



# UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MEXICO

FACULTAD DE CIENCIAS

Estructura y Distribución de *Cordia elaeagnoides* en un Paisaje de Bosque Tropical Decídulo en Chamela, Jalisco, México.

T E S I S

QUE PARA OBTENER EL TITULO DE

B I O L O G O

P R E S E N T A



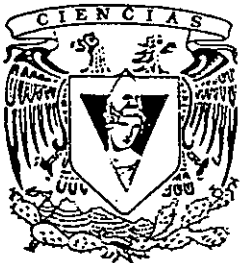
MARIA DOLORES ROSAS BARRERA

DIRECTOR DE TESIS  
DR. GERARDO SEGURA WARNHOLTZ

MEXICO, D. F.

2000

276957





Universidad Nacional  
Autónoma de México

Dirección General de Bibliotecas de la UNAM

**Biblioteca Central**



**UNAM – Dirección General de Bibliotecas**  
**Tesis Digitales**  
**Restricciones de uso**

**DERECHOS RESERVADOS ©**  
**PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL**

Todo el material contenido en esta tesis esta protegido por la Ley Federal del Derecho de Autor (LFDA) de los Estados Unidos Mexicanos (México).

El uso de imágenes, fragmentos de videos, y demás material que sea objeto de protección de los derechos de autor, será exclusivamente para fines educativos e informativos y deberá citar la fuente donde la obtuvo mencionando el autor o autores. Cualquier uso distinto como el lucro, reproducción, edición o modificación, será perseguido y sancionado por el respectivo titular de los Derechos de Autor.



UNIVERSIDAD NACIONAL  
AUTÓNOMA DE  
MÉXICO

M. en C. Virginia Abrín Batule  
Jefe de la División de Estudios Profesionales de la  
Facultad de Ciencias  
Presente

Comunicamos a usted que hemos revisado el trabajo de Tesis:

"Estructura y Distribución de Cordia elaeagnoides en un Paisaje de Bosque

Tropical Decídúo en Chamela, Jalisco, México"

realizado por María Dolores Rosas Barrera

con número de cuenta 8831769-4 , pasante de la carrera de Biología

Dicho trabajo cuenta con nuestro voto aprobatorio.

Atentamente

Director de Tesis  
Propietario

Dr. Gerardo Segura Warnholtz

Propietario

Dra. María Teresa Valverde Valdés

Propietario

M. en C. María Guadalupe Barajas Guzmán

Suplente

Dr. Julio Campo Alves

Suplente

Dra. María del Carmen Mandujano Sánchez

Edna M. Suárez D.  
Consejo Departamental de Biología

Dra. Edna María Suárez Díaz

**A mi familia:**

**Muchas cosas buenas de mi vida se  
las debo a ustedes.**

**Gracias por impulsarme siempre a  
seguir adelante a pesar de los  
obstáculos del camino.**

## Agradecimientos

Agradezco al Dr. Gerardo Segura Warnholtz por dirigir esta tesis, a la Dra. María del Carmen Mandujano Sánchez por todos sus comentarios y sugerencias que enriquecieron y mejoraron enormemente esta tesis, a la Dra. Tere Valverde Valdés, al Dr. Julio Campo Alves y a la M. en C. Lupita Barajas Guzmán quienes revisaron cuidadosamente el presente trabajo e hicieron importantes contribuciones.

A mis compañeritos del Lab. de Dinámica de Poblaciones y Evolución de Historias de Vida (¿o estilos de vida?). A César, Angeles y Paty por sus sonrisas, confianza, porras y apoyo, y por darle un matiz distinto a mi vida. A Lalo mil gracias por tantas cosas (si las escribo no caben), Adrianita gracias por tu amistad y por las diapositivas. A Rubén y Sandra por leer una de las tantas versiones de mi tesis. A Ruth por escucharme y apoyarme en los momentos que más lo necesitaba. A Elvira por todos los ires y venires de Chamela. A Martha por tu amistad, a Gise, Lucy, Alejandra, Derik, Andrés, Roberto, Nicolás y Roberto porque de una u otra forma le han dado un sabor especial a mi vida en los momentos que hemos compartido.

A las muchachas, amigas mías con las que he compartido casi nueve años de mi vida, en orden alfabético: Angélica, Alejandra, Clara, Elia, Gaby, Jaina, Lilia y Mary; saben que entre todas somos como un gran rompecabezas donde cada pieza es muy importante a pesar de ser tan diferentes. A Michel por ser parte del proceso.

A mi familia: mi mamá, mi papá y mis hermanos, a mis cuñad@s y sobrin@s por su apoyo y tantas y tantas cosas.

A la Facultad de Ciencias, al Instituto de Ecología y a la Universidad Nacional Autónoma de México.

Y por supuesto: Gracias a la vida que me ha dado tanto, me ha dado la risa y me ha dado el llanto, así yo distingo dicha de quebranto, los dos materiales que forman mi canto...

## INDICE

RESUMEN	i
I. INTRODUCCION	1
II. ANTECEDENTES TEORICOS	3
A. El patrón espacial de una especie en el paisaje	3
B. La dispersión	4
C. Las interacciones bióticas	5
D. La dinámica de la comunidad	5
E. Los factores históricos	7
F. La heterogeneidad ambiental	7
III. OBJETIVOS	10
IV. DESCRIPCION DEL AREA DE ESTUDIO	11
V. METODOS	13
A. La distribución de las agregaciones y las variaciones morfoedáficas del paisaje	13
B. La distribución de las agregaciones y las características físicas y químicas del suelo	14
C. Estructura y composición de la vegetación e importancia de <i>Cordia elaeagnoides</i> en la comunidad arbórea	17
VI. RESULTADOS	19
A. La distribución de las agregaciones y las variaciones morfoedáficas del paisaje	19
B. La distribución de las agregaciones y las características físicas y químicas del suelo	23
C. Estructura y composición de la vegetación e importancia de <i>Cordia elaeagnoides</i> en la comunidad arbórea	26
VII. DISCUSION	34
VIII. CONCLUSIONES	43

IX.	ANEXO	44
X.	APENDICE	51
XI.	BIBLIOGRAFIA	60

## RESUMEN

El objetivo general de esta tesis fue analizar la estructura y distribución de las agregaciones de *Cordia alliodora* y su relación con las características morfoedáficas, en el Bosque Tropical Decíduo (BTD) de la Estación de Biología de Chamela, Jalisco, México.

Una agregación comúnmente se reconoce como un parche donde dominan una o pocas especies y se presenta una baja diversidad florística. Se ubicaron las agregaciones de *C. alliodora* en las 1600 ha que comprende la Estación. En cada agregación se tomaron datos de la forma del relieve, la altitud, la pendiente y exposición, material parental, así como el tipo de suelo; estos datos fueron complementados con la caracterización morfoedáfica del paisaje de Chamela, generada por Cotler *et al.* (en prep.). Se encontró que las agregaciones de *C. alliodora* se distribuyen indistintamente en sitios planos, laderas o lomeríos; el material parental sobre el que se encuentran las agregaciones puede ser granito, conglomerado sobre granito, tobas, una mezcla de granito/toba/riolita o material aluvial; asimismo, los tipos de suelo sobre los que se presentan las agregaciones son variados, pudiendo ser regosol éutrico, lixisol háplico, feozem háplico o fluvisol éutrico. Esto muestra que las agregaciones de *C. alliodora* se distribuyen en una amplia variedad de condiciones morfoedáficas.

Por otra parte, se analizó la distribución de las agregaciones de *C. alliodora* y su relación con las características físicas y químicas del suelo, para lo cual se tomaron como base algunos perfiles de suelo descritos por Cotler *et al.* (en prep.) para la Estación de Biología de Chamela. A partir de esto se analizaron 16 características físicas y químicas del suelo mediante un análisis de componentes principales y pruebas de correlación del punto biserial; se encontró que la concentración del fósforo de reserva y cationes intercambiables (K, Ca y Mg) fue mayor en los sitios donde se presentaron agregaciones de *C. alliodora*.

Finalmente, se analizó la estructura y composición de la vegetación dentro y fuera de las agregaciones de *C. alliodora*, para lo cual se analizaron los datos de siete parcelas de 30 x 80 m cada una, donde se censaron todos los árboles con diámetro a la altura del pecho (dap, 1.30 m) mayor de 5 cm. Se encontró que la diversidad y la riqueza florística, así como el área basal no difieren significativamente dentro y fuera de las agregaciones de *C. alliodora*. La estructura diamétrica de la comunidad arbórea dentro de las agregaciones tiene forma de "J" invertida, estando dominada por individuos



con dap entre 5 y 10 cm. La distribución diamétrica de los individuos de *C. elaeagnoides* en particular, está representada por uno o varios picos de frecuencia, lo cual puede indicar un reclutamiento en pulsos. Al evaluar el valor de importancia de *C. elaeagnoides* dentro de la comunidad arbórea, puede apreciarse que ésta es una de las especies más importantes del BTD, pero que no es la única que domina dentro de sus agregaciones. *C. elaeagnoides* comparte su dominancia con al menos cuatro especies más y juntas representan del 58 al 69% de la biomasa total (medida como área basal) de las agregaciones; sin embargo, las especies que comparten la dominancia junto con *C. elaeagnoides* varían de una agregación a otra.

## I. INTRODUCCIÓN

En los bosques tropicales es común encontrar especies con un patrón de distribución agregado (Hubbell 1979); sin embargo, la falta de información básica sobre los patrones de distribución de las especies en los bosques tropicales y sus causas, es un obstáculo para entender ecosistemas altamente diversos y complejos como los bosques tropicales decídúos (Huante *et al.* 1993). Se ha prestado muy poca atención a los bosques tropicales decídúos (BTDs), a pesar de que ellos representan el 40% de los bosques tropicales del mundo (Murphy y Lugo 1986) y a pesar de que este tipo de bosques ha estado sujeto a una severa explotación y destrucción (Huante *et al.* 1993). En México, en la vertiente del Pacífico donde se desarrolla uno de los BTDs más diversos del mundo (Gentry 1982, Lott *et al.* 1987, Dirzo 1992), se han observado agregaciones de dos especies arbóreas: *Celaenodendron mexicanum* Standl., Euphorbiaceae, y *Cordia elaeagnoides* DC., Boraginaceae, (Martijena y Bullock 1994, van Groenendael *et al.* 1996). *C. elaeagnoides* es una de las especies arbóreas más importantes estructuralmente del BTD en México. Es una especie endémica, de amplia distribución en el territorio mexicano, y además tiene importancia económica por poseer una madera dura y vistosa, por lo cual sus poblaciones han sido seriamente dañadas (A. Pérez-Castro com. pers.) (Anexo).

Particularmente en la vertiente del Pacífico, en la región de Chamela, Jalisco, donde *C. mexicanum* y *C. elaeagnoides* son componentes importantes del BTD, se presenta una considerable heterogeneidad en cuanto a formas del relieve, tipos de suelo y materiales parentales (características morfoedáficas). Tal heterogeneidad da como resultado una variedad de hábitats en los que las plantas pueden mostrar un éxito diferencial de colonización y establecimiento, pues la heterogeneidad morfoedáfica del paisaje hace predecible la variación en condiciones y recursos como la profundidad del suelo, temperatura, disponibilidad de luz, de espacio físico, de agua, y de nutrientes (Forman y Gordon 1986, Brady 1990, Begon *et al.* 1992). Lo cual puede llevar a la formación de patrones de distribución agregados si los límites de tolerancia de las especies son estrechos (Whitmore 1984, Denslow 1987, Hart *et al.* 1989, Siebe *et al.* 1996).

Por otra parte se ha documentado que en los bosques tropicales donde ocurren agregaciones de una o más especies, las características estructurales de la vegetación y la composición florística son diferentes a las del bosque adyacente (Hart *et al.* 1989, Martijena y Bullock 1994). Asimismo, la dominancia dentro de las agregaciones se concentra en una o pocas especies y la diversidad florística es baja (Krebs 1985).

Conocer aspectos de la ecología de *C. elaeagnoides* tales como su distribución en el paisaje, la estructura de la comunidad en los sitios donde se distribuye, así como la importancia de la especie como componente de la comunidad arbórea son fundamentales para planear estrategias de su manejo y conservación.

Con el propósito de evaluar hasta que punto las características morfoedáficas pueden estar actuando como factores que propician el patrón de agregación observado en *C. elaeagnoides*, en el presente trabajo se analiza si existe una relación entre la distribución de las agregaciones de esta especie y la heterogeneidad morfoedáfica del paisaje en un BTD de la vertiente del Pacífico de México, en la Estación de Biología de Chamela. Asimismo, para conocer si *C. elaeagnoides* se comporta como otras especies de bosques tropicales (con patrones de distribución agregado) las cuales modifican la estructura de la vegetación en sus agregaciones y presentan altos valores de dominancia, se compara la estructura de la vegetación arbórea dentro y fuera de las agregaciones y se analiza el valor de importancia de *C. elaeagnoides* como componente de la comunidad arbórea.

En el Anexo, puede encontrarse una descripción detalla acerca de *C. elaeagnoides*, su distribución geográfica y ecológica, su descripción botánica, su fenología y aspectos relacionados con su regeneración natural.

## II. ANTECEDENTES TEORICOS

### A. El patrón espacial de una especie en el paisaje

Al observar un paisaje, este se aprecia como un mosaico de piezas entrelazadas, donde lo más evidente es que la apariencia de la vegetación cambia de un sitio a otro, debido a su composición florística y al arreglo espacial de sus componentes. La composición florística y el arreglo espacial de las especies parecen estar íntimamente relacionados con características ambientales como el suelo y las geoformas, el clima y los patrones de disturbio (Oliver y Larson 1990).

El arreglo espacial de una población en el paisaje está determinado por la posición de sus miembros en relación con sus vecinos. Existen tres tipos básicos de arreglo espacial de las poblaciones: al azar, agregado y regular (Brewer 1979). La detección de los distintos patrones de distribución de las especies en los bosques tropicales puede estar en función del área de estudio y del tamaño de las poblaciones; por ejemplo, para el estudio del patrón de distribución de una herbácea pequeña bastarán tal vez algunas decenas de metros cuadrados, pero en cambio si se estudian poblaciones de árboles tropicales entonces será necesario abarcar una mayor área.

En los estudios de distribución de las especies arbóreas en los bosques tropicales y desde una perspectiva regional y local, los tipos de vegetación así como los patrones de distribución de las especies siguen formaciones geomorfológicas, las cuales pueden dar como resultado variaciones en características como el drenaje, la elevación, la inclinación, el material parental y los patrones y tipos de sedimentos (Boyd y Penland 1988, Oliver y Larson 1990, Heikkinen *et al.* 1998). Las características geomorfológicas, a su vez, nos permiten predecir la variación espacial en la disponibilidad de algunos recursos, como el agua, los nutrientes minerales, el espacio físico y la cantidad de radiación solar, que son recursos elementales para las plantas (Forman y Gordon 1986, Brady 1990, Begon *et al.* 1992).

En la vegetación arbórea de los bosques tropicales es más común encontrar patrones de distribución agregados que patrones al azar o regulares (Hubell 1979). Una agregación comúnmente es reconocida como un parche donde dominan una o pocas especies y se presenta una baja diversidad florística (Krebs 1985); las agregaciones habitualmente se encuentran inmersas en bosques que presentan una diversidad y riqueza mucho mayores que las que se encuentran al interior de estos parches (Hart *et al.* 1989).

En los bosques tropicales donde por lo general se presenta una alta diversidad de especies, la presencia de parches donde domina una o pocas especies es muy conspicua (Lott *et al.* 1987, Hart *et al.* 1989). Las causas que promueven la formación de patrones agregados han sido poco documentadas, aunque la ocurrencia de patrones agregados ha sido notada en varios exámenes de la vegetación tropical en continentes como Africa, Australia y América (Hart *et al.* 1989). En varios estudios de la vegetación se han tratado de encontrar los mecanismos mediante los cuales ocurre la formación de parches o agregaciones y al respecto se han planteado varias hipótesis, entre las que se encuentran algunas relacionadas con el modo de dispersión de las especies, las interacciones bióticas, la propia dinámica de la comunidad, los procesos históricos y la heterogeneidad ambiental. A continuación se reseña brevemente el papel de cada uno de estos factores en la creación de distribuciones agregadas.

## **B. La dispersión**

El modo de dispersión de cada especie puede determinar qué tan cerca o lejos llegan los propágulos respecto de la planta madre. Por ejemplo, si la dispersión es por viento (anemocoria) los propágulos tienen la posibilidad de desplazarse grandes distancias y separarse de la planta madre; en este caso, generalmente los propágulos son pequeños o tienen estructuras (alas) que les ayudan a dispersarse (Vázquez-Yanes 1987). A pesar de que las especies que se dispersan por el viento tienen la ventaja de desplazarse grandes distancias, su establecimiento y permanencia en el paisaje puede resultar afectado por las interacciones bióticas, la propia dinámica de la comunidad, los procesos históricos o la heterogeneidad ambiental.

El otro extremo de la dispersión está representado por especies que poseen propágulos muy grandes y pesados y que solamente caen por acción de la fuerza de gravedad, lo que en teoría les permite establecerse muy cerca de la planta madre y llegar a formar agregaciones. Sin embargo, después de este proceso de dispersión primaria, puede ser que ocurra una dispersión secundaria, sea porque los propágulos ofrezcan alguna recompensa a los dispersores (por ejemplo frutos carnosos, jugosos, semillas ricas en nutrientes) o porque tengan estructuras mediante las que los propágulos se adhieran al cuerpo de agentes dispersores secundarios (Vázquez-Yanes 1987), lo cual llevaría a un patrón de distribución de cualquiera de las tres formas antes mencionadas: al azar, regular o agregado. Eso dependería de los hábitos del agente dispersor secundario y

nuevamente de las interacciones bióticas, la dinámica de la comunidad, los procesos históricos o la heterogeneidad ambiental.

### **C. Las interacciones bióticas**

Al convivir un conjunto de especies en un área dada, pueden ocurrir interacciones que favorezcan o no el establecimiento y persistencia de algunas de ellas. Interacciones como la competencia y herbivoría favorecen la proliferación de una o varias especies y dejan en desventaja a otras (Begon *et al.* 1992). Las especies ventajosas pueden proliferar y generar un patrón de dominancia en ciertas áreas del paisaje, lo cual podría verse reflejado en un patrón de distribución agregado. Otro tipo de interacciones como el mutualismo, pueden favorecer a dos o más especies y estas pueden llegar a formar agregaciones, como es el caso de algunos tipos de árboles tropicales que se asocian con hongos micorrízicos (Huante 1996).

Las asociaciones micorrízicas se han propuesto como un factor que induce a la dominancia de una o pocas especies en un área dada (Janos 1980, Swaine y Hall 1981, Alexander 1989), ya que las micorrizas pueden proporcionar a la planta ventajas fisiológicas en situaciones en las que el suministro de nutrientes es bajo o intermitente (Harley y Smith 1983), lo cual se ha observado en los trópicos secos, donde puede haber dominancia de una especie por presentar ectomicorrizas (Huante 1996). Esta hipótesis se ha apoyado en estudios como el de *Talbotiella gentii* Bakerf. en los bosques secos Africanos, donde esta especie domina por estar asociada a hongos micorrízicos (Högberg 1992). Se ha propuesto que otro tipo de interacciones bióticas como la depredación y la herbivoría, también pueden ser importantes en la formación de agregaciones. Hart *et al.* (1989), con base en los trabajos de Janzen (1970) y Connell (1961) sobre el efecto de la depredación de semillas y herbivoría de plántulas en los bosques tropicales, proponen que existe una menor depredación y herbivoría en los bosques monodominantes, en comparación con bosques adyacentes más diversos.

