para aproximarse a una discusión sobre su dinámica natural. Sin embargo, es evidente que el conocimiento de dichos aspectos en los bosques tropicales secos del mundo continúa siendo insuficiente (Mooney *et al.* 1995, Gerhardt & Hytteborn 1992), para plantear un esquema de los procesos de regeneración, del recambio de individuos del dosel y de la dinámica, comparable a la teoría de claros de los bosques tropicales húmedos (Hubbell & Foster 1986, Leight 1990, Condit *et al.* 1992, Martínez-Ramos & Segura 1994, Phillips & Gentry 1994, Richards 1996). Sin embargo, nosotros sugerimos que la dinámica natural de Chamela responde a un modelo relativamente distinto, debido a las diferencias estructurales y fenológicas de la selva baja y a las condiciones ambientales típicas de este ecosistema.

Debido a que el rebrote ha sido el mecanismo clave para la recuperación de algunas selvas bajas de México, de Centro y Sudamérica, de Africa y de Asia después de perturbaciones por fuego, huracanes o condiciones monzónicas (Ewel 1977, Murphy & Lugo 1986, López-Portillo *et al.* 1990, Whigham *et al.* 1991, Harmon *et al.* 1995, Bullock *et al.* 1995, Wolseley & Aguirre-Hudson 1997), este mecanismo se enfatiza en la literatura como el más importante para la regeneración natural de estos ecosistemas (Ewel 1977, Murphy & Lugo 1986, Gerhardt & Hytteborn 1992, Sampaio 1995). Sin embargo, en la selva baja de Chamela, la regene-

ración se efectúa mediante rebrotes y germinación de semillas.

El rebrote es un fenómeno evidente en Chamela, pero no es una generalidad entre las especies de la selva baja, aunque destaca porque ocurre en algunas especies dominantes como *Gliricidia sepium, Caesalpinia eriostachys* y *C. coriaria,* mientras que en parcelas agrícolas, el rebrote permite regenerar árboles trozados y quemados. Aunque el rebrote no cambia la composición de genets en la comunidad, sus implicaciones ecológicas son diversas tanto en condiciones naturales, como en sitios perturbados. Esto, debido a que los árboles cuya biomasa aérea muere, pero que mantienen viva la base y las raíces, potencialmente pueden hacer uso inmediato del espacio aéreo, al tiempo que tienen ventaja sobre la regeneración por semillas para alcanzar el dosel sin pasar por estadios críticos de supervivencia, como el de semillas y de plántulas (Harper 1977, Martínez-Ramos 1992), aprovechando de manera inmediata el microambiente generado y los recursos del suelo donde ocurrió el aporte de necromasa.

A pesar de las ventajas del rebrote, la regeneración por semillas parece ser el mecanismo predominante en Chamela, ya que numerosas especies presentan mecanismos de dispersión, potencial de persistencia en el suelo y potencial de germinación. Aunado a ello, la condición de la necromasa indica que el rebrote no es posible en 70% de los árboles muertos de Chamela (genets muertos), especialmente en algunas especies dominantes como *Plumeria rubra* y *Exostema caribaeum*. La regeneración por semillas también es un mecanismo característico de otros ecosistemas similares (Lieberman & Li 1992); aunque en general, este fenómeno ha sido poco estudiado en los bosques tropicales secos.

Por otra parte, y a diferencia de los bosques tropicales húmedos (Brokaw 1982, Hubbell & Foster 1986, Richards 1996), en Chamela los troncos mueren en pie y no forman claros en el dosel. El espacio que dejan los troncos muertos se ocupa por copas de troncos del mismo árbol (si está ramificado desde la base) o por árboles adyacentes. Al mismo tiempo, el espacio debajo y sobre el suelo se va liberando paulatinamente, lo que podría favorecer la regeneración de las plántulas y juveniles que toleran estas condiciones. En Chamela, Allen *et al.* (1998) registraron una mayor densidad de plántulas bajo las copas de los árboles, en comparación con sitios de claros. También reportan que el banco de plántulas no se limitó a sitios abiertos o doseles semicerrados y que la composición y estructura, entre claros y bosque continuo, no contrastó significativamente. Sin embargo, por observaciones directas y de manera experimental, se sabe que las plántulas y juveniles de algunas especies como *Heliocarpus pallidus, Plumeria rubra* e *Ipomoea wolcottiana*, tienen preferencia por sitios abiertos y responden significativamente a la disponibilidad de luz (Rincón & Huante 1993, Huante & Rincón 1998). No obstante, se ha señalado que la disponibilidad de luz no es igualmente importante en la selva baja, como lo es en los bosques tropicales húmedos (Swaine *et al.* 1990, Martínez-Ramos 1992), ya que en su mayoría, las plántulas toleran la sombra. Por el contrario, se sugiere que la disponibilidad de humedad en el suelo es más importante para el establecimiento de plántulas en este tipo de ecosistemas (Lieberman & Li 1992, Gerhardt & Hytteborn 1992).

