



**UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA
DE MÉXICO**

FACULTAD DE CIENCIAS

**Efecto del sustrato rocoso en la composición y la
estructura de la comunidad de plantas trepadoras de la
selva baja caducifolia de Nizanda, Oaxaca**

T E S I S

QUE PARA OBTENER EL TÍTULO DE:

BIÓLOGA

P R E S E N T A:

Sandra Piña Romero



**DIRECTOR DE TESIS:
Dr. Eduardo Alberto Pérez García
2013**



Universidad Nacional
Autónoma de México



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.

Piña
Romero
Sandra
62 86 48 38
Universidad Nacional Autónoma de México
Facultad de Ciencias
Biología
304501577

Pérez
García
Eduardo Alberto

Efecto del sustrato rocoso en la composición y la estructura de la comunidad de plantas trepadoras de la selva baja caducifolia de Nizanda, Oaxaca
45 p.
2013

“... o ya no entiendo lo que está pasando o ya pasó lo que estaba yo entendiendo”

Carlos Monsiváis

AGRADECIMIENTOS

Quiero agradecer a todo el grupo de Ecología y Diversidad Vegetal por acogerme y aguantarme durante estos años. Gracias al Dr. Eduardo Pérez por tener la disponibilidad y el interés de ayudarme. Al Dr. Jorge Meave por enseñarme casi todo lo que sé sobre ecología y ortografía. A Marco Romero por ayudarme a resolver todas las cosas que yo no sabía cómo. Al Dr. Alberto Gallardo por ser una gran inspiración y un muy buen amigo. A Chispitas, a Edgar y a todos los demás por divertirme y por sus enseñanzas.

Al CONACYT, que por su apoyo al proyecto CB-2009-01-000128136, hizo posible esta investigación. A la UNAM por ser mi casa, mi madre y mi escuela. A mis sinodales por leerme y enseñarme.

Gracias infinitas a mis papás y a mi hermana por quererme tanto. Este trabajo es un reconocimiento a ellos pues son los que han puesto todo el material para la construcción de esta piña. A mi mamá por ser una mujer que hace y logra todo lo que se propone. A mi papá por hacer todos los días amenos y alegres. A mi hermana por ser lo mejor y a Gabo por convertirse en mi hermano. A Carlos por ser una gran persona, por su apoyo y su cariño. A la más dulce, alegre, cariñosa y peluda, Trufa.

A toda mi familia. A mis tías Jakie, Lore, Claudia y Lilian. A mis tíos Gerardo, Pedro y Pancho. A mis primas Lizet, Lilian, Dani, Pau, Ana Pau y Anne Lore, y a mis primos Sebastián y Carlitos. Y con especial cariño a mis abuelas, Gloria y Elvira, y a mi abuelo, Elías.

Muchas gracias a los que han hecho de mi vida pura alegría, amor y diversión. Al mejor amigo, el más guapo, inteligente y divertido, Rafa (y a sus increíbles papás). A mi gran compañera, Diani, por compartir las mejores aventuras y las cosas más apasionantes. A las que han llenado mi corazón de risas y sonrisas, Sari y Carito. A mi hermanita Auri y a todos los hermanos que con ella vinieron. A Julia por ser el amor más antaño de mi vida (y al Sr. Paz que se le quiere por igual). A Coral (y a toda su familia) por todo lo que compartimos. A María por ser tan maja. A Chana y a Pato por su amistad, y a Emilian por darle vuelcos constantes a mi corazón. A Ema Laura por todo.

A tanta gente linda que se ha cruzado en mi camino: Dodo (maestro y amigo), Ale, Copali, Tan (mi chaparrita preciosa y a todos los buzos), Ense (mi yakesita), las Urrustis, Norita, elAle, Ra, Chiaps, Jerza, Ricardo, Chava, Dani, Naty, Carol, Eva, Sergi (¡mi toribio adorado!), Beto, Fede, Marina, María R, Lety, Mao, entre otros que seguro se me están olvidando.

A mi gran inspiración, Nizanda (¡y a toda su gente!). A las selvas secas y a las húmedas. A las lianas y a todas las hermosas y loquísimas plantas. A los bosques, a los desiertos, a los arrecifes y a los cenotes. A los animales, a los hongos, a las algas, a las

bacterias y a los virus. Un agradecimiento especial de parte de la familia Piña-Pareyón-López a las Agavaceas.

A la salsa, la cumbia, el rock, los mariachis, la trova, los sones, la electrónica, el reggae, el blues, el jazz y la banda. A las quesadillas, a los tacos, al aguachile (y los mariscos en general) y a la comida yucateca. A las nubes, a las burbujas, a las sirenas, a los libros, a las estrellas, a los colores, a los olores, a la amistad, al deporte y todo lo demás que me hace tan feliz.

Con todo mi cariño y mi alegría.

Todos somos todo.