### **D. La dinámica de la comunidad**

Es posible que la formación de un patrón de distribución agregado sea parte de un proceso a largo plazo como la sucesión. Entendiendo como sucesión a una secuencia de asociaciones de vegetación a través del tiempo (Drury y Nisbet 1973). El proceso de

sucesión comienza con un espacio de crecimiento en el cual puede ocurrir la sustitución de especies de dos maneras: 1) Una especie o conjunto de especies invade el espacio de crecimiento y sucesivamente la vegetación es reemplazada por otra especie o conjunto de especies. 2) Todas las especie invaden aproximadamente al mismo tiempo un espacio de crecimiento, pero dominan a diferentes tiempos (Eagler 1954).

Hart *et al.* (1989) proponen que la monodominancia o la dominancia de pocas especies corresponde a un estado sucesional particular y, por consiguiente, es un estado transitorio. Estos autores proponen que la dominancia se presenta en especies pioneras que posteriormente son reemplazadas por un bosque más diverso, el cual puede estar representado originalmente en el sotobosque.

La formación de un patrón espacial agregado posiblemente sea el resultado del régimen de disturbios al interior del bosque, pues los disturbios liberan el espacio de crecimiento. Se ha documentado que la composición del bosque está fuertemente influenciada por disturbios. Los agentes de disturbio pueden ser por ejemplo el fuego, los vientos, las tormentas, los deslaves, la erosión y la actividad volcánica. El impacto de los disturbios depende de su magnitud y su frecuencia, de manera general entre mayor sea la magnitud de un disturbio, menor será su frecuencia. Los disturbios pueden afectar diferentes extensiones de bosque, y la respuesta de los árboles puede, asimismo, ser diferente; por ejemplo si un disturbio afecta una pequeña extensión del bosque es posible que los árboles logren sobrevivir y al paso del tiempo invadan los pequeños espacios de crecimiento creados por el disturbio; si el disturbio afecta una gran extensión del bosque, es posible que las especies invadan los espacios de crecimiento utilizando diferentes mecanismos de regeneración, como el rebrote a partir de tocones, regeneración avanzada (a partir de un banco de plántulas), regeneración a partir de un banco de semillas o la regeneración a partir de semillas acarreadas por el viento (pertenecientes generalmente a especies colonizadoras) (Oliver y Larson 1990).

Hart *et al.* (1989) proponen que los bosques dominados por una o pocas especies posiblemente sean el resultado de un régimen de disturbios poco frecuentes que liberen el espacio de crecimiento. La alta riqueza de especies se ha asociado frecuentemente a condiciones de no equilibrio que son el resultado de la incidencia frecuente de disturbios de intensidad baja o intermedia (Connell 1978, Huston 1979).

## E. Los factores históricos

Los acontecimientos históricos ocurridos en un paisaje determinado, en gran medida pueden ser los responsables de los patrones de distribución agregados de las especies (Aide y Cavelier 1994, Whittaker y Jones 1994); por ejemplo, en la Sierra Nevada de Santa Marta, Colombia, extensas áreas de bosque fueron convertidas en pastizales, posteriormente degradados y abandonados. Estas áreas de pastizales se encuentran adyacentes a parches de bosque y se ha observado que el establecimiento de especies arbóreas pioneras de rápido crecimiento no se ve limitado por los pastos; especies como *Cochlospermum vitifolium* (Willd.) Spreng. y *Ochroma pyramidale* Sw. pueden desarrollarse en esos pastizales abandonados y durante un cierto tiempo, esas dos especies dominarán las áreas degradadas y formarán agregaciones, hasta que sean sustituidas por otras especies del bosque maduro (Aide y Cavelier 1994). Otro ejemplo son las islas Krakatau, en Indonesia, donde el bosque tropical fue dañado por las erupciones volcánicas ocurridas en 1883; posteriormente algunas especies de aves frugívoras y murciélagos dispersaron los frutos de 24 especies del género *Ficus*, algunas de las cuales son muy exitosas como colonizadoras y comenzaron a formar parches de vegetación. No obstante, en este caso la formación de patrones agregados fue un estado transitorio, pues el proceso de maduración del bosque fue avanzando hasta que en 1992 se identificaron un total de 124 especies de plantas entre árboles y herbáceas (Whittaker y Jones 1994).

Si bien los disturbios naturales o antropogénicos liberan tanto espacios como recursos potenciales que las plantas pueden llegar a utilizar por medio de la colonización, las especies que llegan a establecerse en sitios que han sido dañados en el pasado, tienen que enfrentar varias situaciones, como la predación de las semillas, la competencia con especies herbáceas o pastos, tienen que soportar condiciones microclimáticas diferentes a las del bosque maduro y tienen que resistir limitaciones en el suministro de nutrientes y agua del suelo, entre otros factores (Aide y Cavelier 1994).

## F. La heterogeneidad ambiental

Ha sido ampliamente documentado que la distribución de la vegetación responde a la heterogeneidad ambiental (Richards 1952, Janzen 1974, Whitmore 1984, Forman y Gordon 1986, Denslow 1987, Lott *et al.* 1987, Vázquez y Givnish 1988, Boyd y Penland 1988, Hart *et al.* 1989, Brady 1990, Oliver y Larson 1990, Martínez-Ramos 1991, Parker



1991, Begon *et al.* 1992, Martijena y Bullock 1994, Vogt *et al.* 1995, Siebe *et al.* 1996, Higgins *et al.* 1997, Heikkinen *et al.* 1998, Balbanera 1999). La heterogeneidad ambiental depende de características del paisaje como las geoformas, que son importantes sobre todo en la distribución de la vegetación en una escala local y regional, pues determinan algunas características del suelo tales como la inclinación, los patrones de elevación y el drenaje (Boyd y Penland 1988), la altitud, la estructura, profundidad y balance de nutrientes del suelo. Estas características son especialmente importantes en la formación de agregaciones, pues se ha sugerido que algunas plantas que tienen la capacidad de tolerar suelos desfavorables o bajos en nutrientes se distribuyen formando agregaciones o parches (Richards 1952, Janzen 1974, Whitmore 1984). Las geoformas pueden afectar también la disponibilidad de agua, el clima y la captación de radiación solar (Boyd y Penland 1988, Vázquez y Givnish 1988, Oliver y Larson 1990, Parker 1991, Vogt *et al.* 1995, Siebe *et al.* 1996, Higgins *et al.* 1997, Heikkinen *et al.* 1998). Para las plantas, la heterogeneidad ambiental da como resultado variaciones en la disponibilidad de recursos (agua, nutrientes, luz y espacio) a través del paisaje.

Para tratar de comprender la distribución de la vegetación y su relación con la heterogeneidad ambiental, a principios del siglo XX se propuso que la vegetación se distribuye de acuerdo a unidades de paisaje multifactoriales que implican la interacción del clima, el substrato geológico y la topografía, así como la flora y la fauna y los efectos culturales del hombre, es decir que desde este enfoque se considera al ambiente y a la comunidad como un conjunto (Passarge 1929, Sorensen 1937, Regel 1939, Sjors 1955 y Tüxen 1968). Recientemente Cotler *et al.* (en prep.) han propuesto para un BTD en Chamela, Jalisco, México, unidades de paisaje que están definidas por variaciones en litología, formas del relieve y tipos de suelo; estas han sido denominadas "unidades morfoedáficas".

Por otra parte, se ha propuesto que la distribución y organización de la vegetación en el paisaje responde fundamentalmente a la heterogeneidad del suelo, pues este es uno de los componentes ambientales más importantes para las plantas (Denslow 1987, Martínez-Ramos 1991). La heterogeneidad en las características físicas y químicas del suelo, permite predecir la variación en condiciones como la temperatura, la profundidad y el pH, y en recursos como el agua, el espacio físico y los nutrientes minerales, todo lo anterior de suma importancia para las plantas (Forman y Gordon 1986, Brady 1990, Begon *et al.* 1992).

El conocimiento de los procesos que determinan el patrón de distribución de las especies en los BTDs es escaso; no obstante, tal conocimiento es indispensable para conservar a las especies y planear estrategias de manejo y conservación y aún más importante en México, donde el BTD ocupa entre el 15 y 20% del territorio nacional y donde aproximadamente el 40% de las especies que lo constituyen son endémicas de México (Rzedowski 1991). Asimismo, conocer si *C. elaeagnoides* se comporta como otras especies de bosques tropicales, las cuales modifican la estructura de la vegetación en sus agregaciones y presentan altos valores de dominancia, ayudará a entender la dinámica de la especie en el BTD de Chamela, así como su reelevancia como componente de la comunidad arbórea. Por tanto, se compara la estructura de la vegetación arbórea dentro y fuera de las agregaciones y se analiza el valor de importancia de *C. elaeagnoides* como componente de la comunidad arbórea.

### III. OBJETIVOS

1. Analizar la distribución de las agregaciones de *Cordia elaeagnoides* y sus características morfoedáficas en la Estación de Biología de Chamela.
2. Determinar si existe una relación entre la distribución de las agregaciones de *Cordia elaeagnoides* y las unidades morfoedáficas del paisaje de la estación.
3. Analizar y comparar las características físicas y químicas del suelo dentro y fuera de las agregaciones de *Cordia elaeagnoides*, para conocer si existe una relación entre la distribución de las agregaciones de *Cordia elaeagnoides* y las características físicas y químicas del suelo.
4. Determinar si existen diferencias en la estructura y composición del bosque, dentro y fuera de las agregaciones de *Cordia elaeagnoides*, mediante el análisis de los atributos estructurales de la vegetación.
5. Determinar la dominancia de *Cordia elaeagnoides* como componente de la comunidad arbórea del BTB en la Estación de Biología de Chamela, mediante la evaluación de su valor de importancia.

#### IV. DESCRIPCION DEL AREA DE ESTUDIO

La estación de Biología de Chamela (en adelante Chamela) se localiza en la Costa del Pacífico en el estado de Jalisco, México ( $19^{\circ} 29' N$  y  $105^{\circ} 01' W$ ; García-Oliva 1992; Figura 1).

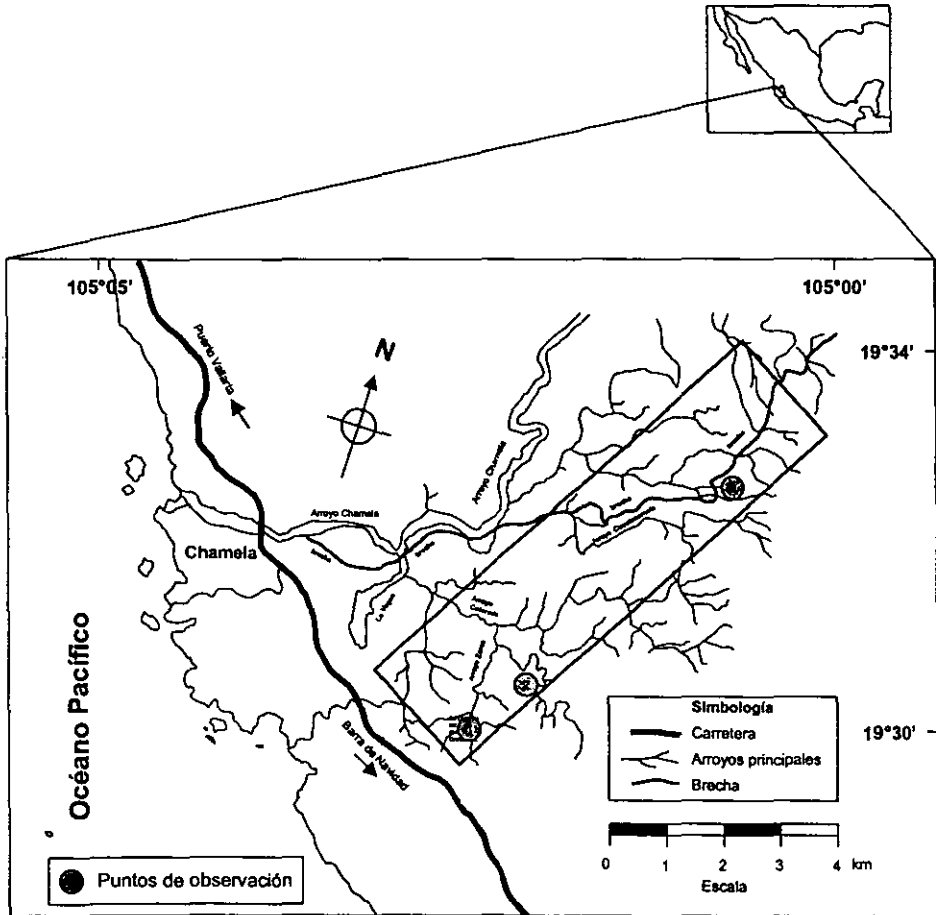


Figura 1. Localización geográfica del área de estudio. El área (1 600 ha) que comprende la Estación de Biología de Chamela se encuentra delimitada por un rectángulo.

La precipitación media anual de Chamela es de 748 mm, concentrándose el 80% entre julio y octubre (Bullock 1986). La mayor parte de la precipitación cae en forma de

tormentas que son pocas y de gran poder erosivo (García-Oliva 1992). El patrón de lluvias es unimodal (septiembre), poco predecible y con presencia de eventos erráticos, debido a la influencia de ciclones tropicales (García-Oliva *et al.* 1991). La temperatura media anual es de 24.9°C; la diferencia entre las medias mensuales máximas es reducida (29-32°C) y existe una marcada estacionalidad de temperaturas medias mensuales mínimas (15 a 23°C; Bullock 1986). El clima de la región es del tipo Awo (w), cálido subhúmedo con régimen de lluvias en verano; este clima es considerado como el más seco de los cálidos húmedos (García 1973).

El paisaje está dominado por pequeñas lomas y llanos, donde la altitud va de 50 a 560 msnm y donde en algunos sitios las formaciones orográficas son suficientemente elevadas para proteger las laderas ubicadas al este de la brisa de la costa o de vientos ciclónicos (Bullock 1986). El relieve se caracteriza por una gran heterogeneidad, encontrándose diferentes geoformas en el paisaje, tales como superficies de erosión, laderas, lomeríos bajos, depresiones, pies de monte y terrazas aluviales, todas ellas producto de la tectónica actualmente intensa, la litología, la estructura geológica y las condiciones climáticas (Cotler *et al.* en prep.).

La complejidad fisiográfica de la región determina el desarrollo de un mosaico edáfico diverso; los principales suelos identificados en la región son Regosoles, Cambisoles, Luvisoles, Feozems y Litosoles (Secretaría de Programación y Presupuesto 1981, Cotler *et al.* en prep.). Respecto a la litología, el material parental predominante es el granito, aunque también se presentan riolita, conglomerados y tobas (Cotler *et al.* en prep.). En la región se presentan diferentes unidades de paisaje que, por variaciones en litología, formas del relieve y tipos de suelo se pueden designar como unidades morfoedáficas. Para la Estación de Biología de Chamela específicamente se han descrito 14 unidades de paisaje (Cotler *et al.* en prep.) (Cuadro 1).

La vegetación predominante de esta región es el Bosque Tropical Deciduo (Rzedowski y Mc Vaugh 1966), también denominado bosque tropical seco (Dirzo 1992) ó selva baja caducifolia (Miranda y Hernández-Xolocotzi 1963). En Chamela la vegetación consta de dos tipos principales de bosque: el bosque deciduo o caducifolio denso con árboles entre 4 y 15 m de altura, donde algunas de las especies más abundantes son *Croton pseudoniveus* Lundell., *Lonchocarpus constrictus* Pitt., *Trichilia trifolia* L., *Cordia alliodora* (Ruiz & Pav.) Oken. y *Guapira* sp., un sotobosque bien desarrollado de arbustos presente en los declives y un bosque semideciduo o subcaducifolio más alto con árboles entre 8 y 20 metros de altura, que corre a lo largo de varios arroyos y donde las especies algunas de las

especies más abundantes son *Thouinidium decandrum* (Humb. & Bonpl.) Radlk., *Trichilia trifolia* L. Subsp. *palmeri* (C. DC.) Pennington., *Foresteronia spicata* Jacq., *Capparis verrucosa* Jacq. y *Astronium graveolens* Jacq. (Lott *et al.* 1987).

En el área de estudio la diversidad de especies de árboles es excepcionalmente alta (Lott *et al.* 1987), han sido registradas 233 especies de árboles distribuidas en 55 familias, donde Leguminosae, Euphorbiaceae, Rubiaceae, Bignoniaceae, Malpighiaceae, Boraginaceae y Apocynaceae están entre las más importantes (Lott 1993). No obstante la gran diversidad de especies arbóreas que se puede encontrar, en algunos sitios es posible encontrar agregaciones donde la dominancia está concentrada en una o pocas especies, como es el caso de las agregaciones de *Celaenodendron mexicanum* (Martijena y Bullock 1994) y *C. elaeagnoides* (Martijena y Bullock 1994, van Groenendael *et al.* 1996).

Fisonómicamente esta comunidad pierde casi el total de sus hojas por varios meses al año (Bullock y Solís-Magallanes 1990). Los pastizales naturales son raros y los fuegos naturales o antropogénicos no se presentan ni invaden el bosque en la zona de estudio (Martijena y Bullock 1994).

## V. MATERIALES Y METODOS

### A. La distribución de las agregaciones y las variaciones morfoedáficas del paisaje

Para analizar si la distribución de las agregaciones de *C. elaeagnoides* en Chamela tiene relación con las unidades morfoedáficas del paisaje definidas por Cotler *et al.* (en prep.), se ubicaron las agregaciones de *C. elaeagnoides* presentes en las 1, 600 ha que comprende la Estación de Biología de Chamela, mediante observaciones del paisaje.

Las observaciones se realizaron desde tres puntos que permitían una amplia visibilidad de toda la región:

1. Instalaciones de la Estación de Biología, con una altitud de 151 msnm.
2. Paraje "La Calandria" con una altitud de 183 msnm.
3. Paraje "Cerro Maderas" con una altitud de 540 msnm (Figura 1).

Las observaciones del paisaje se realizaron en el mes de octubre de 1996 a finales de la época de lluvias, cuando los árboles de *C. elaeagnoides* son conspicuos debido al color de sus inflorescencias blancas que contrastan con el resto de la vegetación. Al

especies más abundantes son *Thouinidium decandrum* (Humb. & Bonpl.) Radlk., *Trichilia trifolia* L. Subsp. *palmeri* (C. DC.) Pennington., *Foresteronia spicata* Jacq., *Capparis verrucosa* Jacq. y *Astronium graveolens* Jacq. (Lott *et al.* 1987).

En el área de estudio la diversidad de especies de árboles es excepcionalmente alta (Lott *et al.* 1987), han sido registradas 233 especies de árboles distribuidas en 55 familias, donde Leguminosae, Euphorbiaceae, Rubiaceae, Bignoniaceae, Malpighiaceae, Boraginaceae y Apocynaceae están entre las más importantes (Lott 1993). No obstante la gran diversidad de especies arbóreas que se puede encontrar, en algunos sitios es posible encontrar agregaciones donde la dominancia está concentrada en una o pocas especies, como es el caso de las agregaciones de *Celaenodendron mexicanum* (Martijena y Bullock 1994) y *C. elaeagnoides* (Martijena y Bullock 1994, van Groenendael *et al.* 1996).

Fisiológicamente esta comunidad pierde casi el total de sus hojas por varios meses al año (Bullock y Solís-Magallanes 1990). Los pastizales naturales son raros y los fuegos naturales o antropogénicos no se presentan ni invaden el bosque en la zona de estudio (Martijena y Bullock 1994).