Las características del componente arbóreo muerto inicial y los registros estacionales de mortalidad, sugieren que la necromasa se incorpora de manera continua en el ecosistema, y que, a diferencia de la hojarasca (Martínez-Yrizar *et al.* 1992), su contribución es mayor a fines de la época de lluvias. Esto podría corresponder a un efecto de la poda severa del follaje ocasionada por los vientos asociados a las tormentas ciclónicas de la época de lluvias, que sumado a un efecto retardado del estrés hídrico debido a las sequías intra e interanuales anteriores, propicie mayor mortalidad que durante la estación seca. Sin embargo, es difícil designar las causas directas de muerte de un árbol (Franklin *et al.* 1986, Hagan & Grove 1999), sobre todo cuando ésta ocurre paulatinamente; la necromasa se mantiene en pie y es poco evidente porque los árboles son caducifolios (Eamus 1999). Esperamos que los estudios sobre el crecimiento de distintas especies, sean la clave para entender el proceso de declinación y muerte de los árboles, al mostrar como responden éstos, en cuanto a la acumulación de biomasa troncal, poco antes de morir.

Por otra parte, aunque la información no sugiere que en Chamela ocurre mortalidad masiva de los árboles del dosel, es probable que este fenómeno se presente, ya que en la región inciden disturbios catastróficos como sequías extremas y fluctuaciones climáticas asociadas al fenómeno del "Niño" (Bullock 1986, Harmon *et al.* 1995, García-Oliva *et al.* 1995), lo que potencialmente podría generar pulsos de mortalidad y reclutamiento, así como importantes variaciones en el crecimiento de las plantas, como ocurre en otros sitios (Leighton & Wirawan 1986, Condit *et al.* 1995). Por ello, el

estudio en parcelas permanentes puede permitir obtener información de largo plazo sobre la dinámica natural de la selva.

La información aquí presentada, muestra un panorama general de la vegetación de la región de Chamela y enfatiza sobre la estructura, la composición y la dinámica de la selva baja caducifolia. Este tipo de vegetación destaca por su extensión, su elevada diversidad, su heterogeneidad y su peculiar dinámica en la comunidad arbórea. Consideramos que un adecuado manejo y conservación de la vegetación de Chamela, permitirá continuar generando conocimientos básicos sobre las múltiples incógnitas que se tienen acerca de los patrones y procesos que ocurren en el ecosistema, con lo que se podrá hacer un mejor uso de los recursos que provee y restaurar zonas perturbadas, tanto de Chamela como de otras regiones afines.

Agradecimientos

La mayor parte de los resultados aquí presentados correponden a datos no publicados de las tesis doctorales de E. Durán y P. Balvanera, dirigidas ambas por G. Segura y la tesis de maestría de A. Islas, dirigida por M. Franco. E. Durán y P. Balvanera contaron con una beca de posgrado de CONACyT. Los distintos proyectos estuvieron financiados por la Fundación EU-México para el avance de la ciencia, el Programa Universitario para el Medio Ambiente (PUMA) UNAM, el PADEP-UNAM, el programa MAB-UNESCO y por el Fondo Mexicano para la Conservación de la Naturaleza.

Agradecemos las facilidades brindadas por la Estación de Biología Chamela, y a todo su personal. El trabajo de campo fue apoyado por numerosos estudiantes, en particular queremos agradecer la indispensable ayuda de Miguel Rivas, Jorge Bustamante, Jenny Suárez, Dolores Rosas, Efrain Aguirre y Sandra Quijas. También agradecemos a los Drs. Jorge Meave, Stephen Bullock y Miguel Martínez-Ramos, así como al Biol. Eduardo Pérez-García por la revisión y valiosas sugerencias al manuscrito.

Literatura citada

Allen, E. B., E. Rincón, M. F. Allen, A. Pérez-Jiménez & P. Huante. 1998. Disturbance and seasonal dynamics of micorrhizae in a tropical deciduous forest in Mexico. *Biotropica* 30:261-274.

Arriaga, L. & J. L. León. 1989. The Mexican tropical deciduous forest of Baja California Sur: A Floristic and structural approach. *Vegetatio* 84:45-52.

Arriaga, L., Y. Maya, S. Díaz & J. Cancino. 1993. Association between cacti and nurse perennials in a heterogeneous tropical dry forest in northwestern Mexico. *Journal of Vegetation Science* 4:349-356.

Augspurger, C. K. 1984. Seedling survival of tropical tree species: interactions of dispersal distance, light-gaps and pathogens. *Ecology* 65:1705-1712.

Balvanera, P. L. 1999. Diversidad beta, heterogeneidad ambiental y relaciones espaciales en una selva baja caducifolia. Tesis de Doctorado. UACP y P-CCH, Universidad Nacional Autónoma de México, México, D. F.

Balvanera, P., E. Lott & E. Durán. 1999. Species turnover in a tropical dry forest: Untangling environmental, spatial and biotic determinants. Memorias del XIV International Botanical Congress. St. Louis Missouri, USA.

Balvanera, P. & G. Segura. 1998. Diversidad beta y heterogeneidad ambiental en la selva seca de Chamela, Jalisco. México. Memorias del VII Congreso Latinoamericano de Botánica y XIV Congreso Mexicano de Botánica, México.

Barajas, J. & L. A. Pérez-Jiménez. 1990. *Manual de identificación de árboles de selva baja mediante cortezas*. Cuadernos del Instituto de Biología 6, Universidad Nacional Autónoma de México, México, D. F.

Beard, J. S. 1955. The classification of tropical American vegetation types. *Ecology* 36:89-100.

Brokaw, N. V. L. 1982. Treefalls: frequency, timing and consequences. p. 101-108. *In*: Leigh, E. G. *et al.* (Eds.). *The ecology of a tropical rain forest: seasonal rhythms and long term changes*. Smithsonian Institution Press, Washington DC. USA.

Bullock, S. H. 1986. Climate of Chamela, Jalisco, and trends in the south coastal region of México. *Archives for Meteorology, Geophysics, and Bioclimatology Series B* 36:297-316.

Bullock, S. H., H. A. Mooney & E. Medina (Eds.). 1995. *Seasonally dry tropical forests*. Cambridge University Press, Great Britain.

Bullock, S. H. & E. Solís-Magallanes. 1987. Phenology of canopy trees of a tropical deciduous forest in Mexico. *Biotropica* 22:22-35.

Ceballos, G., A. García-Aguayo, P. Rodríguez & F. A. Noguera. 1993. *Plan de manejo de la Reserva Ecológica de Chamela-Cuixmala*. Fundación Ecológica Cuixmala A.C., México.

Ceballos, G. & A. Miranda . 1986. *Los mamíferos de Chamela, Jalisco*. Universidad Nacional Autónoma de México, México, D. F.

Cervantes, V., J. Carabias & C. Vázquez-Yanes. 1996. Seed germination of woody legumes from deciduous tropical forests of southern Mexico. *Forest Ecology and Management* 82:171-184.

Clark, D. & D. B. Clark. 1984. Spacing dynamics of a tropical rain forest tree: evaluation of the Janzen-Connell model. *The American Naturalist* 124:769-788.

Condit, R., S. P. Hubbell & R. B. Foster. 1992. Recruitment near conspecific adults and the maintenance of tree and shrub diversity in a neotropical forest. *The American Naturalist* 140:261-286.

Condit, R., S. P. Hubbell & R. B. Foster. 1995. Mortality rates of 205 neotropical tree and shrub species and the impact of a severe drought. *Ecological Monographs* 65:419-439.