## V. MATERIALES Y METODOS

### A. La distribución de las agregaciones y las variaciones morfoedáficas del paisaje

Para analizar si la distribución de las agregaciones de *C. elaeagnoides* en Chamela tiene relación con las unidades morfoedáficas del paisaje definidas por Cotter *et al.* (en prep.), se ubicaron las agregaciones de *C. elaeagnoides* presentes en las 1, 600 ha que comprende la Estación de Biología de Chamela, mediante observaciones del paisaje.

Las observaciones se realizaron desde tres puntos que permitían una amplia visibilidad de toda la región:

1. Instalaciones de la Estación de Biología, con una altitud de 151 msnm.
2. Paraje "La Calandria" con una altitud de 183 msnm.
3. Paraje "Cerro Maderas" con una altitud de 540 msnm (Figura 1).

Las observaciones del paisaje se realizaron en el mes de octubre de 1996 a finales de la época de lluvias, cuando los árboles de *C. elaeagnoides* son conspicuos debido al color de sus inflorescencias blancas que contrastan con el resto de la vegetación. Al

localizar a las agregaciones desde cada punto de observación, se registró la distancia aproximada, así como la dirección a la que se encontraba cada agregación con respecto al punto de observación; posteriormente se recorrió toda la Estación de Biología y se registraron las agregaciones mas importantes según el área que ocupan. Se tomaron datos de la ubicación del centro de cada agregación (latitud-longitud), con un sistema geoposicionador, para facilitar su mapeo.

En cada agregación se registraron los siguientes datos: forma del relieve (para lo cual se tomaron áreas de 30 x 80 m cada una, se trazó una retícula con cuadros de 10 m y se registró la inclinación en grados en cada cuadro, para generar gráficos del relieve de las diferentes agregaciones de *C. elaeagnoides*), altitud, pendiente y exposición, material parental y suelo.

Una vez ubicadas las agregaciones de *C. elaeagnoides* en un mapa, se utilizó la información de la caracterización del paisaje de la Estación de Biología en unidades morfoedáficas generada por Cotler *et al.* (en prep; Cuadro 1) para analizar la distribución de las agregaciones de *C. elaeagnoides* y su relación con la variación morfoedáfica del paisaje. Es decir, se identificaron aquellas unidades de paisaje en las cuales se presentaron agregaciones de *C. elaeagnoides*. Además, con base en estos datos se esquematizó la variabilidad de formas del relieve, materiales parentales y suelos en Chamela y su relación con la distribución de las agregaciones de *C. elaeagnoides*.

## **B. La distribución de las agregaciones y las características físicas y químicas del suelo**

Para analizar si existe una relación entre la distribución de las agregaciones de *C. elaeagnoides* y las características físicas y químicas del suelo de Chamela, se tomaron como base datos de los perfiles de suelo descritos por Cotler *et al.* (en prep.).

Cotler *et al.* (en prep.) realizaron el levantamiento de suelos en Chamela, para lo cual tomaron datos de las formas del relieve, altitud, pendiente, drenaje y material parental; realizaron múltiples barrenaciones para identificar y definir zonas con material parental y formas del relieve similares, hicieron la descripción de varios perfiles de suelo y definieron 14 zonas, mismas que se han referido anteriormente como unidades morfoedáficas, en 6 de las cuales se presentan agregaciones de *C. elaeagnoides* (Cuadro 1).



**Cuadro 1. Características de las unidades morfoedáficas de paisaje en la Estación de Biología de Chamela, Jalisco, México.** Se presenta el patrón de relieve, la pendiente, altitud, material parental y tipo de suelo de las catorce unidades morfoedáficas descritas para la Estación (modificado de Cotler *et al.* en prep.).

Unidad morfoedáfica	Número y abreviatura	Patrón de relieve	Pendiente	Altitud (msnm)	Material parental	Suelo (*suelo tipo)
☆ SUPERFICIES DE EROSION CON CUBIERTA CONGLOMERATICA SOBRE GRANITO	1 Secp/g	superficies erosivas	2-8°	90-200	conglomerado sobre granito	regosol eutrico*, feozem háplico, lixisol háplico
☆ LADERAS DENUDATORIAS SOBRE GRANITO	2 Ldg	laderas denudatorias	<5-20°	130-172	granito	regosol eutrico*, regosol (luvi) eutrico
☆ SISTEMA DE LOMERIOS BAJOS SOBRE TOBAS	3 Sibt	lomerios bajos	0-25°	90-141	tobas	regosol eutrico*, cambisol eutrico, luvisol crómico, cambisol vertico, feozem háplico
☆ LADERAS BAJAS SOBRE GRANITO	4 Lbg	laderas bajas	4-12°	225	granito	lixisol háplico*
☆ PIEDEMONTE	5 P	pie de monte	4-12°	80-90	granito/toba/riolita	feozem háplico*
☆ TERRAZA ALUVIAL ANTIGUA	6 Ta	terrazza aluvial	0-2°	80-90	aluvion	fluvisol eutrico*
SUPERFICIES DE EROSION SOBRE GRANITO	7 Seg	superficies erosivas	12-42°	100-130	granito	cambisol crómico*, cambisol ferrálico
LADERAS EROSIVAS SOBRE GRANITO	8 Leg	laderas erosivas	14-72°	150-210	granito	regosol luvi-eutrico*, cambisol ferrálico, regosol eutrico
SUPERFICIES DE EROSION SOBRE RIOLITA/GRANITO	9 Ser/g	superficies erosivas	<5-10°	190-210	riolita/granito	lixisol/acrisol háplico*, luvisol crómico
SUPERFICIES DE EROSION CON CUBIERTA CONGLOMERATICA SOBRE TOBAS	10 Sect	superficies erosivas	<2°	110	conglomerado sobre tobas	regosol eutrico*,
LADERAS ALTAS SOBRE GRANITO	11 Lag	laderas altas	<2-17°	460-540	granito	lixisol háplico*, regosol luvi-eutrico
LADERAS INTERMEDIAS SOBRE GRANITO	12 Lig	laderas intermedias	7-19°	179-270	granito	lixisol háplico*
DEPRESIONES SOBRE LADERAS BAJAS DE GRANITO	13 Dlg	depresiones sobre laderas bajas	no aparente	123-240	granito	regosol stágnico-eutrico*
TERRAZA ALUVIAL RECIENTE	14 Tr	terrazza aluvial	<2°	80	aluvion	regosol eutrico*

☆ Unidades morfoedáficas donde se presenta *Cordia alliodora*.

\* Suelo tipo: es el que se presenta en la mayor proporción del área de cada unidad morfoedáfica.

Para el análisis de cada perfil se realizaron determinaciones en campo y en laboratorio. En el campo se determinaron la profundidad del horizonte A, la profundidad fisiológica (profundidad a la que pueden llegar las raíces de las plantas) y la profundidad total del perfil, además se hicieron algunas estimaciones del contenido de piedras, el agua disponible para las plantas (dCC) y la capacidad de campo (CC), entre otras. Las determinaciones de campo fueron hechas de acuerdo con los procedimientos propuestos por Siebe *et al.* (1996). Para los análisis en el laboratorio se tomaron muestras de cada horizonte y se aplicaron las pruebas físicas y químicas que aparecen en el Cuadro 2. Los procedimientos de cada prueba se encuentran en el trabajo de Cotler *et al.* (en prep.); es importante mencionar que el P de reserva se obtuvo por digestión con  $H_2SO_4$  y determinación por colorimetría a 660nm del complejo azul formado con molibdato de amonio, usando ácido ascórbico como agente reductor (Schlichting *et al.* 1995). El fósforo disponible se obtuvo por extracción con solución ácida de fluoruro de amonio (Bray I) y la determinación fue por colorimetría de complejos azules con molibdato de amonio, usando ácido ascórbico como reductor (ISRIC 1992). Una vez que se tuvieron los resultados de las pruebas de laboratorio, Cotler *et al.* (en prep.) seleccionaron un perfil de suelo representativo para cada una de las 14 unidades, denominado como perfil tipo.

Para el presente trabajo se utilizaron los datos de los perfiles tipo de cada una de las 14 unidades morfoedáficas, así como los valores promedio del drenaje de cada unidad, y los valores de la pendiente y altitud máximas para cada una de las 14 unidades. Para cada uno de los perfiles tipo se seleccionaron 16 características físicas y químicas analizadas por Cotler *et al.* (en prep; Cuadro 2), se buscó que las características seleccionadas fueran las más generales y representativas de la descripción física y química de los perfiles. Las características seleccionadas fueron examinadas en un análisis de componentes principales (ACP), con el objeto de agrupar aquellas unidades morfoedáficas donde las características físicas y químicas fueran similares y explorar si esas unidades corresponden con aquellas donde se presentan las agregaciones de *C. elaeagnoides*.

A partir de los resultados del ACP se aplicaron pruebas de correlación del punto biserial (Magurran 1990). Para el componente principal 1, que es el que explica el mayor porcentaje de la varianza, se aplicó una prueba de correlación del punto biserial, que pondera datos de presencia/ausencia con datos de una variable en específico (Magurran 1990), con el propósito de conocer si existían diferencias significativas entre las unidades morfoedáficas que presentaron agregaciones de *C. elaeagnoides* y las que no las

presentaron. Asimismo, a las variables de peso para el componente principal 1, también se les aplicaron pruebas de correlación del punto biserial, con el objeto de reconocer cuáles de estas variables contribuyeron de manera significativa a explicar la varianza del componente principal 1 y, por lo tanto, reconocer los factores que determinaron la separación entre las unidades morfoedáficas que presentan agregaciones de *C. elaeagnoides* con respecto a las que no las presentaron.

**C. Estructura y composición de la vegetación e importancia de *C. elaeagnoides* en la comunidad arbórea**

Para analizar si la estructura y composición de la vegetación es diferente dentro y fuera de las agregaciones de *C. elaeagnoides*, así como para determinar su valor de importancia en la comunidad arbórea y en las agregaciones, se analizaron los datos de vegetación de siete parcelas de 30 x 80 m distribuidas en toda la Estación de Biología de Chamela. Cada parcela se ubicó en una unidad morfoedáfica diferente, cuatro de estas parcelas se ubicaron dentro de agregaciones de *C. elaeagnoides* y las tres restantes (parcelas de Durán, en prep.) se ubicaron fuera de las agregaciones.

En cada una de las parcelas se censaron todos los árboles con diámetro a la altura del pecho (dap a 1.3 m)  $\geq$  5 cm. A cada árbol se le midió el dap y se le identificó taxonómicamente en campo cuando fue posible; en caso de desconocer la especie, se colectaron ejemplares para ser determinados posteriormente en el herbario de la Estación de Biología de Chamela.

**Cuadro 2. Características físicas y químicas de las unidades de paisaje de la Estación de Biología Chamela, Jalisco, México (modificado de Cotler *et al.* en prep.).**

Unidad Morfoedáfica	Secg/g 1	Ldg 2	Sibt 3	Lbg 4	P 5	Ta 6	Seg 7	Leg 8	Ser/g 9	Secg/t 10	Lag 11	Lig 12	Dig 13	Tr 14
prof horiz. A (cm)	20.0	31.0	52.5	20.0	28.0	31.0	4.0	25.0	31.0	13.5	28.5	15.0	40.0	12.0
prof fisiol (cm)	20.0	52.0	52.5	20.0	46.0	80.0	95.0	25.0	55.0	13.5	75.0	50.0	18.0	53.0
prof total (cm)	42.0	52.0	73.0	52.0	67.0	80.0	95.0	70.0	104.0	71.0	75.0	81.0	60.0	80.0
dCC (L/m <sup>2</sup> )	31.85	95.71	117.00	63.95	68.94	135.44	144.62	33.18	49.25	16.00	112.57	58.00	46.00	75.00
CC (L/m <sup>2</sup> )	168.22	211.13	234.00	209.65	180.65	224.26	159.90	44.24	154.47	120.00	339.12	188.00	154.00	103.25
pedras (%)	3.0	6.2	9.5	8.5	17.3	4.5	37.0	55.0	33.0	46.7	3.7	12.0	13.5	4.0
arcillas (%)	30.0	20.8	20.8	31.0	20.6	23.3	0.5	21.8	35.8	24.8	36.0	43.8	34.8	21.3
pH	6.7	6.6	6.1	6.3	7.4	6.1	6.8	5.5	5.2	7.2	6.2	5.2	5.1	5.4
m.o (kg/m <sup>2</sup> )	8.9	7.8	12.8	6.4	3.6	13.7	11.5	9.0	10.3	4.9	5.9	8.9	6.1	10.4
Nt (kg/m <sup>2</sup> )	0.474	0.512	1.221	0.488	0.466	1.575	0.734	0.988	0.574	0.314	0.560	0.564	0.239	0.618
P resrv (kg/m <sup>2</sup> )	0.153	0.612	0.400	0.108	0.276	0.407	0.232	0.021	0.048	0.031	0.219	0.060	0.031	0.239
P disp (g/m <sup>2</sup> )	2.535	3.839	0.347	0.118	5.031	8.443	3.972	0.404	0.000	0.107	1.006	0.236	0.146	2.028
C.I.C (eq/m <sup>2</sup> )	49.1	64.0	111.5	37.2	100.2	108.7	51.6	13.2	32.7	33.4	55.7	36.0	11.0	46.7
DRENAJE (km/km <sup>2</sup> )	0	8	10.5	5.25	0	0	4	8	0	0	7.25	6.25	0	0
M-MAX (°)	8	20	12	12	12	2	8	45	12	20	45	20	2	2
ALT-MAX (msnm)	195	170	120	225	90	90	150	240	195	115	450	280	0	90

Nota: prof horiz. A (cm)= profundidad del horizonte A; prof fisiol (cm)= profundidad fisiológica; prof total (cm)= profundidad total; dCC (L/m<sup>2</sup>)= agua disponible para las plantas; CC (L/m<sup>2</sup>)= capacidad de campo; pedras (%)= porcentaje de pedregocidad; arcillas (%)= porcentaje de arcillas; pH= potencial de hidrogeniones; m.o (kg/m<sup>2</sup>)= materia orgánica; Nt (kg/m<sup>2</sup>)= nitrógeno total; P resrv (kg/m<sup>2</sup>)= fósforo de reserva; P disp (g/m<sup>2</sup>) = fósforo disponible; C.I.C (eq/m<sup>2</sup>)=capacidad de intercambio catiónico; DRENAJE (km/km<sup>2</sup>); M-MAX (°)= pendiente máxima, y ALT-MAX (msnm)= altitud máxima.

Las características estructurales que se analizaron para cada parcela fueron las siguientes: diversidad, calculada de acuerdo con el índice de diversidad de Shannon-Wiener (H), donde  $H = \sum p_i \cdot \log p_i$ , siendo  $p_i$  la proporción de la especie  $i$  y el log es en base 10 (Krebs 1985). La riqueza florística, definida por el número de especies, la composición florística, la densidad (individuos/ha), el área basal ( $m^2/ha$ ) calculada como  $Ab = \pi (\frac{1}{2} dap)^2$ , donde  $dap$  es el diámetro a la altura del pecho (Krebs 1985). Para las características de densidad y área basal, se aplicaron pruebas de  $t$  de Student para analizar si existían diferencias significativas entre sitios con y sin agregaciones de *C. elaeagnoides*. El valor de importancia (V.I.) de Curtis y McIntosh (Krebs 1985) fue utilizado como criterio para definir a las especies dominantes de cada sitio, calculado como  $V.I = \frac{1}{2} (\text{densidad relativa} + \text{área basal relativa})$ ; la densidad relativa es la densidad de cada especie, expresada como porcentaje de la densidad total y el área basal relativa es el área basal de cada especie, expresada como porcentaje del área basal total. Finalmente se analizó la estructura de tamaños de las parcelas ubicadas dentro de las agregaciones de *C. elaeagnoides*.

## VI. RESULTADOS

### A. La distribución de las agregaciones y las variaciones morfoedáficas del paisaje

Respecto a la distribución de las agregaciones de *C. elaeagnoides* en Chamela y su relación con las unidades morfoedáficas del paisaje, se encontró lo siguiente: *C. elaeagnoides* se distribuye principalmente de manera agregada en el área que ocupa la Estación de Biología de Chamela. Se encontraron ocho agregaciones importantes por el área que ocupan (Figura 2). Se consideraron como agregaciones aquellos grupos de más de 15 individuos de *C. elaeagnoides* con un  $dap \geq 5$ , presentes en un área no mayor de 0.24 ha, y cuyas distancias entre un árbol y su vecino más cercano no superaran los 20 m. El criterio para definir a las agregaciones se decidió después de realizar las observaciones del paisaje de la Estación de Biología de Chamela y fue un criterio práctico que facilitó el trabajo de campo. Fuera de las agregaciones, *C. elaeagnoides* se distribuye de manera hiperdispersa, encontrándose sobre todo algunos individuos aislados asociados a arroyos que corren a través de la Estación de Biología, donde el tipo de vegetación es de bosque tropical semidecídulo (Lott *et al.* 1987). Los individuos de las ocho agregaciones de la Figura 2 se encontraron asociados al bosque tropical decídulo (Figura 2).

Las características estructurales que se analizaron para cada parcela fueron las siguientes: diversidad, calculada de acuerdo con el índice de diversidad de Shannon-Wiener (H), donde  $H = \sum p_i \cdot \log p_i$ , siendo  $p_i$  la proporción de la especie  $i$  y el log es en base 10 (Krebs 1985). La riqueza florística, definida por el número de especies, la composición florística, la densidad (individuos/ha), el área basal ( $m^2/ha$ ) calculada como  $Ab = \pi (\frac{1}{2} dap)^2$ , donde  $dap$  es el diámetro a la altura del pecho (Krebs 1985). Para las características de densidad y área basal, se aplicaron pruebas de  $t$  de Student para analizar si existían diferencias significativas entre sitios con y sin agregaciones de *C. elaeagnoides*. El valor de importancia (V.I.) de Curtis y McIntosh (Krebs 1985) fue utilizado como criterio para definir a las especies dominantes de cada sitio, calculado como  $V.I = \frac{1}{2} (\text{densidad relativa} + \text{área basal relativa})$ ; la densidad relativa es la densidad de cada especie, expresada como porcentaje de la densidad total y el área basal relativa es el área basal de cada especie, expresada como porcentaje del área basal total. Finalmente se analizó la estructura de tamaños de las parcelas ubicadas dentro de las agregaciones de *C. elaeagnoides*.

## VI. RESULTADOS

### A. La distribución de las agregaciones y las variaciones morfoedáficas del paisaje

Respecto a la distribución de las agregaciones de *C. elaeagnoides* en Chamela y su relación con las unidades morfoedáficas del paisaje, se encontró lo siguiente: *C. elaeagnoides* se distribuye principalmente de manera agregada en el área que ocupa la Estación de Biología de Chamela. Se encontraron ocho agregaciones importantes por el área que ocupan (Figura 2). Se consideraron como agregaciones aquellos grupos de más de 15 individuos de *C. elaeagnoides* con un  $dap \geq 5$ , presentes en un área no mayor de 0.24 ha, y cuyas distancias entre un árbol y su vecino más cercano no superaran los 20 m. El criterio para definir a las agregaciones se decidió después de realizar las observaciones del paisaje de la Estación de Biología de Chamela y fue un criterio práctico que facilitó el trabajo de campo. Fuera de las agregaciones, *C. elaeagnoides* se distribuye de manera hiperdispersa, encontrándose sobre todo algunos individuos aislados asociados a arroyos que corren a través de la Estación de Biología, donde el tipo de vegetación es de bosque tropical semidecídulo (Lott *et al.* 1987). Los individuos de las ocho agregaciones de la Figura 2 se encontraron asociados al bosque tropical decídulo (Figura 2).