Connell, J. H. 1971. On the role of natural enemies in preventing competitive exclusion in some marine animals and in rain forest trees. p. 298-312. *In*: Den Boer, P. J. & G. R. Gradwell (Eds.). *Dynamics of numbers in populations*. Proceedings on the Advanced Study Institute, Wageningen, Netherlands.

Coughenour, M. B. & J. E. Ellis. 1993. Landscape and climatic control of woody vegetation in a dry tropical ecosystem; Turkana District, Kenya. *Journal of Biogeography* 20:383-398.

De Wolf, J. 1998. Species composition and structure of the woody vegetation of the Middle Casamance region (Senegal). *Forest Ecology and Management* 111:249-264.

Dirzo, R. 1992. Diversidad florística y estado de conservación de las selvas tropicales de México. p. 283-290. *En*: Sarukhán, J. & R. Dirzo (Eds.). *México ante los retos de la diversidad*. CONABIO, México, D. F.

Dirzo, R. & C. Domínguez. 1995. Plant-herbivore interactions in Mesoamerican tropical dry forests. p. 304-325. *In*: Bullock, S. H., H. A. Mooney & E. Medina (Eds.). *Seasonally dry tropical forests*. Cambridge University Press, Great Britain.

Eamus, D. 1999. Ecophysiological traits of deciduous and evergreen woody species in the seasonally dry tropics. *TREE* 14:11-16.

Ewell, J. J. 1977. Differences between wet and dry successional tropical ecosystems. *Geo-Eco-Trop. revue internationale d'ecologie et de geographie* tropicales 1:103-117.

Ezcurra, E. 1996. *Joule vers. 2.0*. Centro de Ecología, Universidad Nacional Autónoma de México , México, D.F.

Ezcurra, E., C. Montaña & S. Arizaga. 1991. Architecture, light interception, and distribution of *Larrea* species in the Monte Desert, Argentina. *Ecology* 72:23-34.

Filip, V., R. Dirzo, J. M. Maass & J. Sarukhán. 1995. Within an between year variation in the levels of herbivory on the foliage of trees from a Mexican deciduous forest. *Biotropica* 27:78-86.

Franklin, J., H. H. Shugart & M. E. Harmon. 1986. Tree death as an ecological process. *Bioscience* 37:550-556.

Gallardo, C. 1996. Parque ecológico La Vainilla, Zihuatanejo, Guerrero. *En*: Pérez-Diego, N. & R. M. Fonseca (Eds.). *Estudios florísticos en Guerrero. No. 8*. Facultad de Ciencias Univesidad Nacional Autonoma de México, México, D. F.

García-Oliva, F., J. M. Maass & L. Galicia. 1995. Rainstorm analysis and rainfall of a seasonal tropical region with a strong cyclonic influence on the Pacific Coast of México. *Journal of Applied Meteorology* 34:2491-2498.

Gentry, A. H. 1988. Changes in plant community diversity and floristic composition on environmental and geographical gradients. *Annals of the Missouri Botanical Garden* 75:1-34.

Gentry, A. H. 1995. Diversity and floristic composition of neotropical dry forests. p. 146-194. *In*: Bullock, S. H., H. Mooney & E. Medina (Eds.). *Seasonally dry tropical forests*. Cambridge University Press, Great Britain.

Gentry, A. H. & R. Ortiz. 1993. Patrones de composición florística de la Amazonia Peruana. p. 155-166. *In*: Kalliola *et al*. (Eds). *Amazonia Peruana*. Gummerus, Finland.

Gentry, H. S. 1942. Río Mayo Plants; a study of the flora and vegetation of the valley of the Río Mayo, Sonora. *Carnegie Institution of Washington Publication* 527.

Gerhardt, K. & H. Hytteborn. 1992. Natural dynamics and regeneration methods in tropical dry forests –an introduction. *Journal of Vegetation Science* 3:361-364.

González-Méndez, M. A. & C. Vázquez-Yanes. 1998. Ecofisiología de la propagación vegetativa de especies arbóreas y arbustivas de dos tipos de vegetación contrastantes. Memorias del VII Congreso Latinoamericano de Botánica y XIV Congreso Mexicano de Botánica, México.

Groendael, V. J., S. H. Bullock & A. Pérez-Jiménez. 1996. Aspects of the population biology of the gregarious tree *Cordia elaeagnoides* in a Mexican tropical deciduous forest. *Journal of Tropical Ecology* 12:11-24.

Gryj, E. O. & C. A. Domínguez. 1996. Fruit removal and postdispersal survivorship in the tropical dry forest shrub *Erythroxylum havanense*: ecological and evolutionary implications. *Oecologia* 108:368-374.

Hagan, J. M. & S. L. Grove. 1999. Coarse woody debris. *Journal of Forestry*, January, 6-11.

Harmon, M. E., D. F. Whigham, J. Sexton & I. Olmsted. 1995. Decomposition and mass of woody detritus in the dry tropical forest of the Northeastern Yucatan Peninsula, Mexico. *Biotropica* 27:305-316.

Harper, J. L. 1977. *Population biology of plants*. Academic Prees, London, England.

Hartshorn, G. S. & B. Hammel. 1994. Vegetation types and floristic patterns. p. 79-89. *In*: McDade, L. A., K. S. Bawa, H. A. Hespenheide & G. S. Hartshorn (Eds.). *La Selva. Ecology and natural history of a Neotropical rain forest*. University of Chicago Press, USA.

Holdridge, L. 1967. *Life zone ecology*. Tropical Science Center. San José, Costa Rica.

Huante, P. 1996. Plasticidad, disponibilidad de recursos y crecimiento en plántulas de la selva baja caducifolia de Chamela, Jalisco: Un enfoque experimental. Tesis de Doctorado. Instituto de Ecología, UACPyP-CCH, Universidad Nacional Autónoma de México. México, D. F.

Huante, P. & E. Rincón. 1998. Responses to light changes in tropical deciduous woody seedlings with contrasting growth rates. *Oecologia* 113:53-66.

Hubbell, S. P. 1979. Tree dispersion, abundance, and diversity in a tropical dry forest. *Science* 203:1299-1309.

Hubbell, S. P. & R. B. Foster. 1986. Biology, chance, and history and the structure of tropical rain forest tree communities. p. 314-329. *In*: Daimond & Case (Eds.). *Community ecology*. Harper and Row, New York.

Huston, M. 1980. Soil nutrients and tree species richness in Costa Rican forests. *Journal of Biogeography* 7:147-157.

INEGI. 1981. Cartas temáticas 1:50,000 (topográfica, geológica y edáfica). Instituto Nacional de Estadística, Geografía e Informática. México, D. F.

Islas, L. A. & M. Franco. 1998. Composición de la comunidad de árboles en diferentes estadios del ciclo de vida en dos zonas contrastantes de humedad en Chamela, Jalisco. Memorias del VII Congreso Latinoamericano de Botánica y XIV Congreso Mexicano de Botánica, México.

Janzen, D. H. 1970. Herbivores and the number of tree species in tropical forests. *The American Naturalist* 104:501-528

Janzen, D. H. 1990. Tropical dry forests. The most endangered major ecosystem. p. 130-137. *In*: Wilson, E. O. (Ed.). *Biodiversity*. National Academic Press, Washington, D. C.

Jha, C. S. & J. S. Singh. 1990. Composition and dynamics of dry tropical forests in relation to soil texture. *Journal of Vegetation Science* 1:609-614

Killeen, T. J., A. Jardim, F. Mamani & N. Rojas. 1998. Diversity, composition and structure of a tropical semideciduous forest in the Chiquitania region of Santa Cruz, Bolivia. *Journal of Tropical Ecology* 14:803-827.

Leigh, E. G. 1990. ¿Por qué hay tantos tipos de árboles tropicales?. p. 35-47. *En*: Leigh, E. G., S. A. Rand & D. M. Windsor (Eds.). *Ecología de un bosque tropical*. Smithsonian Tropical Research Institution, Panamá.

Leighton, M. & N. Wirawan. 1986. Catastrophic drought and fire associated with the 1982-1983 El Niño Southern Oscillation event. p. 75-102. *In*: Prance, G. T. (Ed.). *Tropical rain forest and the world atmosphere*. Westview Press, Colorado, USA.