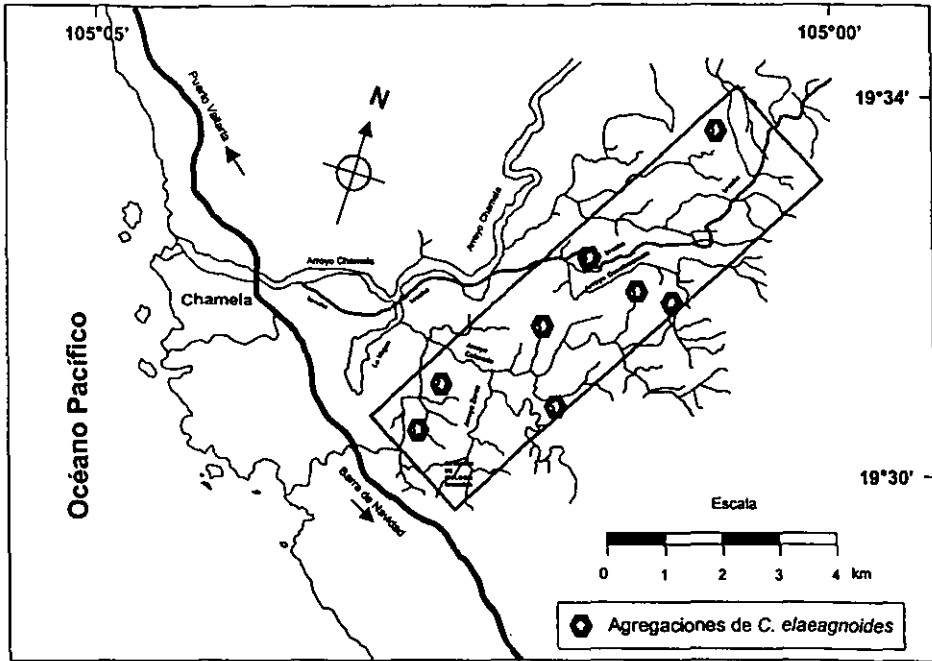


Figura 2. Ubicación de las agregaciones de *Cordia elaeagnoides* en la Estación de Biología de Chamela, Jalisco, México.

El área donde se presentan agregaciones de *C. elaeagnoides* dentro de la Estación de Biología es sumamente variada respecto a sus características de forma del relieve, material parental y tipo de suelo. De manera esquemática, en la Figura 3 se representan estas variaciones en un transecto hipotético que va desde la costa hasta la cresta del Cerro Maderas, que se localiza en el extremo noreste de la Estación de Biología.

Respecto a la distribución de las agregaciones de *C. elaeagnoides* y su relación con las unidades morfoedáficas propuestas por Coller *et al.* (en prep.), se encontró que la especie se distribuye en 6 de las 14 unidades de paisaje definidas para Chamela; espacialmente la agregación 1 se encuentra en la unidad morfoedáfica Ta, la agregación 2 en la unidad Sibt, las agregaciones 3 y 4 en Secg/g, las agregaciones 5 y 7 en Ldg, la agregación 6 en la unidad P y la agregación 8 se encuentra en la unidad Lbg (Cuadro 1 y figura 2). Las características morfoedáficas (forma del relieve, material parental y tipos de suelo) de las agregaciones de *C. elaeagnoides* son las siguientes:

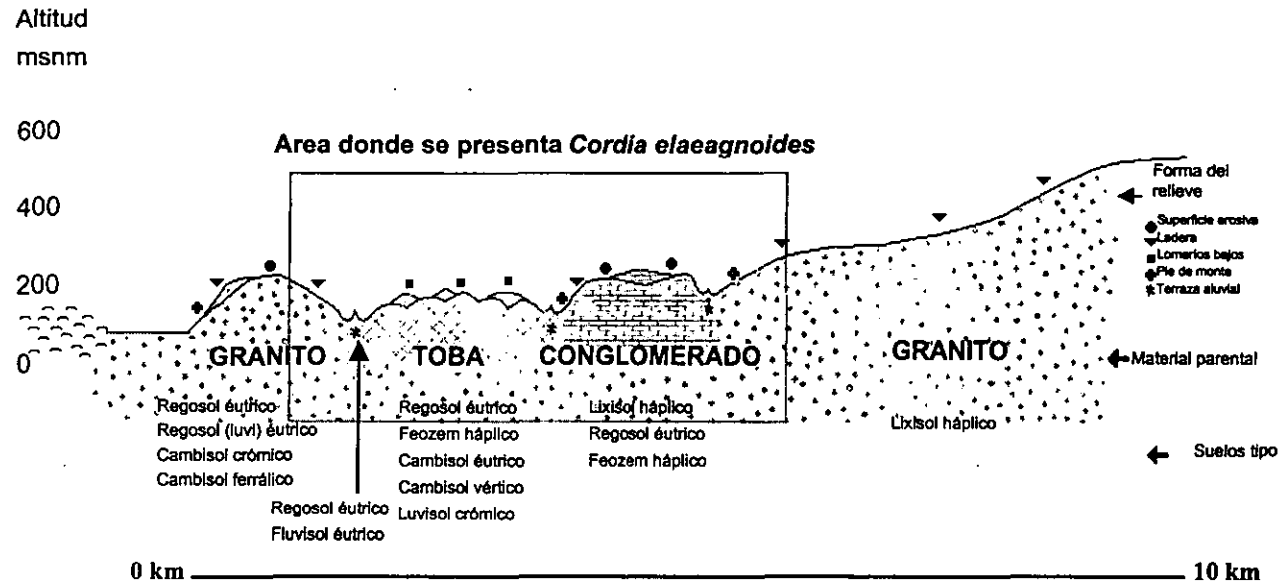


Figura 3. Distribución de *C. elaeagnoides* en la Estación de Biología de Chamela, Jalisco, México, y su relación con la heterogeneidad morfoedáfica. *C. elaeagnoides* se presenta en una amplia gama de formas de relieve, materiales parentales y tipos de suelo. En este transecto hipotético de 10 km se observa que en los sitios donde se distribuye esta especie la forma del relieve va desde superficies erosivas hasta terrazas aluviales, el material parental puede ser granito, toba o conglomerado principalmente y los suelos pueden ser variados.



La forma del relieve es heterogénea, *C. elaeagnoides* puede encontrarse en sitios planos como son las superficies erosivas y las terrazas aluviales (con una pendiente  $< 5^\circ$ ) o sitios con topografía irregular como las laderas, lomeríos y pies de monte. En las laderas la pendiente puede tener de 1 a más de  $50^\circ$  de inclinación, con una altitud de 80 a 225 msnm (Figura 4).

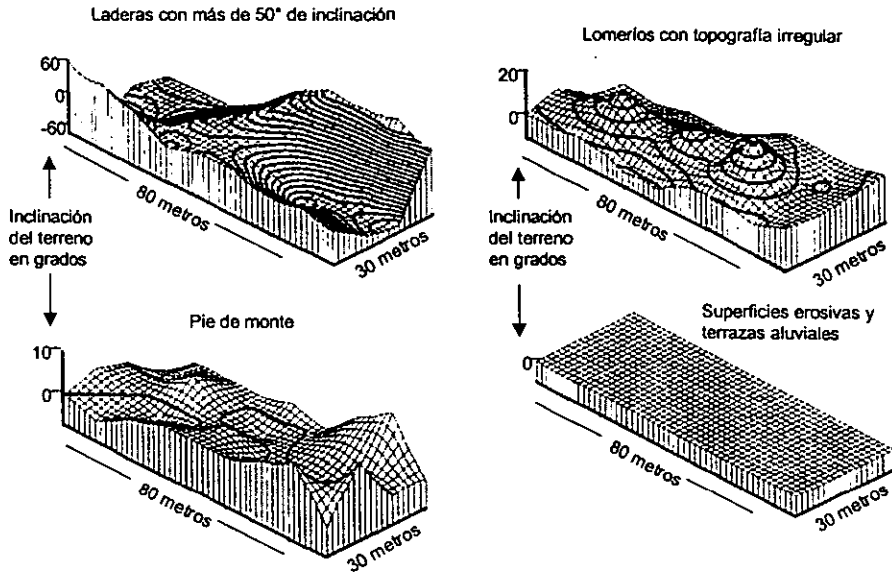


Figura 4. Formas del relieve en agregaciones de *C. elaeagnoides*. Las curvas de nivel indican inclinaciones mayores de  $5^\circ$ .

El material parental puede ser conglomerado sobre granito, granito, tobas, una mezcla de granito/toba/riolita o material aluvial (Figura 3). El suelo tipo comprende regosol eutrítico, lixisol háplico, feozem háplico y fluvisol eutrítico (Figura 3 y Cuadro 1). Lo más notable acerca de la distribución de *C. elaeagnoides* en el paisaje, es que puede presentarse en ambientes con una amplia variación morfoedáfica.

## **B. La distribución de las agregaciones y las características físicas y químicas del suelo**

El análisis de componentes principales mostró que los dos primeros componentes explican el 50.3% de la varianza (Cuadro 3); las variables de peso para el componente 1 son la profundidad fisiológica, agua disponible, N total, P de reserva, P disponible y capacidad de intercambio catiónico; en el componente principal 1, cuatro características están relacionadas exclusivamente con los nutrientes del suelo. Las variables de peso para el factor 2 fueron el drenaje, pendiente y altitud máxima.

**Cuadro 3. Resultados del análisis de componentes principales para 16 variables que representan las características físicas y químicas del suelo y 14 casos que representan las diferentes unidades morfoedáficas.**

COMPONENTE	EIGENVALORES	% DE VARIANZA	% DE VARIANZA ACUMULADA
1	5.23	32.72	32.72
2	2.82	17.62	50.34
3	2.43	15.20	65.54
4	1.92	12.00	77.54
5	1.38	8.60	86.14

En la Figura 5 se muestra el ordenamiento de las 14 unidades morfoedáficas que se analizaron en el ACP, con respecto a los componentes principales 1 y 2.

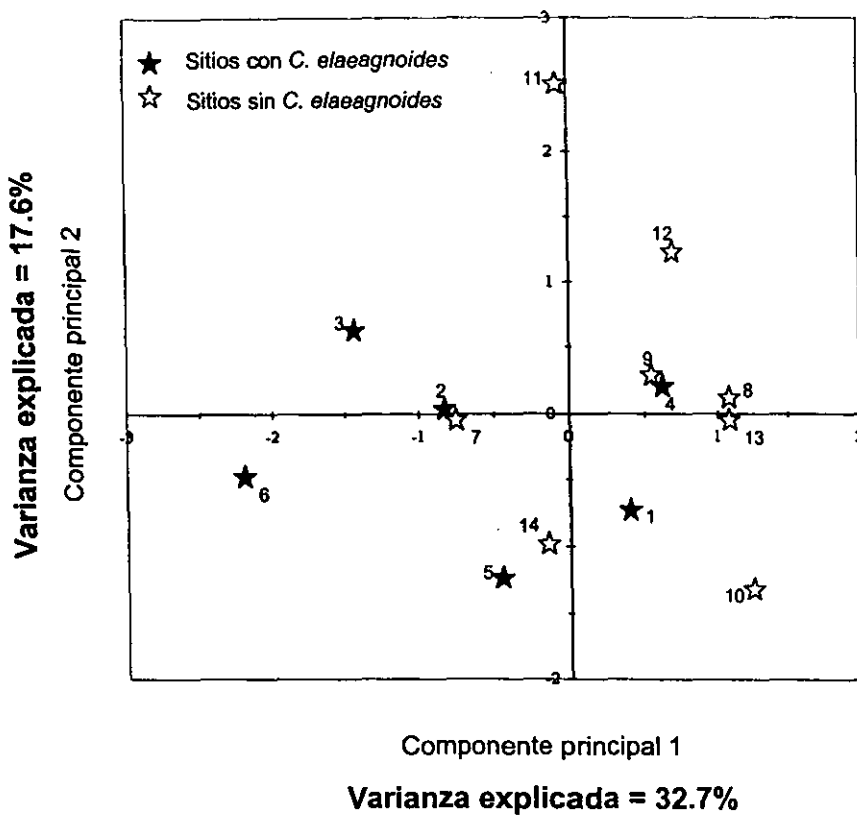


Figura 6. Ordenamiento de las unidades morfoedáficas respecto a los componentes principales 1 y 2. (Cuadro 1).

Al observar la Figura 5, no se nota una clara agrupación de las unidades morfoedáficas, lo que sugiere que la combinación de características físicas y químicas usadas para describirlas no definen conjuntos de unidades morfoedáficas con características similares en términos de su efecto sobre la presencia/ausencia de *C. elaeagnoides*. De esta forma, se decidió analizar el ordenamiento de las unidades únicamente en relación con el componente principal 1, puesto que es el que explica el mayor porcentaje de la varianza. Los resultados de este análisis se encuentran en la Figura 6, en donde se observa una tendencia hacia valores negativos en las unidades morfoedáficas que presentan *C. elaeagnoides* (las 6 primeras). Al aplicar una prueba de correlación del punto biserial a l

os datos del componente principal 1, los resultados indican que existen diferencias significativas entre las unidades morfoedáficas que presentan a las agregaciones de *C. elaeagnoides*, respecto a las unidades morfoedáficas que no las presentan ( $t_{(2,12)}; p=0.05) = 2.192$ , Figura 6). Ahora bien, con el objeto de reconocer cuáles fueron las variables de peso que contribuyeron a explicar la varianza del componente principal 1, se aplicaron pruebas de correlación del punto biserial y se observó que las variables que presentan diferencias significativas entre unidades morfoedáficas con agregaciones de *C. elaeagnoides* respecto a unidades sin la especie, son el P de reserva y la capacidad de intercambio catiónico, ambas variables tienen que ver directamente con la disponibilidad de nutrientes en el suelo (Cuadro 4).

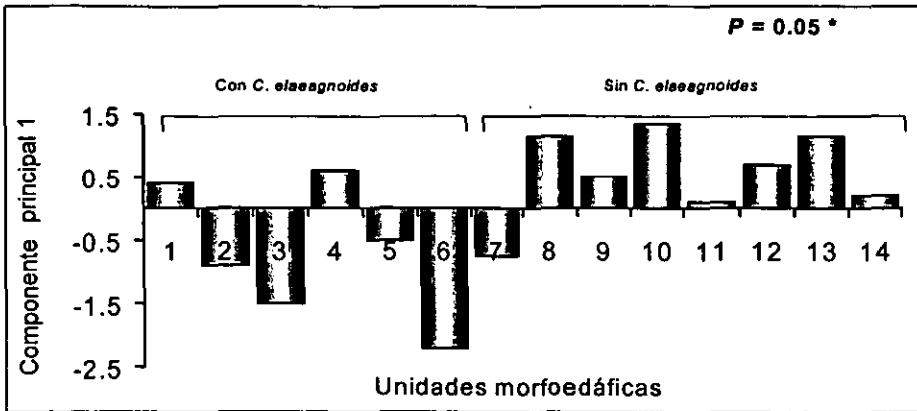


Figura 6. Ordenamiento de las 14 unidades morfoedáficas respecto al componente principal 1. Se presentan diferencias significativas entre unidades con y sin *C. elaeagnoides*, para el componente principal 1\*.

**Cuadro 4. Análisis de correlación del punto biserial en las variables de peso del componente principal 1. Se presenta la media y error estándar (entre paréntesis) de las características físicas y químicas del suelo, en unidades con y sin *C. elaeagnoides*.**

Variable	Unidades con <i>C. elaeagnoides</i>	Unidades sin <i>C. elaeagnoides</i>	<i>t</i> (2,12)	<i>p</i>
	(n=6)	(n=8)		
N total (kg/m <sup>2</sup> )	0.79 (0.22)	0.57 (0.09)	1.06	>0.05
P disponible	3.39 (1.40)	0.99 (0.52)	1.86	>0.05
<b>P de reserva (g/m<sup>2</sup>)</b>	<b>325.91</b> <b>(83.42)</b>	<b>110.21</b> <b>(37.73)</b>	<b>2.64</b>	<b>&lt;0.05 *</b>
<b>Capacidad de Intercambio Catiónico (eq/m<sup>2</sup>)</b>	<b>78.46</b> <b>(14.49)</b>	<b>35.04</b> <b>(6.23)</b>	<b>3.08</b>	<b>&lt;0.01 *</b>
Profundidad fisiológica (cm)	45.08 (10.16)	48.06 (10.72)	0.20	>0.05
Agua disponible (L/m <sup>2</sup> )	85.48 (16.98)	66.83 (16.13)	0.81	>0.05

\* significativo

En las unidades morfoedáficas donde se presenta *Cordia elaeagnoides* el P de reserva y la capacidad de intercambio catiónico es más del doble de la que corresponde a las unidades donde no está la especie.

### **C. Estructura y composición de la vegetación e importancia de *C. elaeagnoides* en la comunidad arbórea**

La diversidad específica, estimada por el índice de Shannon-Wiener, es similar para lugares con y sin agregaciones de *C. elaeagnoides* (Cuadro 5); asimismo la riqueza florística fue similar entre sitios con y sin agregaciones de *C. elaeagnoides*. Aunque sí se observa una tendencia de menor diversidad en los sitios con agregaciones de *C. elaeagnoides* respecto a los sitios sin la especie.

La densidad promedio de individuos es menor en los sitios donde se presentan agregaciones de *C. elaeagnoides* respecto a la densidad en los sitios donde la especie no se presenta (Cuadro 5;  $t_{(5, p<0.05)} = 3.32$ ). Respecto al área basal, esta no difiere significativamente entre sitios con y sin agregaciones de *C. elaeagnoides* (Cuadro 5;  $t_{(5, p<0.05)} = 1.25$ ).

**Cuadro 5. Características estructurales del bosque tropical deciduo en siete unidades morfoedáficas, en cuatro de las cuales están presentes agregaciones de *Cordia elaeagnoides*.**

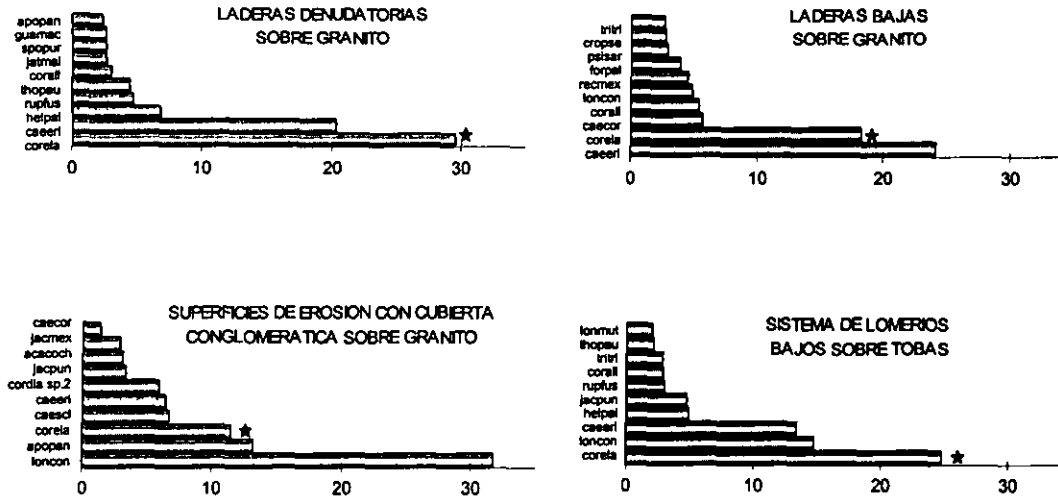
PRESENCIA / AUSENCIA DE <i>Cordia elaeagnoides</i>	UNIDAD MORFOEDAFICA*	INDICE DE DIVERSIDAD DE SHANNON-WIENER	NUMERO DE ESPECIES	DENSIDAD (ind/ha)	AREA BASAL (m <sup>2</sup> /ha)
presente	Secg/g	2.29	32	1404	14.25
presente	Ldg	2.92	42	1046	19.83
presente	Slbt	2.96	38	997	16.25
presente	Lbg	3.23	45	1112	35.06
ausente	Ser/g	3.06	46	1685	13.30
ausente	Lig	3.16	50	1394	11.50
ausente	Lag	3.14	36	1685	17.60

\*Secg/g = Superficies de erosión con cubierta conglomerática sobre granito, Ldg = Laderas denudatorias sobre granito, Slbt = Sistema de lomeros bajos sobre tobas, Lbg = Laderas bajas sobre granito, Ser/g = Superficies de erosión sobre riolita/granito, Lig = Laderas intermedias sobre granito y Lag = Laderas altas sobre granito.