Leopold, A. S. 1950. Vegetation zones of Mexico. *Ecology* 31:507-518.

Lieberman, D. & M. Li. 1992. Seedling recruitment patterns in a tropical dry forest in Ghana. *Journal of Vegetation Science* 3:375-382.

López-Portillo, J., M. R. Reyes, A. González, E. Cabrera & O. Sánchez. 1990. Los incendios de Quintana Roo: ¿Catástrofe ecológica o evento periódico? *Ciencia y Desarrollo* 91:43-57.

Lott, E. J. 1985. *Listados Florísticos de México. IV. 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. *Occasional Papers of the California Academy of Sciences* 148:1-60.

Lott, E., S. H. Bullock & A. Solís-Magallanes. 1987. Floristic diversity and structure of upland and arroyo forests of coastal Jalisco. *Biotropica* 19:228-235.

Maass, J. M. 1995. Conversion of tropical dry forest to pasture and agriculture. p. 399-422. *In*: Bullock, S. H., H. A. Mooney & E. Medina (Eds.). *Seasonally dry tropical forests*. Cambridge University Press.

Martijena, N. E. 1993. Establecimiento y sobrevivencia de plántulas de especies arbóreas en un bosque tropical deciduo de baja diversidad, dominado por una sola especie. Tesis de Doctorado. Centro de Ecología, Universidad Nacional Autónoma de México, México, D. F.

Martijena, N. E. & S. H. Bullock. 1994. Monospecific dominance of a tropical deciduous forest in Mexico. *Journal of Biogeography* 21:63-74.

Martínez-Ramos, M. 1992. Regeneración natural y diversidad de especies arbóreas en selvas húmedas. *Boletín de la Sociedad Botánica de México* 54:179-224.

Martínez-Ramos, M. & G. Segura. 1994. Longterm studies on forest dynamics at Chajul Tropical Field Station. Centro de Ecología (Reporte), Universidad Nacional Autónoma de México. México, D. F.

Martínez-Yrízar, A., J. Sarukhán, A. Pérez-Jiménez, E. Rincón, J. M. Maass, A. Solís-Magallanes & L. Cervantes. 1992. Above-ground phytomass of a tropical deciduous forest on the coast of Jalisco, Mexico. *Journal of Tropical Ecology* 8:87-96.

Medina, E. 1995. Diversity of life forms of higher plants in neotropical dry forests. p. 221-242. *In*: Bullock, S. H., H. A. Mooney & E. Medina (Eds.). *Seasonally dry tropical forests*. Cambridge University Press, Great Britain.

Miller, P. M. 1999. Effects of deforestation on seed banks in a tropical deciduous forest of western Mexico. *Journal of Tropical Ecology* 15:179-188.

Miller, P. M. & J. B. Kauffman. 1998. Seedling and sprout response to slash-and-burn agriculture in a tropical deciduous forest. *Biotropica* 30:538-546.

Miranda, F. & E. Hernández-X. 1963. Los tipos de vegetación de México y su clasificación. *Boletín de la Sociedad Botánica de México* 28:29-179.

Murphy, P. G. & A. E. Lugo. 1986. Ecology of tropical dry forests. *Annual Review of Ecology and Systematics* 17:67-88.

Murphy, P. G. & A. E. Lugo. 1995. Dry forests of Central America and the Caribbean. p. 9-34. *In*: Bullock, S. H., H. A. Mooney & E. Medina (Eds.). *Seasonally dry tropical forests*. Cambridge University Press, Great Britain.

Mooney, H. A., S. H. Bullock & E. Medina. 1995. Introduction. p. 1-8. *In*: Bullock, S. H., H. A. Mooney & E. Medina (Eds.). *Seasonally dry tropical forests*. Cambridge University Press, Great Britain.

Parthasarathy, N. & R. Karthikeyan. 1997. Plant biodiversity inventory and conservation of two tropical dry evergreen forests on the Coromandel coast, south India. *Biodiversity and Conservation* 6:1063-1083.