El índice de valor de importancia fue utilizado como criterio para definir a las especies dominantes en cada sitio: En la Figura 7 se representan los valores de importancia de las 10 especies principales de cuatro unidades morfoedáficas donde se presentaron agregaciones de *C. elaeagnoides*, y en la Figura 8 puede observarse a las 10 especies más importantes de tres unidades morfoedáficas en donde *C. elaeagnoides* está ausente. En el Apéndice se presenta el listado florístico completo de las unidades morfoedáficas muestreadas.

## Sitios con *C. elaeagnoides*

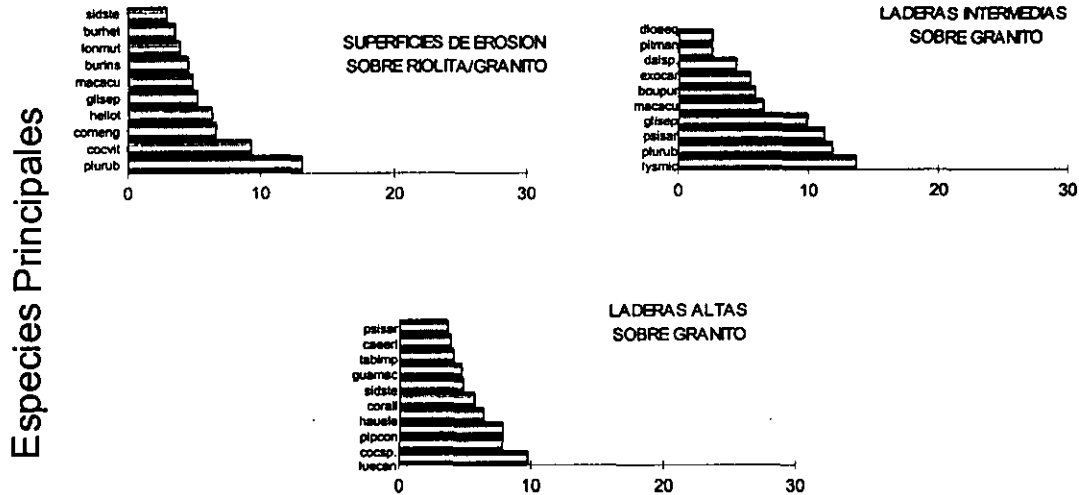
Especies Principales



## Valor de Importancia (%)

Figura 7. Valor de importancia de las 10 especies principales en cuatro unidades morfoedáficas con *C. elaeagnoides*. Especies: acacoch, *Acacia cochliacantha*; apopan, *Apoplanesia paniculata*; caecor, *Caesalpinia coriaria*; caeerl, *Caesalpinia eriostachys*; caeescl, *Caesalpinia sclerocarpa*; coral, *Cordia alliodora*; cordia sp. 2, *Cordia sp.*; corela, *Cordia elaeagnoides*; cropse, *Croton pseudoniveus*; forpal, *Forchhammeria pallida*; guamac, *Guepira macrocarpa*; helpal, *Heliconia pallidus*; jacmex, *Jacaratia mexicana*; jacpun, *Jacquinia pungens*; jatmal, *Jatropha malacophylla*; loncon, *Lonchocarpus constrictus*; lonmut, *Lonchocarpus mutans*; psisar, *Psidium sartorianum*; recmex, *Recchia mexicana*; rupfus, *Ruprechtia fusca*; spopur, *Spondias purpurea*; thopau, *Thouinia paucidentata* y tritri, *Trichilia trifolia*.

## Sitios sin *C. elaeagnoides*



## Valor de Importancia (%)

Figura 8. Valor de importancia de las 10 especies principales en tres unidades morfoedáficas sin *C. elaeagnoides*. Especies: boupur, *Bourreria purpusii*; burhet, *Bursera heteresthes*; burins, *Bursera instabilis*; caeerl, *Caesalpinia eriostachys*; cocsp., *Coccoloba* sp.; cocvit, *Cochlospermum vitifolium*; comeng, *Comocladia engleriana*; corall, *Cordia alliodora*; dalsp., *Dalbergia* sp.; dioaeq, *Diospyros aequoris*; exocar, *Exostema caribaeum*; glisep, *Gliricidia sepium*; guamac, *Guapira macrocarpa*; hauele, *Hauya elegans*; hellot, *Heliopsis lottiae*; honmun, *Lonchocarpus mutans*; luecan, *Luehea candida*; lysmic, *Lysiloma microphylla*; macacu, *Machaonia acuminata*; pipcon, *Piptadenia constricta*; pitman, *Pithecellobium mangense*; plurub, *Plumeria rubra*; psisar, *Psidium sartorianum*; sidste, *Sideroxylon stenosperrum* y tabimp, *Tabebuia impetiginosa*.



En las agregaciones de *C. elaeagnoides* el 75% de la dominancia se encuentra representada por sólo 10 especies. En las mismas, *C. elaeagnoides* ocupa los primeros lugares de importancia o dominancia, con valores que van de 11.4 a 29.4%. Estos valores, en promedio, son superiores a los de las especies más importantes en las tres unidades morfoedáficas sin *C. elaeagnoides*, donde los valores de importancia son menores al 10% para la especie *Luehea candida* (DC.) Mart. en las Laderas Altas Sobre Granito, 13.1% para *Plumeria rubra* L. en las Superficies de Erosión sobre Riolita/Granito y de 13.7% para *Lysiloma microfila* Benth. en las Laderas intermedias sobre Granito (Figuras 7 y 8). En las unidades morfoedáficas donde se presentan agregaciones de *C. elaeagnoides* puede notarse que los valores de dominancia que se concentran en sólo cinco especies (y que van del 58 al 69%), y son equiparables con los valores de dominancia para 10 especies en las unidades morfoedáficas donde no se presenta *C. elaeagnoides* (Figuras 7 y 8). Las especies que dominan varían de un sitio a otro; sólo en algunos casos pueden encontrarse especies comunes que se presentan en tres o más sitios, sin embargo sus valores de importancia o dominancia son variables (Figura 9).

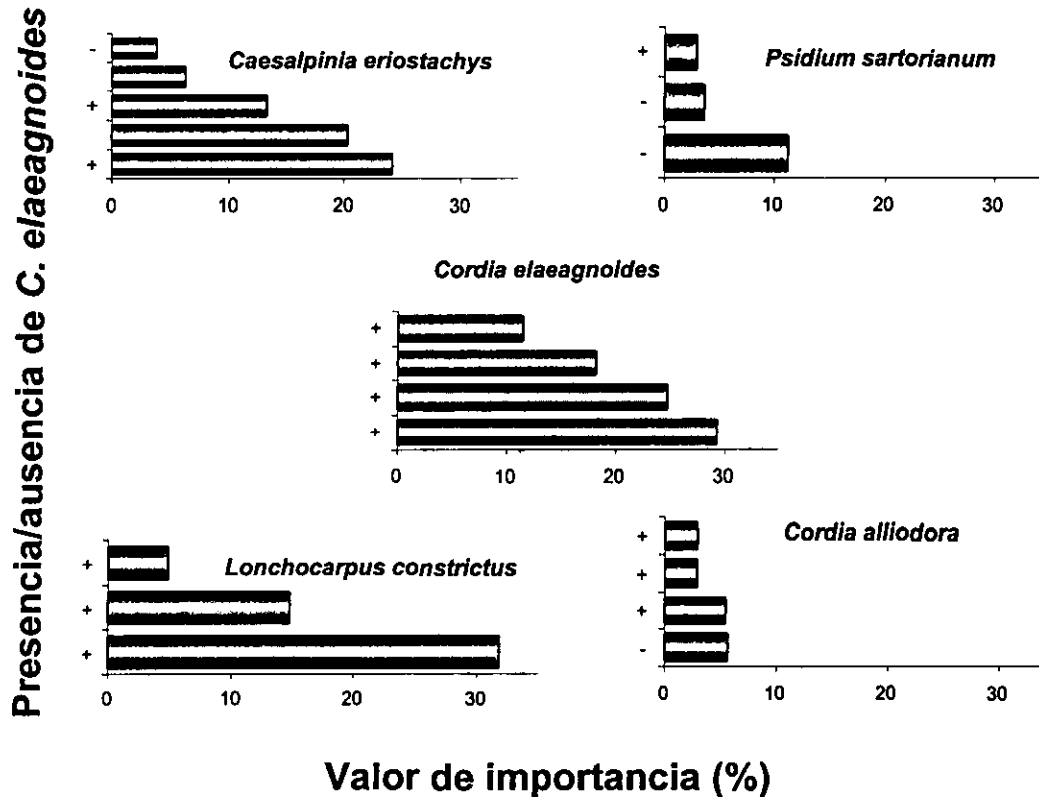


Figura 9. Valores de importancia de las especies más comunes en unidades morfoedáficas con y sin agregaciones de *C. elaeagnoides*. En el eje Y se advierte la presencia/ausencia de *C. elaeagnoides*. Puede notarse que los valores de importancia son variables entre sitios y que las especies *Caesalpinia eriostachys* y *Cordia alliodora* son comunes en sitios con y sin la presencia de agregaciones de *C. elaeagnoides*.

Con referencia a la estructura diamétrica de la comunidad arbórea (dap), en las unidades morfoedáficas donde se presentan agregaciones de *C. elaeagnoides* se puede apreciar que la distribución diamétrica tiene forma de J invertida, donde los individuos más abundantes son los de menor tamaño, lo cual ocurre independientemente de las características de la forma del relieve, el material parental, la altitud, o el tipo de suelo de cada sitio (Figura 10).

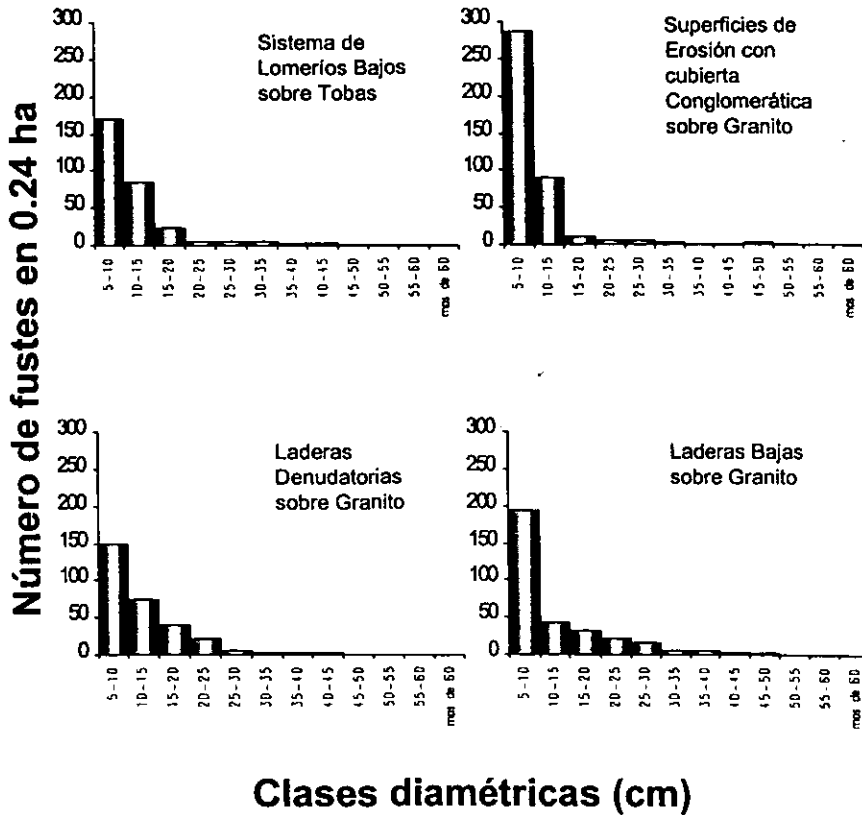


Figura 10. Estructura diamétrica de la comunidad arbórea en cuatro unidades morfoedáficas donde se presentan agregaciones de *C. elaeagnoides*.

Respecto a la estructura diamétrica de *C. elaeagnoides*, se observan distribuciones variadas, algunas de ellas con dos picos de frecuencia. Los picos de frecuencia pueden indicar pulsos pasados de reclutamiento de la especie (Figura 11).

También puede apreciarse que en la unidad morfoedáfica de Laderas Bajas sobre Granito hay muy pocos individuos de las clases diamétricas de 10-15 cm y de 5-10 cm, en comparación con las otras tres unidades, donde esta clase diamétrica presenta más de 15 individuos.

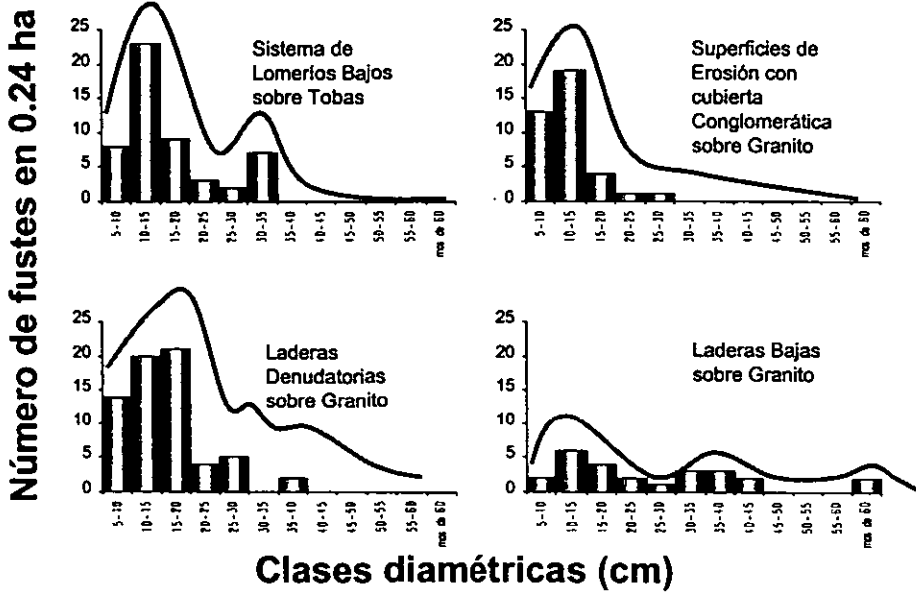


Figura 11. Estructura de tamaños de los individuos de *C. elaeagnoides* en cuatro diferentes unidades morfoedáficas. Puede apreciarse que en algunas unidades morfoedáficas se presentan dos o más picos de frecuencia, lo cual podría indicar pulsos de reclutamiento.

## VII. DISCUSIÓN

### La distribución de las agregaciones y las variaciones morfoedáficas del paisaje

La distribución de *C. elaeagnoides* ha sido reportada principalmente como agregada (Lott et al. 1987, Martijena y Bullock 1994, van Groenendael et al. 1996), lo cual está de acuerdo con los resultados de esta tesis que confirman que *C. elaeagnoides* se comporta como muchas de las especies arbóreas de los bosques tropicales secos, las cuales se distribuyen de manera agregada (Hubbell 1979). Es posible contar con evidencias que contribuyan a afirmar que el patrón de distribución de *C. elaeagnoides* es agregado, sin embargo para tratar de evaluar qué determina la distribución de las agregaciones de *C. elaeagnoides* en el paisaje, se requiere del análisis de los procesos que promueven la formación de agregaciones en la vegetación arbórea de los bosques tropicales. Como se mencionó, al respecto se han planteado varias hipótesis, entre las que se encuentran algunas relacionadas con la heterogeneidad ambiental, el modo de dispersión de las especies, las interacciones bióticas, la dinámica de la comunidad y los procesos históricos.

De acuerdo con la propuesta de Passarge (1929) y otros, la vegetación se distribuye en respuesta a la heterogeneidad ambiental; esta heterogeneidad ambiental puede analizarse en varios niveles, por ejemplo puede analizarse la distribución de la vegetación respecto a gradientes de altitud, captación de luz, inclinación del terreno, disponibilidad de agua y disponibilidad de nutrientes, o bien, el estudio de la distribución de la vegetación se puede abordar respecto a unidades de paisaje multifactoriales. Específicamente para la Estación de Biología de Chamela, se ha propuesto que la vegetación puede distribuirse de acuerdo a unidades morfoedáficas de paisaje (Cotler et al. en prep.). Para el caso específico de la distribución de las agregaciones de *C. elaeagnoides* en esta zona se encontró que la especie se distribuye en una amplia variedad de condiciones morfoedáficas, pues se le encuentra en 6 de las 14 unidades de paisaje propuestas por Cotler et al. (en prep.). No se encontraron diferencias respecto a los patrones del relieve, la pendiente, la altitud (excepto en la unidad de Laderas Altas sobre Granito donde la altitud va de los 460 a los 540 msnm), el material parental y los tipos de suelo entre unidades morfoedáficas con y sin agregaciones de *C. elaeagnoides*, lo cual sugiere que las unidades morfoedáficas, como tales, no explican la distribución de

las agregaciones de *C. elaeagnoides*, sino que pueden ser sólo algunos de estos u otros los factores que pueden estar involucrados en su distribución.

Para la misma región de la Estación de Biología de Chamela se encontró que la distribución de la vegetación en cinco cuencas experimentales, está asociada a patrones de orientación, elevación e insolación del terreno. Estos patrones presentan un mosaico de condiciones y recursos que permiten un establecimiento y crecimiento diferencial de las especies de árboles (Baivanera 1999). La idea de que la distribución de la vegetación puede depender solo de algunos componentes del paisaje es apoyada por estudios como el de Medley (1992) para un bosque tropical semi-árido en Kenya, donde se encontró que la distribución de la vegetación se debe a la alta diversidad de geoformas, producto de una heterogénea depositación de sedimentos y una variada hidrología del área de estudio. Otro ejemplo se presenta en una zona árida en Arizona, donde los patrones de vegetación en una escala local, dependen de la variación en la inclinación del terreno y la textura del suelo (Parker 1991).

#### **La distribución de las agregaciones y las características físicas y químicas del suelo**

Puesto que el suelo es uno de los componentes ambientales más importantes para las plantas (Denslow 1987), se analizó si la distribución de las agregaciones de *C. elaeagnoides* presenta alguna relación con las características físicas y químicas del suelo. Se observó que la concentración de P de reserva en las unidades morfoedáficas donde se distribuyen las agregaciones de *C. elaeagnoides* fue mayor a la de las unidades sin la especie (325.9 g/m<sup>2</sup> y 110.2 g/m<sup>2</sup>, respectivamente).

La Estación de Biología de Chamela es un área donde se presenta una elevada heterogeneidad ambiental, producto de la transformación morfoedáfica del paisaje y la dinámica de las especies a través del tiempo; dentro de tal heterogeneidad se desarrollaran sitios con altas concentraciones de P, donde posiblemente *C. elaeagnoides* haya tenido la posibilidad de llegar debido a su dispersión por el viento y, que al llegar a esos sitios su establecimiento y crecimiento se favorecieran. El crecimiento de las plántulas e individuos juveniles de *C. elaeagnoides* es rápido (van Groenedael *et al.* 1996); además, esta especie responde rápidamente al periodo de lluvias produciendo nuevas hojas (Bullock y Solís-Magallanes 1990); por tanto, podría asimilar rápidamente el

P que está disponible. Tal vez esto le confiere a *C. elaeagnoides* ventajas sobre otras especies arbóreas de lento crecimiento y propicia su dominancia en esos sitios.

Durante la estación seca, se acumulan cantidades elevadas de P en el mantillo y en el suelo superficial en la Estación de Biología de Chamela (Campo *et al.* 1998). Debido a que en este tiempo la mayoría de los árboles pierde sus hojas, las cuales pasan a formar parte del mantillo, y a que las raíces finas están muertas en su mayoría (Kummerow *et al.* 1990); en esta estación se reduce la asimilación y pérdida de P y aumenta su banco inmovilizado (Campo *et al.* 1998). Una vez que comienza la época de lluvias, el aumento repentino en el potencial del agua del suelo podría causar plasmoptosis microbiana (Kieft *et al.* 1987), lo que permite la liberación del P inmovilizado, cuando el P se encuentra disponible en el suelo y bajo condiciones favorables de humedad, es tomado por las plantas. La alta concentración radicular en los horizontes superficiales (para Chamela, dos terceras partes de las raíces totales se presentan en los primeros 20 cm de profundidad del suelo, Castellanos *et al.* 1991), podría reducir los niveles de P y limitar sus pérdidas (Campo 1995).

En la Estación de Biología de Chamela, la alternancia de los ciclos húmedos y secos, así como el ciclaje de materia orgánica, parecen ser factores clave en la dinámica del P en el ecosistema (Campo 1995); pues, la materia orgánica en forma de hojarasca proporciona 0.36 g/m<sup>2</sup> del P del suelo anualmente, lo que equivale al 70% del P en ciclaje. Probablemente en las agregaciones de *C. elaeagnoides* se produzca una mayor cantidad de hojarasca anualmente en comparación con sitios donde la especie no está. También es posible que en las agregaciones haya una mayor cantidad de raíces finas y una mayor actividad microbiana que permitan la captación de una mayor cantidad de P; o bien, es posible que la hojarasca de *C. elaeagnoides* sea más rica en P que la de otras especies fuera de las agregaciones. Es posible que *C. elaeagnoides* asimile altas cantidades de P durante la época de crecimiento (en lluvias) y lo acumule como biomasa y, una vez que las hojas caen en la época seca, sean degradadas por los microorganismos de tal modo que cuando las lluvias lleguen nuevamente, el P se mineralice volviéndose disponible y entonces *C. elaeagnoides* lo asimile rápidamente repitiendo el ciclo.

En resumen, es posible que *C. elaeagnoides* se establezca en lugares donde de antemano se presentaban altas concentraciones de P; o bien, que *C. elaeagnoides* transforme el ambiente de los sitios donde se establece, de modo que "secuestre" una gran cantidad de P de su entorno y lo recicle año con año.

Por otra parte, es importante mencionar que las muestras de suelo que se utilizaron en esta tesis fueron colectadas en la época seca, cuando se produce acumulación de P en el suelo y tal vez si las muestras se hubieran colectado en la época de lluvias, cuando los niveles de P disponible se reducen (Campo et al. 1998), posiblemente no hubiera sido factible detectar la diferencia en la concentración de P entre unidades morfoedáficas con y sin agregaciones de *C. elaeagnoides*.

Al igual que el P, se observó que la capacidad de intercambio catiónico fue mayor en las unidades morfoedáficas donde se distribuyen las agregaciones de *C. elaeagnoides*. Evidencias encontradas por Campo et al. (en prensa), sugieren que el intemperismo del material parental constituye una forma importante de ingreso de nutrientes como K, Ca y Mg, al ecosistema tropical estacional de Chamela. Debido a que Campo (1995) observó una elevada disolución de minerales en los horizontes superficiales del suelo; donde las raíces finas se concentran y la actividad microbiana es elevada, este autor sugiere que las plantas posiblemente utilicen nutrientes procedentes del intemperismo.

Un alto contenido de cationes intercambiables en el suelo del BTD de Chamela puede deberse a un alto intemperismo de la roca madre o a una elevada tasa de mineralización de los mismos en el mantillo (Campo et al. en prensa). Los resultados de esta tesis referentes a una mayor capacidad de intercambio catiónico en agregaciones de *C. elaeagnoides* ( $78.5 \text{ eq/m}^2$ ) en comparación con unidades morfoedáficas sin la especie ( $35.0 \text{ eq/m}^2$ ) sugieren, por un lado, que el grado de intemperismo de la roca madre puede ser mayor en las unidades morfoedáficas con agregaciones de *C. elaeagnoides* que en unidades sin la especie. La intemperización de la roca madre puede ser resultado de los procesos pedogenéticos a través del tiempo, pero también pueden ser el resultado del efecto de la vegetación sobre la roca madre. Por otra parte la alta capacidad de intercambio catiónico en las agregaciones de *C. elaeagnoides*, puede deberse al ciclaje de los cationes como el K, Ca y Mg.

En Chamela la hojarasca representa el 53% del K que se recicla, el 99% del Ca y el 84% del Mg (Campo et al. en prensa). La descomposición de la hojarasca ha sido considerada una de las más importantes vías del ciclaje de nutrientes en los ecosistemas de BTD (Kundu 1990). Mientras más rápida sea la descomposición de la hojarasca, más rápida será la mineralización de los cationes como el K, Ca y Mg; y por tanto, menor será su permanencia en el piso del bosque. Jaramillo y Sanford (1995) calcularon los tiempos de permanencia del K, Ca y Mg en el piso del bosque de Chamela y encontraron que esos tiempos son de 0.39, 1.71 y 0.55 años respectivamente para los tres cationes



mencionados. Por otra parte, Campo *et al.* (en prensa), también calcularon el tiempo de permanencia de los tres cationes y encontraron que para el Ca la permanencia es de 1.77 años, para el K es de 0.86 y para el Mg es de 1.17 años, estas diferencias que ambos autores encontraron en el tiempo de permanencia, pueden ser debidas a distintas velocidades de mineralización (Campo *et al.* en prensa). Es posible que en las agregaciones de *C. elaeagnoides* la descomposición del mantillo y la mineralización de los cationes ocurra en mayor escala o a una velocidad mayor, propiciando una mayor concentración de éstos cationes en el suelo de las agregaciones, respecto al suelo fuera de ellas. Otra posibilidad es que la descomposición de la hojarasca y la mineralización de los cationes sea igual dentro y fuera de las agregaciones, pero que la hojarasca dentro de las agregaciones sea más rica en cationes como el Ca, K y Mg.

La gran acumulación de formas solubles de cationes como el K, Ca y Mg podría constituir un importante banco de nutrientes disponibles en el suelo (Campo 1995) que, aunado a la abundancia de coloides orgánicos e inorgánicos y una alta humedad del suelo, aumentan la capacidad de adsorción y absorción de nutrientes, determinando una alta producción primaria neta en el BTB de Chamela (Martínez-Yrizar *et al.* 1996.).

En este contexto es importante tener en cuenta que la destrucción de los bosques trae consigo problemas de erosión, y que la erosión, a su vez, produce una elevada pérdida de nutrientes del suelo (Maass *et al.* 1988, García-Oliva 1992) y por consiguiente la disminución de la biomasa microbiana. Este escenario plantea la necesidad de explotar adecuadamente las tierras transformadas con propósitos agropecuarios para evitar que se erosionen y la urgencia de conservar los sitios que presentan vegetación de BTB, más aún cuando se trata de sitios que presentan una mayor cantidad de nutrientes (P, K, Ca, Mg) que el resto del bosque, tal como ocurre en las unidades morfoedáficas donde se presentan las agregaciones de *C. elaeagnoides*.

### **Estructura y composición de la vegetación e importancia de *Cordia elaeagnoides* en la comunidad arbórea**

Respecto a los resultados relacionados con la estructura de la vegetación, Trejo (1998) y Lott *et al.* (1987) entre otros, coinciden en que el BTB de Chamela es de los más diversos de México y que la diversidad florística es superior a la que se esperaría de acuerdo con la precipitación anual que recibe (alrededor de 700 mm). La diversidad y la riqueza florística del BTB de Chamela difiere entre las agregaciones de *C. elaeagnoides*

y el BTB adyacente. No obstante, en el presente trabajo se encontró que las especies dominantes o con mayor valor de importancia son diferentes entre sitios con y sin *C. elaeagnoides*. Respecto a la densidad, esta es menor en las agregaciones de *C. elaeagnoides*; no obstante el área basal dentro y fuera de las agregaciones no difiere significativamente, lo cual sugiere que en las agregaciones el diámetro de los individuos es mayor.

En un ámbito general, la dominancia es un componente importante en la organización de la comunidad, pues las especies dominantes suelen ser el centro de interacciones de las que dependen muchas otras especies en una comunidad; las características de dichas especies dominantes suelen ejercer efectos en la estabilidad de la comunidad, así como en su organización (Krebs 1985). A pesar de la alta diversidad de los bosques tropicales como el de la Estación de Biología de Chamela (Lott *et al.* 1987) y a pesar de que muchas de las especies están representadas por un sólo individuo (Trejo 1998), la dominancia está concentrada sólo en pocas especies (Rzedowski 1978), lo cual es todavía más notable en las agregaciones de *C. elaeagnoides* donde sólo cinco especies pueden representar del 58 al 69% de la dominancia. Las especies que dominan en las agregaciones, son diferentes entre sitios, esto sugiere que cada agregación presenta distintas formas y niveles de organización de la comunidad y por tanto, es posible que las agregaciones estén sujetas a diferentes dinámicas.

El BTB de Chamela puede ser visto como una matriz donde se presenta una alta diversidad de especies arbóreas y donde se encuentran inmersos parches de vegetación dominados por una o pocas especies, como es el caso de las agregaciones formadas por *Celaenodendron mexicanum* (Martijena y Bullock 1994) y *Cordia elaeagnoides* (van Groenendael *et al.* 1996). En esas agregaciones las especies dominantes pueden ejercer efectos en la organización y dinámica de la comunidad. Por ejemplo la dominancia de *C. elaeagnoides* puede relacionarse con factores diversos, como un bajo índice de depredación, que en el caso de insectos es del orden de 0 - 7.8 % y en el caso de roedores es de 5 - 11 %, pues se considera como un recurso de baja calidad para los animales (van Groenendael *et al.* 1996). *C. elaeagnoides* se distribuye preferentemente en sitios con una orientación este (obs. pers.), por lo cual la especie puede estar menos expuesta a fenómenos destructivos como son los ciclones, los cuales afectan sobretudo las laderas oeste (Bullock 1986), y tal vez esto también contribuye a que *C. elaeagnoides* sea una especie dominante.

La distribución de tamaños de los diámetros de *C. elaeagnoides* es variada; en algunas agregaciones existen dos o más picos de frecuencia que sugieren grupos de individuos con la misma edad, pues se ha documentado que hay una alta correlación ( $r = 0.95$ ,  $p < 0.001$ ) entre el dap y la edad que podrían representar un reclutamiento en pulsos (van Groenendael *et al.* 1996). Aunado a esto, existen evidencias de que *C. elaeagnoides* produce una gran cantidad de frutos anualmente, pero muchos frutos no llegan a madurar y contienen semillas abortadas. Se ha observado que la maduración de las semillas depende de la humedad del suelo, de tal manera que en los años con mayor humedad, *C. elaeagnoides* produce gran cantidad de semillas viables que pueden saciar a los pocos depredadores de la especie y pueden sobrepasar la intensidad de la mortalidad, lo cual podría favorecer el reclutamiento, la persistencia y la posterior dominancia de *C. elaeagnoides* en el dosel (van Groenendael *et al.* 1996).

Entre las diversas hipótesis (dispersión restringida de las especies, las interacciones bióticas que favorecen el establecimiento de especies de manera aparchonada, una dinámica aparchonada de la comunidad y los procesos históricos que restringen la distribución homogénea de las especies en el paisaje) que se han planteado para explicar las causas que promueven la formación de agregaciones en la vegetación arbórea de los bosques tropicales, existen algunas evidencias que sugieren que la distribución de *C. elaeagnoides* está más relacionada con las características del suelo que con otros factores como la dispersión, las interacciones bióticas o la dinámica de la comunidad, pues como ya se ha mencionado, el modo de dispersión de cada especie puede determinar qué tan cerca o lejos lleguen los propágulos respecto a la planta madre; a mayor distancia de dispersión de los propágulos respecto a la planta madre, menor posibilidad de formación de agregaciones. En *C. elaeagnoides* el modo de dispersión de su polen y semillas es por el viento, lo que sugiere que esta especie coloniza sitios distantes de la planta madre y tiende a presentar una distribución hiperdispersa. El modo de dispersión de las semillas de *C. elaeagnoides*, aunado a su baja depredación (0-8%; van Groenendael *et al.* 1996), hacen posible la disponibilidad de semillas en gran cantidad de sitios del BTD de Chamela. Una vez que las semillas germinan, el establecimiento podría depender de un periodo de lluvias favorable, que permita el crecimiento de las plántulas e individuos juveniles. El crecimiento de *C. elaeagnoides* en sus etapas iniciales es rápido, lo que contribuye a un rápido establecimiento de los individuos juveniles en nuevos sitios. La permanencia de los individuos juveniles de *C. elaeagnoides* en el BTD, puede depender principalmente de la disponibilidad de agua en el suelo, pues para *C.*

*elaeagnoides*, al igual que para muchas especies de árboles del BTd, el agua es un factor que limita su sobrevivencia. En resumen, el modo de dispersión de *C. elaeagnoides*, así como su baja tasa de depredación, probablemente no contribuyen a explicar la formación de sus agregaciones.

Las asociaciones micorrízicas se han propuesto como un factor que induce a la dominancia de una o más especies en un área dada (Janos 1980, Swaine y Hall 1981, Alexander 1989), pues favorecen el establecimiento y crecimiento de las especies arbóreas que infectan. Por consiguiente, estas especies arbóreas tendrían ventajas respecto a otras para habitar áreas del paisaje donde las condiciones son desfavorables (por ejemplo, suelos someros y con pocos nutrientes). Sin embargo, la probabilidad de infección por micorrizas es diferente en especies que presentan características de colonizadoras respecto a especies con crecimiento lento: se ha documentado que las especies colonizadoras, como se sugiere que es *C. elaeagnoides* (van Groenenedael *et al.* 1996), tienen una baja respuesta a la infección por micorrizas en comparación con especies de lento crecimiento (Janos 1980, Huante *et al.* 1993); por lo tanto, resulta poco probable que la formación de agregaciones de *C. elaeagnoides* en el paisaje se deba a la interacción de esta especie arbórea con hongos micorrízicos. Si bien no existe una teoría de la sucesión para BTds (Campo com. pers.), Hart *et al.* (1989) proponen que la monodominancia es un estado transitorio, que se presenta en especies pioneras o colonizadoras que posteriormente serán substituidas por las especies del sotobosque. Esta hipótesis podría apoyar la idea de que la formación de las agregaciones de *C. elaeagnoides* está relacionada con su estrategia de vida colonizadora; sin embargo, se han observado plántulas e individuos juveniles de *C. elaeagnoides* (que son parte del sotobosque) en sitios donde se presenta un bosque maduro, bien sea dentro o fuera de las agregaciones (obs. pers.), lo cual sugiere que la formación de agregaciones de *C. elaeagnoides* no corresponde a un estado transitorio, pues es probable que estas plántulas e individuos juveniles reemplacen a los árboles que ahora conforman el dosel.

Respecto al régimen de disturbios, Hart *et al.* (1989) y Oliver y Larson (1990) han propuesto que los bosques dominados por una o pocas especies posiblemente sean el resultado de un régimen de disturbios poco frecuente. La Estación de Biología de Chamela está sujeta a disturbios cíclicos y extensos, tales como sequías severas y huracanes (García-Oliva *et al.* 1991), lo cual puede hacer suponer que los sitios donde se presentan las agregaciones de *C. elaeagnoides* son sitios donde quedó liberado el

espacio de crecimiento y donde esta especie pudo proliferar debido a su estrategia de vida colonizadora.

El estudio de los factores que promueven las distribuciones espaciales de las especies en la naturaleza sigue siendo uno de los temas fundamentales de la ecología. En el caso de *C. elaeagnoides* quedan abiertas muchas preguntas en torno a este tema, por ejemplo: ¿*C. elaeagnoides* se establece en sitios que tienen una elevada concentración de P o es ella quien modifica el ambiente de tal manera que hace que en esos sitios se concentren altas cantidades de ese nutriente?; ¿realmente hay una preferencia en la orientación de las laderas que ocupan los individuos de *C. elaeagnoides*?; ¿*C. elaeagnoides* es una especie colonizadora de sitios después de los disturbios?; ¿qué papel juega *C. elaeagnoides* en la dinámica del BTD de Chamela?. Las respuestas a estas ayudarán a conocer la dinámica de las especies arbóreas de los BTDs y a plantear estrategias para su protección y manejo adecuados.

Martijena y Bullock (1994) señalan que el conocimiento de la ecología y dinámica de las especies del BTD es escaso. En este sentido, este trabajo contribuye a tal conocimiento, el cual es indispensable para conservar a las especies y planear estrategias de manejo y conservación, en especial en México, donde el BTD ocupa entre el 15 y 20% del territorio nacional y aproximadamente el 40% de las especies son endémicas (Rzedowski 1991).

## VIII. CONCLUSIONES

1. *C. elaeagnoides* es una especie muy importante en la comunidad arbórea del BTD de la Estación de Biología de Chamela, pues tiene una amplia distribución y domina en sus agregaciones.
2. En la Estación de Biología de Chamela, las agregaciones de *C. elaeagnoides* se distribuyen en ambientes con una amplia variación morfoedáfica, producto de distintas combinaciones en las formas de relieve, materiales parentales y tipos de suelo. *C. elaeagnoides* es una especie tolerante a diferentes condiciones morfoedáficas, lo cual sugiere que este factor por sí mismo no determina la formación de agregaciones.
3. Las agregaciones de *C. elaeagnoides* se encuentran en sitios con una mayor concentración de nutrientes (P, K, Ca y Mg) en comparación con sitios adyacentes. Esto sugiere que los límites de tolerancia de *C. elaeagnoides* a nutrientes podrían ser un factor que explique la formación de las agregaciones.
4. En las agregaciones de *C. elaeagnoides* la densidad de individuos es menor; asimismo, las agregaciones presentan una tendencia hacia una menor diversidad.
5. En las agregaciones de *C. elaeagnoides*, del 58 al 69% de la dominancia se concentra en sólo cinco especies y las especies que dominan junto con *C. elaeagnoides* son diferentes de una agregación a otra.