Pérez-García, E., C. Gallardo & J. Meave. 1998. Floristic differentiation whitin and between xerophytic habitat islands in a seasonally dry forest region. 49th Annual Meeting of the American Institute of Biological Sciences. Maryland, USA. *Biotropica* (Supp.): 30-31.

Pérez-Jiménez, A., L. M. Cervantes & J. A. Solís-Magallanes. 1981. Lista preliminar de las fanerógamas de la región de Chamela, Jalisco. Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México. México, D. F. Documento inédito.

Pérez-Jiménez, L. A., J. M. Maass & J. Sarukhán. 1994a. Forest structure and tree growth of a tropical deciduous forest in west Mexico. Memorias de la Reunión Internacional de la Society for Conservation Biology y la Association for Tropical Biology. Guadalajara, Jalisco, México.

Pérez-Jiménez, L. A., J. M. Maass & J. Sarukhán. 1994b. Tree growth of a Mexican tropical dry forest. Meeting on periodicity in tropical trees. Kuala Lumpur, Malaysia.

Phillips, O. L. & A. H. Gentry. 1994. Increasing turnover through time in tropical forests. *Science* 263:954-958.

Phillips, O. L., P. Hall, A. H. Gentry, S. A. Sawyer & R. Vázquez. 1994. Dynamics and species richness of tropical rain forests. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 91:2805-2809.

Quijas, S., P. Balvanera & G. Segura. 1999. Species distribution. Proceedings. XIV International Botanical Congress. St. Louis, Missouri, USA.

Richards, P. W. 1996. *The tropical rain forest: an ecological study*. Second Edition. Cambridge University Press, Cambridge.

Rincón, E. & P. Huante. 1993. Growth responses of tropical deciduous tree seedlings to contrasting light conditions. *Trees* 7:202-207.

Rosas, B. M. D. 2000. Estructura y distribución de Cordia elaeagnoides en un paisaje de bosque tropical deciduo en Chamela, Jalisco, México. Tesis de Licenciatura. Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México. México, D. F.

Rundel, P. W. & K. Boonpragob. 1995. Dry forest ecosystems of Thailand. p. 93-123. *In*: Bullock, S. H., H. A. Mooney & E. Medina (Eds.). *Seasonally dry tropical forests*. Cambridge University Press, Great Britain.

Rzedowski, J. 1986. *La vegetación de México*. Limusa, México, D. F.

Rzedowski, J. & R. McVaugh. 1966. La vegetación de Nueva Galicia. *Contributions of the University of Michigan Herbarium* 9:1-123.

Sabogal, C. 1992. Regeneration of tropical dry forests in Central America, with examples from Nicaragua. *Journal of Vegetation Science* 3:407-416

Sampaio, E. V. 1995. Overview of the Brazilian caatinga. p. 35-63. *In*: Bullock, S. H., H. A. Mooney & E. Medina (Eds.). *Seasonally dry tropical forests*. Cambridge University Press, Great Britain.

Sarukhán, J. & J. M. Maass. 1990. Bases ecológicas para un manejo sostenido de los ecosistemas: El sistema de cuencas hidrológicas. p. 81-114. *En*: Leff, E. (Ed.). *Medio ambiente y desarrollo en México*. Vol. I. Universidad Nacional Autónoma de México y CICH-Porrúa, México, D. F.

Siebe, C., R. Jahn & K. Stahr. 1996. *Manual para la descripción y evaluación ecológica de suelos en el campo*. Publicación especial 4, Sociedad Mexicana de la Ciencia del Suelo A.C., México.

Sussman, R. W. & A. Rakotozafy. 1994. Plant diversity and structural analysis of a tropical dry forest in Southwestern Madagascar. *Biotropica* 26:241-254.