## IX. ANEXO

### Generalidades sobre la especie en estudio, *Cordia elaeagnoides*

El género *Cordia* incluye 250 especies entre árboles y arbustos (Willis 1966); se encuentra ampliamente distribuido en el centro y sur de América, así como en algunos países orientales. Una de las especies más importantes del género es *C. alliodora*, que se usa como sombra para cultivos de café o asociada con otros cultivos como el cacao, plátano y maíz. Su madera es aprovechada en Brasil, Colombia, Costa Rica, Ecuador, Venezuela, El Congo, Nigeria, Costa de Marfil, Islas Salomón, Trinidad, Uganda, Surinam y Liberia. Cuenta con planes de manejo y conservación, aunque no existen sistemas silviculturales a gran escala; la regeneración artificial se limita a enriquecer plantaciones a baja escala o crear claros artificiales bajo el dosel, los cuales son favorables para el desarrollo de esta especie (Opler y Janzen 1983, Liegel y Stead 1990). Otra especie del género que es importante en Brasil es *C. multispicata*, una especie herbácea que actúa como un facilitador de la sucesión, pues enriquece el banco de semillas al atraer a algunas aves y murciélagos que son dispersores y permite una mayor entrada de luz solar al piso del bosque (16%) en comparación con el pasto *Panicum maximum* (7.7%), quien es una especie que prospera en sitios perturbados, al igual que *C. multispicata*. En los sitios donde se presenta *C. multispicata*, la combinación de una buena cantidad de luz en el sotobosque, junto con la disponibilidad de un sustancial banco de semillas, promueven el desarrollo de al menos ocho veces más plántulas en comparación con los sitios donde prospera el pasto *Panicum maximum* (Guimaraes *et al.* 1994).

En México, particularmente en la región de Chamela, se han encontrado 10 especies de *Cordia* (Lott 1993) entre las que se encuentran *C. alliodora* y *C. elaeagnoides*. Esta última es una especie arbórea endémica de México. Su distribución se asocia con el tipo de vegetación de BTD y Semidecídúo de la vertiente del Pacífico, donde llega a formar importantes agregaciones. Se caracteriza por poseer una madera dura y vistosa, fácil de trabajar y de gran durabilidad que es utilizada a nivel local (van Groenendael *et al.* 1996).

Las características de la madera de *C. elaeagnoides*, tales como el color (donde la albura es de color café amarillento y el durámen es de color café oscuro o casi negro, en el que se notan líneas o bandas irregulares de color más claro, alternadas al azar) le dan un

veteado muy pronunciado y agradables contrastes, por ello es una especie muy apreciada en la fabricación de muebles y artículos artesanales variados. En algunas localidades de Michoacán (Uruapan y Paracho), los trabajos artesanales con madera de *Cordia elaeagnoides* constituyen la principal fuente de ingresos de los habitantes y por ello las poblaciones naturales de la especie han sido seriamente dañadas (Guevara-Fefer 1977).

Algunas piezas artesanales que se elaboran con la madera de *C. elaeagnoides* son especieros, pañilleros, cajas incrustadas con maderas claras, castañuelas, piezas de ajedrez, bateas en miniatura, mangos de destapadores y abrelatas, saleros, espátulas y palas para guisar, entre otros (Pérez 1993).

Otra característica muy apreciable de la madera es su textura, que puede ser de mediana a fina y con grano entrecruzado que evita rajaduras, le da un buen pulimento, gran durabilidad y la hace más fácil de trabajar. Estas cualidades hacen que la madera sea utilizada en construcciones rurales ligeras y la fabricación de mangos de herramientas. Después de obtener la parte útil del tronco, las ramas pequeñas son usadas como leña (León-Gómez 1985, Barajas-Morales y León-Gómez 1989).

Los árboles de *C. elaeagnoides* suelen ser apreciados desde el punto de vista ornamental (Pennington y Sarukhán 1968). Otro de los usos a nivel local, sobre todo en los estados de Michoacán y Guerrero, es medicinal; la corteza de *C. elaeagnoides* junto con la corteza de *C. sonorae*, *Crescentia alata* y *Cominum cymunum* se preparan en una infusión usada para los malestares de la garganta y contra la tos (Soto-Núñez 1987).

Actualmente el aprovechamiento de *C. elaeagnoides* en México es escaso y restringido a un nivel local, pues sólo en algunos predios de los estados de Colima y Jalisco, se ha autorizado su explotación forestal (Pérez-Castro com. pers.).

### **Distribución geográfica y ecológica**

*C. elaeagnoides* se distribuye sólo en la vertiente del Pacífico Mexicano, desde el Sur de Nayarit pasando por Jalisco, Colima, Michoacán, Guerrero, Oaxaca y hasta Chiapas (Barajas-Morales y León-Gómez 1989), aunque ocupa también una pequeña porción de la cuenca del río Balsas (Pennington y Sarukhán 1968; Figura 12). Es una especie conspicua del BTD y Semidecídúo que domina especialmente en la parte expuesta de laderas y en las cimas de pequeños lomeríos; se presenta sobre suelos someros con drenaje rápido, de origen volcánico, metamórfico y calizo (Pennington y Sarukhán 1968). Sus límites



altitudinales van desde muy cerca del nivel del mar (costa de Jalisco) hasta 800-900 msnm en la cuenca del Balsas, donde es un elemento muy importante (Guevara-Fefer 1977).



Figura 12. Mapa de distribución de *C. elaeagnoides* en México.

### Descripción botánica

*C. elaeagnoides* es un árbol de 6 a 20 m de altura y hasta 40 cm de dap (diámetro a la altura del pecho); posee un fuste recto, con las ramas gruesas y horizontales que forman una copa dispersa (Pennington y Sarukhán 1968, Barajas-Morales y Pérez-Jiménez 1990). Su corteza es escamosa y fisurada de color café claro a gris claro, con fisuras longitudinales no muy profundas que provocan que la corteza se desprenda en escamas alargadas más o menos rectangulares, delgadas y de estructura laminar. La corteza tiene un grosor total aproximado de 13 mm y es de sabor amargo (Barajas-Morales y Pérez-Jiménez 1990; Figura 13).

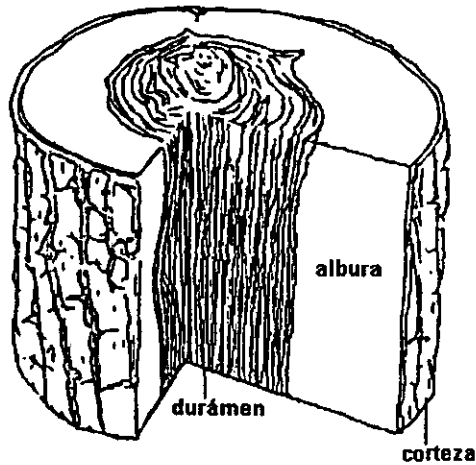


Figura 13. Madera de *C. elaeagnoides*: la zona oscura es el durámen y la zona clara es la albura, también puede observarse la apariencia de la corteza (tomado de León-Gómez 1985).

Las hojas de *C. elaeagnoides* son simples, están dispuestas en espiral y no tienen estípulas. Su tamaño es de 6.5 a 14 cm de largo y de 3 a 6.5 de ancho, en general tienen forma ovalada o elíptica, con el ápice acuminado y margen entero. Las hojas son glabras en el haz y con abundantes tricomas en la nervadura central apreciables en el envés. A lo largo de la lámina, se encuentran abundantes puntos glandulosos y transparentes; los peciolos son de 2 a 4 cm de largo, pubescentes (Pennington y Sarukhán 1968).

Las flores están dispuestas en amplias panículas axilares o terminales de 10 a 20 cm de largo; las panículas son grises y pubescentes. Las flores son actinomorfas de 2 a 2.5 cm de diámetro, con cáliz campanulado de 3 a 5 mm de largo, con costillas conspicuas. La corola es de color blanco cremoso, tubular en la parte inferior y expandida en cinco lóbulos en la porción superior. La flor tiene cinco estambres de 1 cm de largo. El pistilo puede tener estilo largo o corto, lo que da como resultado dos morfos. Las flores son autocompatibles pero la compatibilidad es mayor entre los diferentes morfos (Bullock 1985). Las características de *C. elaeagnoides* contrastan con la fuerte tendencia de entrecruzamiento y zoofilia que presenta el género *Cordia*. El pistilo tiene cuatro lóculos, cada uno con un óvulo (Pennington y Sarukhán 1968; Figura 14).



Figura 14. Rama con hojas y flores de *Cordia alliodora* (tomado de León-Gómez 1985).

El fruto es una nuez que conserva todas las partes florales en el momento de la dispersión, los pétalos funcionan como alas que favorecen la diseminación por el viento. Cada fruto contiene hasta cuatro semillas (comúnmente sólo una es viable), cada semilla es de aproximadamente 3 a 6 mm de largo, de forma alargada y color oscuro (Pennington y Sarukhán 1968, Guevara-Ferer 1977, León-Gómez 1985, van Groenendael *et al.* 1996). El embrión es de forma ligeramente triangular, con una testa delgada y endospermo ausente (Guevara-Ferer 1977).

## Fenología y establecimiento

En Chamela, *C. elaeagnoides* florece a partir de Septiembre, pero su floración es mayor en octubre a finales de la época de lluvias. La anthesis es justo antes de amanecer y su receptividad se pierde alrededor de 6 horas después (van Groenendael *et al.* 1996). En algunos sitios severamente perturbados, *C. elaeagnoides* tiene una floración altamente errática (Bullock y Solís-Magallanes 1990). La maduración de frutos y la dispersión comienzan al menos un mes después de la floración (van Groenendael *et al.* 1996), es decir, en el mes de noviembre y se extiende hasta febrero (van Groenendael *et al.* 1996, León-Gómez 1985, Guevara-Fefer 1977); pierde sus hojas en la época seca, aunque la ocurrencia de lluvias anómalas durante los meses de diciembre y enero (cabañuelas) ocasiona que *C. elaeagnoides*, junto con otras especies como *Ipomoea wolcottiana*, *Apoplanesia paniculata* y *Heliocarpus palidus*, respondan produciendo nuevas hojas (Bullock y Solís-Magallanes 1990).

La regeneración de *C. elaeagnoides*, puede darse por dos mecanismos: el rebrote a partir de tocones (van Groenendael *et al.* 1996) y por la germinación de semillas. *C. elaeagnoides* se ha designado como una especie pionera por sus características reproductivas y su estrategia de colonización, ya que es autocompatible y su polen y semillas se dispersan por el viento, además de presentar un rápido crecimiento en individuos juveniles (van Groenendael *et al.* 1996). Las semillas de *C. elaeagnoides*, al ser acarreadas por el viento, viajan a kilómetros de distancia y se distribuyen en sitios heterogéneos.

Los bosques abiertos o los claros de los bosques, son favorables para el establecimiento de *C. elaeagnoides*, disturbios naturales tales como huracanes o sequías prolongadas pueden provocar la apertura de claros y algunas veces después de una precipitación sustancial se favorece la germinación de semillas y la regeneración vegetativa a partir de tocones, provocando incluso la fundación de nuevas poblaciones (van Groenendael *et al.* 1996).

Aunque *C. elaeagnoides* florece masivamente todos los años, presenta baja viabilidad en las semillas (9 - 16%). La proporción de semillas viables varía de un año a otro, dependiendo de las condiciones de humedad; cuando los frutos maduran en condiciones húmedas presentan una mayor proporción de semillas viables. La emergencia de plántulas depende de las características del banco de semillas y de las condiciones ambientales como luz y humedad (van Groenendael *et al.* 1996).

Se ha sugerido que el reclutamiento masivo de individuos de *C. elaeagnoides* en Chamela es esporádico en una escala de décadas y que está relacionado con eventos climáticos cíclicos (van Groenendael *et al.* 1996).

X. APENDICE

LISTA DE LAS ESPECIES PRESENTES EN AGREGACIONES  
DE *Cordia elaeagnoides* (área muestreada 0.96 ha).

ACHATOCARPACEAE

*Achatocarpus gracilis* H. Walt.

AMARANTHACEAE

*Lagrezia monosperma* (Rose) Standl.

ANACARDIACEAE

*Spondias purpurea* L.

ANNONACEAE

*Annona palmeri* Safford.

APOCYNACEAE

*Alstonia longifolia* (A. DC.) Pichon

ARALIACEAE

*Sciadodendron excelsum* Griseb.

BIGNONIACEAE

*Tabebuia chrysantha* (Jacq.) Nicholson.

BOMBACACEAE

*Ceiba aesculifolia* (HBK.) Britt. & Baker.  
*Ceiba* sp.

BORAGINACEAE

*Cordia alliodora* (Ruiz & Pav.) Oken.  
*Cordia dentata* Poir.  
*Cordia elaeagnoides* DC.  
*Cordia seleriana* Fern.  
*Cordia* sp.  
*Cordia* sp.1

## BURSERACEAE

*Bursera arborea* (Rose) Riley.

*Bursera excelsa* (HBK.) Engl. var. *acutidens* (Sprague & Riley) McVaugh & Rzed.

## CAPPARACEAE

*Capparis indica* (L.) Fawc. & Rendle.

*Capparis verrucosa* Jacq.

*Forchhammeria pallida* Liebm. [= *F. lanceolata* Standl.]

## CARICACEAE

*Jacaratia mexicana* A. DC.

## CONVOLVULACEAE

*Ipomoea wolcottiana* Rose.

## EBENACEAE

*Diospyros aequoris* Standl.

## ERYTHROXYLACEAE

*Erythroxylum mexicanum* HBK.

*Erythroxylum rotundifolium* Lunan sens. lat [= *E. compactum* Rose.]

## EUPHORBIACEAE

*Bernardia spongiosa* Mc Vaugh.

*Cnidocolus spinosus* Lundell.

*Croton pseudoniveus* Lundell.

*Croton* sp. nov.

*Jatropha malacophylla* Standl. [= *J. platani-folia* Standl.]

*Phyllanthus botryanthus* Muell. Arg.

*Sapium pedicellatum* Huber.

## FLACOURTIACEAE

*Casearia corymbosa* HBK.

*Casearia tremula* (Griseb.) Wright.

## LEGUMINOSAE

*Acacia cochliacantha* Humb. & Bonpl. Ex Willd.

*Albizia occidentalis* Brandegee.

*Aoplanesia paniculata* Presl.

*Caesalpinia caladenia* Standl.

*Caesalpinia coriaria* (Jacq.) Willd.

*Caesalpinia eriostachys* Benth.

*Caesalpinia pulcherrima* (L.) Sw.  
*Caesalpinia sclerocarpa* Standl.  
*Chloroleucon mangense* (Jacq.) Britton & Rose var. *leucospermum*  
(Brandege) Barneby & Grimes [= *Pithecellobium mangense* (Jacq.)  
MacBride; *P. leucospermum* T. Brandeg.]

*Dalbergia* sp.

*Erythrina lanata* Rose var. *occidentalis* (Standl.) Krukoff & Barneby.

*Gliricidia sepium* (Jacq.) Kunth ex Steudel.

*Haematoxylum brasiletto* Karst.

*Lonchocarpus constrictus* Pitt.

*Lonchocarpus eriocarinalis* Micheli.

*Lonchocarpus mutans* Sousa.

*Lonchocarpus minor* Sousa.

*Lonchocarpus* sp.

*Lysiloma microphyllum* Benth.

*Piptadenia constricta* (Micheli) Macbr. [= *Pityrocarpa oblicua* (Pers.)  
MacBride]

*Pithecellobium unguis-cati* (L.) Mart. [= *P. seleri* Harms].

## MALPIGHIACEAE

*Malpighia ovata* Rose.

## MELIACEAE

*Cedreia salvadorensis* Standl.

*Trichilia trifolia* L. Subsp. *palmeri* (C. DC.) Pennington.

## MORACEAE

*Chlorophora tinctoria* (L.) Gaud.

*Ficus cotinifolia* HBK.

## MYRTACEAE

*Psidium sartorianum* (Berg.) Ndzu.

## NYCTAGINACEAE

*Guapira* cf. *macrocarpa* Miranda.

## OLACACEAE

*Schoepfia* sp.

## OLEACEAE

*Forestiera* cf. *rhamnifolia* Griseb.



POLYGONACEAE

*Coccoloba liebmanni* Lindau.  
*Ruprechtia fusca* Fern. [= *R. standleyana* Cocucci].  
*Ruprechtia pallida* Standl.

RHAMNACEAE

*Karwinskia latifolia* Standl.

RUBIACEAE

*Hintonia latiflora* (Sessé & Moc. Ex DC.) Bullock.  
*Randia thurberi* S. Wats.

RUTACEAE

*Esenbeckia berlandieri* Baill. Subsp. *acapulcensis* (Rose) Kaastra [= *E. feddema* Kaastra]

SAPINDACEAE

*Thouinia paucidentata* Radlk.

SIMAROUBACEAE

*Recchia mexicana* Moc. & Sessé.

THEOPHRASTACEAE

*Jacquinia pungens* A. Gray.

TILIACEAE

*Heliocarpus pallidus* Rose. [tempranamente reportada como *H. occidentalis* Rose.]

VERBENACEAE

*Citharexylum* sp.  
*Lippia mcvaughii* Mold.

LISTA DE LAS ESPECIES PRESENTES FUERA DE LAS AGREGACIONES  
DE *Cordia elaeagnoides* (área muestreada 0.72 ha).

ACHATOCARPACEAE

*Achatocarpus gracilis* H. Walt.

AMARANTHACEAE

*Lagrezia monosperma* (Rose) Standl.

ANACARDIACEAE

*Comocladia engleriana* Loes.

*Spondias purpurea* L.

ANNONACEAE

*Annona palmeri* Safford.

APOCYNACEAE

*Plumeria rubra* L.

*Alstonia longifolia* (A. DC.) Pichon.

ARALIACEAE

*Sciadodendron excelsum* Griseb.

BIGNONIACEAE

*Tabebuia chrysantha* (Jacq.) Nicholson.

*Tabebuia impetiginosa* (Mart.) Standl. [*T. palmeri* Rose.]

BOMBACACEAE

*Ceiba aesculifolia* (HBK.) Britt. & Baker.

*Ceiba* sp.

BORAGINACEAE

*Bouyeria* cf. *purpusii* Brandegee.

*Cordia alliodora* (Ruiz & Pav.) Oken.

*Cordia dentata* Poir.

*Cordia selegneriana* Fern.

*Cordia* sp.

*Cordia* sp.1

## BURSERACEAE

*Bursera arborea* (Rose) Riley.

*Bursera excelsa* (HBK.) Engl. var. *acutidens* (Sprague & Riley) McVaugh & Rzed.

*Bursera heterestes* Bullock.

*Bursera instabilis* Mc Vaugh & Rzed.

## CAPPARACEAE

*Capparis indica* (L.) Fawc. & Rendle.

*Capparis verrucosa* Jacq.

*Forchhammeria pallida* Liebm. [= *F. lanceolata* Standl.]

## CARICACEAE

*Jacaratia mexicana* A. DC.

## COCHLOSPERMACEAE

*Cochlospermum vitifolium* (Willd.) Spreng.

## CONVOLVULACEAE

*Ipomoea wolcottiana* Rose.

## EBENACEAE

*Diospyros aequoris* Standl.

## ERYTHROXYLACEAE

*Erythroxylum mexicanum* HBK.

*Erythroxylum rotundifolium* Lunan sens. lat [= *E. compactum* Rose.]

## EUPHORBIACEAE

*Bernardia spongiosa* Mc Vaugh.

*Cnidocolus spinosus* Lundell.

*Croton pseudoniveus* Lundell.

*Croton* sp. nov.

*Jatropha malacophylla* Standl. [= *J. platani-folia* Standl.].

*Phyllanthus botryanthus* Muell. Arg.

*Sapium pedicellatum* Huber.

## FLACOURTIACEAE

*Casearia corymbosa* HBK.

*Casearia tremula* (Griseb.) Wright.

*Samyda mexicana* Rose.

## LEGUMINOSAE

- Acacia cochliacantha* Humb. & Bonpl. Ex Willd.  
*Albizia occidentalis* Brandegee.  
*Apoplanesia paniculata* Presl.  
*Caesalpinia caladenia* Standl.  
*Caesalpinia coriaria* (Jacq.) Willd.  
*Caesalpinia eriostachys* Benth.  
*Caesalpinia pulcherrima* (L.) Sw.  
*Caesalpinia sclerocarpa* Standl.  
*Chloroleucon mangense* (Jacq.) Britton & Rose var. *leucospermum*  
(Brandegee) Barneby & Grimes [= *Pithecellobium mangense* (Jacq.)  
MacBride; *P. leucospermum* T. Brandeg.]  
*Dalbergia* sp.  
*Erythrina lanata* Rose var. *occidentalis* (Standl.) Krukoff & Barneby.  
*Gliricidia sepium* (Jacq.) Kunth ex Steudel.  
*Haematoxylum brasiletto* Karst.  
*Lonchocarpus constrictus* Pitt.  
*Lonchocarpus eriocarinalis* Micheli.  
*Lonchocarpus magallanesii* Sousa.  
*Lonchocarpus mutans* Sousa.  
*Lonchocarpus minor* Sousa.  
*Lonchocarpus* sp.  
*Lysiloma microphyllum* Benth.  
*Piptadenia constricta* (Micheli) Macbr. [= *Pityrocarpa oblicua* (Pers.)  
MacBride]  
*Pithecellobium unguis-cati* (L.) Mart. [= *P. seleri* Harms].

## MALPIGHIACEAE

- Malpighia ovata* Rose.

## MELIACEAE

- Cedrela salvadorensis* Standl.  
*Trichilia trifolia* L. Subsp. *palmeri* (C. DC.) Pennington.

## MORACEAE

- Chlorophora tinctoria* (L.) Gaud.  
*Ficus cotinifolia* HBK.

## MYRTACEAE

- Psidium sartorianum* (Berg.) Ndzu.

## NYCTAGINACEAE

- Guapira* cf. *macrocarpa* Miranda.

OLACACEAE

*Schoepfia* sp.

OLEACEAE

*Forestiera* cf. *rhamnifolia* Griseb.

ONAGRACEAE

*Hauya elegans* DC.

POLYGONACEAE

*Coccoloba liebmannii* Lindau.  
*Ruprechtia fusca* Fern. [= *R. standleyana* Cocucci].  
*Ruprechtia pallida* Standl.

RHAMNACEAE

*Karwinskia latifolia* Standl.

RUBIACEAE

*Exostema caribaeum* (Jacq.) Roem. & Schult.  
*Guettarda elliptica* Sw. [= *G. macrosperma* Donn. Sm.]  
*Hintonia latiflora* (Sessé & Moc. Ex DC.) Bullock.  
*Randia thurberi* S. Wats.

RUTACEAE

*Esenbeckia berlandieri* Baill. Subsp. *acapulcensis* (Rose) Kaastra [= *E. feddema* Kaastra]  
*Esenbeckia nesiotica* Standl.  
*Hellieta Lottiae* Chiang.

SAPINDACEAE

*Thouinia paucidentata* Radlk.

SAPOTACEAE

*Sideroxylon stenospermum* (Standl.) Pennington.

SIMAROUBACEAE

*Recchia mexicana* Moc. & Sessé.

THEOPHRASTACEAE

*Jacquinia pungens* A. Gray.

TILIACEAE

*Heliocarpus pallidus* Rose. [tempranamente reportada como *H. occidentalis*  
Rose.]

*Luehea candida* (DC.) Mart.

VERBENACEAE

*Citharexylum* sp.

*Lippia mcvaughii* Mold.

ESTA TESIS NO DEBE  
SALIR DE LA BIBLIOTECA

## XI. BIBLIOGRAFIA

- Aide, T.M y J. Cavelier. 1994. Barriers to lowland tropical forest restoration in the Sierra Nevada de Santa Marta, Colombia. *Restoration Ecology*, vol. 2, no. 4, pp. 219-229.
- Alexander, Y. 1989. Mycomhizas in tropical forests. Mineral nutrients in tropical forests and savanna ecosystems (ed. by J. Proctor). Blackwell Scientific Publications, Oxford. Pág 169-188.
- Balvanera, L.P. 1999. Diversidad beta, heterogeneidad ambiental y relaciones espaciales en una selva baja caducifolia. Tesis Doctoral. Instituto de Ecología UNAM, México. 118 pp.
- Barajas-Morales, J. y C. León-Gomez. 1989. Anatomía de Maderas de México: Especies de una Selva Baja Caducifolia. Publicaciones especiales 1. Instituto de Biología . UNAM. México. pág: 41-42.
- Barajas-Morales, J. y L.A. Pérez-Jiménez. 1990. Manual de Identificación de Arboles de Selva Baja Mediante Cortezas. Cuadernos 6 Instituto de Biología. UNAM. México. pág:43.
- Begon, M., J. Harper y C.P. Townsend. 1992. Ecology. Individuals, Populations and Communities. Blackwell Scientific Publ., Massachusetts USA, 876 p.
- Boyd, R. y S. Pentland. 1988. A geomorphologic model for Mississippi Delta evolution, *Transactions of the Gulf Coast Association of Geological Societies*. 38:443-452.
- Brady, N. C. 1990. The nature and properties of soils. 10a. ed., MacMillan Publ., New York, 621p.
- Brewer, R. 1979. Principles of Ecology. W.B. Saunders Company. USA. 299 pp.
- Bullock, S.H. 1985. Breeding systems in the flora of a tropical deciduous forest in México. *Biotropica* 17:287-301.

Bullock, S.H. 1986. Climate of Chamela, Jalisco, and trends in the south coastal region of México. *Arch. Met. Geoph. Biol.*, Ser. B36:297-316.

Bullock, S.H. y J.A. Solís-Magallanes. 1990. Phenology of canopy trees of tropical deciduous forest in México. *Biotropica* 22:22-35.

Campo, A.J. 1995. Ciclo del Fósforo en un Ecosistema Tropical Estacional. Tesis Doctoral. Centro de Ecología UNAM, México. 153 pp.

Campo, J., V.J. Jaramillo y M. Maass. 1998. Pulses of soil phosphorus availability in a Mexican tropical dry forest : effects of seasonality and level of wetting. *Oecologia*. 115 :167-172.

Campo, J. M. Mass, V.J. Jaramillo y A. Martínez Y. En prensa. Calcium, potassium, and magnesium cycling in a Mexican tropical dry forest ecosystem. *Biogeochemistry*. 1-16.

Castellanos, J. Maass, J.M. y J. Kummerow. 1991. Root biomass of a dry deciduous tropical forest. *Plant and soil*. 131 : 225-228.

Connell, J. H. 1961. The influence of interspecific competition and other factors on the distribution of the barnacle *Chthamalus stellatus*. *Ecology* 42:710-723.

Connell, J.H. 1978. Diversity in tropical rain forests and coral reefs. *Science* 199:1302-1309.

Cotler, H., C. Siebe, E. Durán y G. Segura. En prep. Mapa de suelos de la Estación de Biología de Chamela, en México. Instituto de Biología UNAM, México.

Denslow, J.S. 1987. Tropical rainforest gaps and tree species diversity. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 18: 431-451.



Dirzo, R. 1992. Diversidad florística y estado de conservación de las selvas tropicales de México. En: México ante los retos de la diversidad. (J. Sarukhán y R. Dirzo, compiladores). CONABIO, México, pág. 283-290.

Durán, E. En preparación. Organización espacial de la diversidad de árboles en un paisaje de Bosque Tropical Deciduo: influencia morfoedáfica y de la perturbación del dosej. Tesis Doctoral. Centro de Ecología UNAM, México.

Drury, W.H. e I.C.T. Nisbet. 1973. Sucesion. *Journal of the Arnold Arboretum*, 54:331-368.

Eagler, F.E. 1954. Vegetation science concepts. I. Initial floristic composition. A factor in old-field vegetation development. *Vegetatio*, 4:412-417.

Forman, R.T. y M. Gordon. 1986. Landscape ecology. John Wiley & Sons. 619 p.

García, E. 1973. Modificaciones al sistema de Clasificación climática de Köppen. Instituto de Geografía, UNAM, México.

García-Oliva, F. 1992. Erosión y pérdida de nutrientes del suelo en una cronosecuencia de uso agropecuario en un ecosistema tropical estacional mexicano. Tesis Doctoral, Centro de Ecología, UNAM, México.

García-Oliva, F., E. Ezcurra y L. Galicia. 1991. Patterns of rainfall distribution in the Central Pacific coast of Mexico. *Geografiska Annaler*. 73A (3-4):179-186.

Gentry, A.H. 1982. Paterns of neotropical plant species diversity. *Evol. Biol.*, 15:1-84.

Guevara-Fefer, F. 1977. Dinámica de poblaciones de semillas de *Cordia elaeagnoides* DC. en una selva baja caducifolia. Tesis Profesional, Facultad de Ciencias, UNAM, México.

Guimaraes Vieira, I.C., C. Uhl y D. Nepstad. 1994. The role of the shrub *Cordia multispicata* Cham. As a "succession facilitator" in an abandoned pasture, Paragonimas, Amazonia. *Vegetatio*. Vol. 115. No. 2:91-99.

Harley, J.L. y D.E. Smith. 1983. Mycorrhizal symbiosis, Academic Press, London. 483 pp.

Hart, T.B., J.A. Hart y P.G. Murphy. 1989. Monodominant and species-rich forests of the humid tropics: causes for their co-occurrence. *American Naturalist*, 133:613-633.

Heikinen, R.K., H.J.B. Birks y R.J. Kalliola. 1998. A numerical analysis of the mesoscale distribution patterns of vascular plants in the subarctic Kevo Nature Reserve, northern Finland. *Journal of Biogeography*, vol. 25, no. 1, pp.123-146.

Higgins, S.I, K.H. Rogers y J. Kemper. 1997. A description of the functional vegetation pattern of a semi-arid floodplain, South Africa. *Plant Ecology*, vol. 129, no. 1, pp. 95-101.

Högberg, P. 1992. Root symbioses of trees in African dry tropical forests. *J. Veg. Sci.* 3: 393-400.

Huante, P. 1996. Plasticidad, disponibilidad de recurso y crecimiento en plántulas de la selva baja caducifolia de Chamela, Jalisco: un enfoque experimental. Tesis Doctoral. Centro de Ecología, UNAM, México.

Huante, P., E. Rincon y E.B. Allen. 1993. Effect of vesicular-arbuscular mycorrhizae on seedling growth of four tree species from the tropical deciduous forest in Mexico. *Mycorrhiza*. 2:141-145.

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

Huston, M. 1979. A general hypothesis of species diversity. *Am. Nat.* 113:81-101.

International Soil Reference and Information Centre (ISRIC). 1992. Procedures for soil analysis. Technical paper 9, L. P. van Reeuwijk Editor, Wageningen.

- Janos, D. P. 1980. Mycorrhizae influence tropical succession. *Biotropica*. 12:56-64.
- Janzen, D.H. 1970 Herbivores and the number of tree species in tropical forests. *Am. Nat.* 104:501-528.
- Janzen, D.H. 1974. Tropical blackwater rivers, animals and mast fruiting by Dipterocarpaceae. *Biotropica* 6:69-103.
- Jaramillo V.J. y R.L. Sanford Jr. 1995. Nutrient cycling in tropical deciduous forests. In: Bullock S. H., Mooney H.A. y E. Medina (Eds.) *Seasonally Dry Forests* (pp 346-361). Cambridge University Press, Cambridge.
- Kieft, T.L., E. Soroker y M.K. Firestone. 1987. Microbial biomass response to rapid increase in water potential when dry soil is wetted. *Soil. Biol. Biochem.* 19: 119-126.
- Krebs, C. J. 1985. Ecología. Harla, México. 753 p.
- Kummerow J, J. Castellanos, M Maass y A. Larigauderie. 1990. Production of fine roots and the seasonality of their growth in a Mexican deciduous dry forest. *Vegetatio* 90:73-80
- Kundu D.K. 1990. Tropical leaf-litter nutrients. *Nature* 344:203.
- León-Gómez, C. 1985. Patrones de variación de las características anatómicas de la madera en *Cordia alliodora* DC. Tesis Profesional, Facultad de Ciencias, UNAM, México. 113 pp.
- Liegel, L. H. y J. W. Stead. 1990. Silvics of North America. Russell M. Burns; Barbara H. Honkala, techn. Coords. Agricultural Handbook 654. Vol. 2, Washington D. C. USDA. 887 pp.
- Lott, E.J. 1993. Annotated checklist of the vascular flora of the Chamela Bay region, Jalisco, México. *Occ. Pap. Calif. Acad. Sci.* 148:1-60.

- Lott, E.J., S.H. Bullock y J.A. Solís-Magallanes. 1987. Floristic diversity and structure of upland and arrollo forest of coastal Jalisco. *Biotropica* 19:228-235.
- Maass, J.M., C. Jordan y J. Sarukhán. 1988. Soil erosion and nutrient losses in seasonal tropical agroecosystems under various management techniques. *Journal of Applied Ecology*. 25 (2):595-607.
- Magurran, A. E. 1990. Ecological diversity and its measurement. Princeton University Press, New Jersey. USA.
- Martijena, N.E. y S.H. Bullock. 1994. Monospecific dominance of a tropical deciduous forest in México. *Journal of Biogeography*, 21:63-74.
- Martínez-Ramos, M. 1991. Patrones, procesos y mecanismos en la comunidad de plántulas de una selva húmeda neotropical. Tesis Doctoral, Centro de Ecología, UNAM, México.
- Martínez-Yrizar, A., J.M. Maass, L.A. Pérez-Jiménez y J. Sarukhán. 1996. Net primary productivity of a tropical deciduous forest ecosystem in western Mexico. *J. Trop. Ecol.* Vol. 2, 1 :169-175.
- Medley, K.E. 1992. Patterns of forest diversity along the Tana River, Kenya. *Journal of Tropical Ecology*. Vol. 8, No. 4:353-371.
- Miranda, F. y E. Hernández-Xolocotzi. 1963. Los tipos de vegetación de México y su clasificación. *Bol. Soc. Bot. Méx.* 28:29-179.
- Murphy, P. G. y A. E. Lugo. 1986. Ecology of tropical dry forest. *Annual Review of Ecology and Systematics* 17: 67-88.
- Oliver, C.D. y B. C. Larson. 1990. Forest Stand Dynamics. Mc Graw-Hill. Inc. USA. p 355-383.

Opler, P. A. y D. H. Janzen. 1983. Costa Rican Natural History. D. H. Janzen (ed.). The University of Chicago Press. USA. 219-221.

Parker, K.C. 1991. Topography, substrate, and vegetation patterns in the northern Sonoran Desert. *Journal of Biogeography*, vol. 18, no. 2, pp. 151-163.

Passarge, S. 1929. Botanische und geographische Pflanzenvereine. *Naturwissenschaften* 17:565-566.

Pennington, T.D. y J. Sarukhán. 1968. Arboles tropicales de México. Instituto Nacional de Investigaciones Forestales S.A.G. México. 413 pp.

Pérez-Castro, A. com. pers. Coordinador Forestal de la región de Tomatlán, Jal. México.

Pérez, O.C. 1993. Anatomía de la madera de ocho especies con importancia en las artesanías del estado de Michoacán. *Acta Botánica Mexicana*. 23:103-136.

Regel, C. 1939. Komplexe, Landschaft, Vegetationsprovinz. *Verh. Schweiz. Naturf. Ges.* Pp 68-70.

Richards, P.W. 1952. The tropical rain forest, an ecological study. Cambridge University Press, Cambridge.

Rzedowski, J. 1978. La vegetación de México. Editorial Limusa, México.

Rzedowski, J. 1991. Diversidad y orígenes de la flora fanerógamica de México. *Acta Botánica Mexicana*, 14:3-21.

Rzedowski, J. y R. McVaugh. 1966. La vegetación de Nueva Galicia. Contr. Univ. Mich. Herb. 9:1-123.

Schlinchting, E. ; H.P. Blume y K. Stahr. 1995. Bodenkundliches Praktikum. Pareys Studentexte 81. Blackweel Wissenschafts-Verlag Berlin, Wien.

- Secretaría de Programación y Presupuesto. 1981. Síntesis Geográfica de Jalisco. 306p.
- Siebe, C., R. Jahn y K. Stahr. 1996. Manual para la Descripción y Evaluación Ecológica de Suelos en el Campo. Sociedad Mexicana de la Ciencia del Suelo, A.C. Publicación Especial 4, México. 57 pp.
- Sjörs, H. 1955. Remarks on ecosystems. *Svensk. Bot. Tidskr.* 49: 155-169.
- Sørensen, T. 1937. Remarks on the flora and vegetation of Northeast Greenland 74°30' – 79° N. lat. *Meddr. Grønland* 101 (4): 108-140.
- Soto-Núñez, J. C. 1987. Las plantas medicinales y su uso tradicional en la Cuenca del río Balsas en los estados de Michoacán y Guerrero. Tesis Profesional, Facultad de Ciencias, UNAM, México.
- Swaine, M.D., y J.B. Hall. 1981. The monospecific tropical forest of the Ghanaian endemic tree, *Talbotiella gentii*. Pág. 355-363 en H. Synge, ed. The biological aspects of rare plant conservation: proceedings of an international conference. King's College, Cambridge, July 14-19, 1980. BSBI (Bot. Soc. Br. Isles) Conf. Rep.17. Wiley, Chichester.
- Trejo, V.R.I. 1998. Distribución y diversidad de Selvas Bajas de México: relaciones con el clima y el suelo. Tesis Doctoral. Facultad de Ciencias. UNAM. México. 210 pp.
- Tüxen, R., ed. 1968. Pflanzensoziologie und Landschaftsökologie. *Ber. Symp. Int. Vereinig. Vegetationskunde, Stolzenau/Weser* 1963, 7: 1-426.
- van Groenendael, J.M.V., S.H. Bullock y L.A. Pérez-Jiménez. 1996. Aspects of the population biology of the gregarious tree *Cordia alliodora* in Mexican tropical deciduous forest. *Journal of Tropical Ecology* 12:11-24.
- Vázquez, J.A.G y T.J. Givnish. 1988. Altitudinal gradients in tropical forest composition, structure, and diversity in the Sierra de Manantlan. *Journal of Ecology*, vol. 86, no. 6, pp. 999-1020.

Vázquez-Yanes, C. 1987. Como viven las plantas. Fondo de Cultura Económica, México. 94 p.

Vogt, K.A, D.J. Vogt, H. Asbjornsen y R.A. Dahlgren. 1995. Roots, nutrients and their relationship to spatial patterns. *Plant and Soil*, vol. 168-169, pp. 113-123.

Whitmore, T.C. 1984. Tropical rain forests of the Far East. Segunda edición Clarendon, Oxford.

Whittaker, R.J y S.H. Jones. 1994. The role of frugivorous bats and birds in the rebuilding of a tropical forest ecosystem, Krakatau, Indonesia. *Journal of Biogeography*, vol. 21, no. 3, pp. 245-258.

Willis, J. C. 1966. A dictionary of the flowering plants and ferns, 7<sup>th</sup> edition. Cambridge Univ. Press, Cambridge 1214 pp.