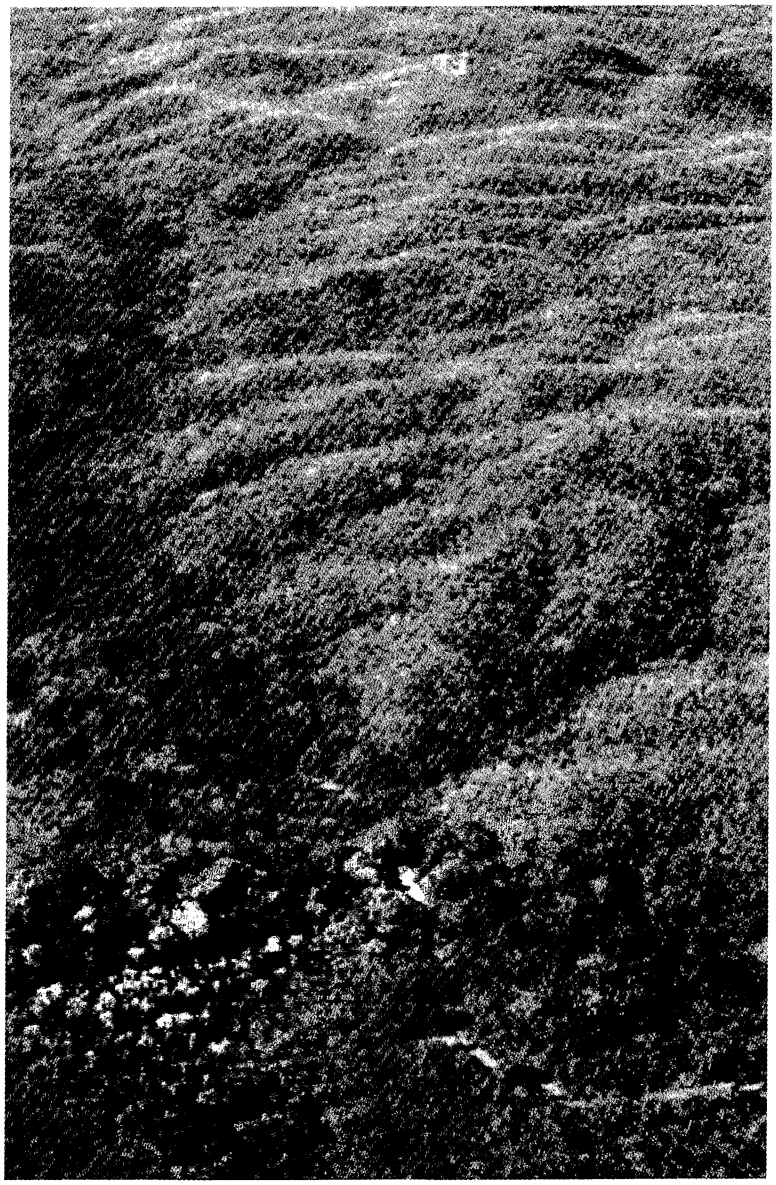
Swaine, M. D., D. Lieberman & J. B. Hall. 1990. Structure and dynamics of a tropical dry forest in Ghana. *Vegetatio* 88:31-51.

Trejo, I. V. 1998. Distribución y diversidad de selvas bajas de Mexico: Relaciones con el clima y el suelo. Tesis de Doctorado. Instituto de Ecología, Universidad Nacional Autónoma de México, México, D. F.

Van Devender, T. R. , A. C. Sanders, R. K. Wilson & S. A. Meyer. In press. Vegetation, flora and seasons of the Río Cuchujaqui, a tropical deciduous forest. *In*: Robichaux, R. H. (Ed.). *The tropical deciduous forest of the Alamos, Sonora, region; ecology and conservation of a threatened ecosystem*. University of Arizona Press, USA.

Vázquez, G. J. A., R. Cuevas, T. S. Cochrane, H. H. Iltis, F. J. Santana & L. Guzmán. 1995. Flora de Manantlán. *Sida. Botanical Miscellany* 13, USA.

Vázquez, G. J. A. & T. J. Givnish. 1998. Altitudinal gradients in tropical forest composition, structure, and diversity in the Sierra de Manantlán. *Journal of Ecology* 86:999-1020.

Whigham, D. F, I. Olmsted, E. Cabera-Cano & M. E. Harmon. 1991. The impact of Hurricane Gilbert on trees, litterfall, and woody debris in a dry tropical forest in the northeastern Yucatan Peninsula. *Biotropica* 23:434-441.

Wolseley, P. A. & B. Aguirre-Hudson. 1997. Fire in tropical dry forests: corticolous lichens as indicators of recent ecological changes in Thailand. *Journal of Biogeography* 24:345-362.