ÍNDICE

RESUMEN.....	2
ABSTRACT	2
INTRODUCCIÓN	4
Las plantas trepadoras	4
Influencia de las lianas en los sistemas tropicales.....	6
Factores que moldean a la comunidad de lianas	8
La selva baja caducifolia	9
MÉTODOS	13
Sitio de estudio.....	13
Trabajo de campo	16
Análisis de datos	17
RESULTADOS.....	20
Descripción general.....	20
Caracterización de las parcelas en caliza	21
Caracterización de las parcelas en filita	22
Riqueza, diversidad y similitud.....	23
Estructura de las comunidades	29
DISCUSIÓN	32
Diversidad y composición de especies	32
Estructura de la comunidad	36
Trepadoras herbáceas vs leñosas.....	37
Variación de la estructura, la diversidad y la composición de la comunidad de plantas trepadoras de acuerdo con el tipo de sustrato	38
CONCLUSIONES	40
LITERATURA CITADA.....	41

RESUMEN

Las plantas trepadoras son componentes característicos de las selvas tropicales, en donde contribuyen con gran parte de la estructura y la diversidad. Las plantas trepadoras suben al dosel recargándose sobre sus hospederos. Las trepadoras aumentan la mortalidad y disminuyen el crecimiento y la fecundidad de los árboles; de esta forma, modifican la dinámica de los bosques pues compiten directamente con los árboles por recursos, tanto encima como por debajo del suelo. Las trepadoras han sido estudiadas principalmente en las selvas lluviosas y han recibido poca atención en la selva baja caducifolia. En este trabajo se analizó la composición y la estructura de la comunidad de plantas trepadoras en la selva baja caducifolia, así como el efecto del sustrato rocoso sobre esta comunidad a escala local. El estudio se llevó a cabo en el Istmo de Tehuantepec, México. Esta región recibe poca precipitación y es muy estacional (1000 mm/año, distribuidos de mayo a octubre). Se midió e identificó a todas las plantas trepadoras, herbáceas y leñosas, en 14 parcelas permanentes de 500 m², 7 en filita y 7 en caliza. En total se midieron 1,383 individuos de 26 especies (15 trepadoras herbáceas y 11 leñosas) en 13 géneros y 9 familias. El sustrato rocoso tuvo un efecto significativo en la diversidad y la composición de la comunidad de trepadoras: la comunidad asociada a filita fue la más diversa, presentó más especies y más especies especialistas que la comunidad en caliza; consecuentemente, la comunidad en caliza tuvo una mayor similitud entre sus sitios. Sin embargo, el sustrato rocoso no afectó a la estructura de la comunidad. Hace falta realizar más estudios ecológicos sobre plantas trepadoras en la selva baja caducifolia que incluyan a las trepadoras herbáceas pues, a diferencia de las selvas lluviosas, son un componente igualmente importante en este tipo de vegetación.

ABSTRACT

Climbers are characteristic structural components in tropical forests and comprise a large fraction of their plant diversity. These plants grow supported on hosts and climb up to their canopies, where they develop and extend their foliage. Climbers modify forest dynamics by competing directly with trees for resources—both above and below ground. Climbers also increase tree mortality and affect negatively their fecundity. While climbers have been most commonly studied in rain forests, they have received very little attention in seasonally dry tropical forest. Here the composition and structure of the climber community in a tropical dry forest (TDF) was analyzed, along with the effect of the parental rock on this community at a local scale. The study was conducted in the Isthmus of Tehuantepec, Oaxaca, Mexico. This is a very dry (1000 mm/year of rainfall) and extremely seasonal region, with the rainy season extending from May to October. We measured and identified all climbing plants, including both woody (lianas) and herbaceous (vines) climbers in 14 500-m² sites of TDF, 7 on phyllite and 7 on limestone. A total of 1,383 individuals of 26 species (15 vines, 11

lianas) belonging to 13 genera and 9 families were recorded. Parental rock had a significant effect on community diversity: the phyllite-associated community was more diverse than the community developing on limestone, the former having higher species richness and more specialist species than the latter. Consequently, the community on limestone had a higher between-site similarity. Conversely, parental rock had no significant effect on community structure. Further ecological studies are needed in dry forest climbers that take into account vines and not only lianas, considering the important contribution they make to forest structure and diversity.

INTRODUCCIÓN

Las plantas trepadoras son componentes relevantes de los ecosistemas tropicales, ya que conforman parte importante de su diversidad y de su biomasa (Schnitzer y Bongers, 2002). En contraste, su presencia en las regiones templadas y frías es muy limitada. Las plantas trepadoras impactan a las comunidades vegetales imponiendo restricciones en su funcionamiento, como en la captura de carbono, en la regeneración natural de las selvas y en los procesos de sucesión secundaria; todo esto como consecuencia de que modifican las tasas de crecimiento, de fecundidad, de mortalidad y de reclutamiento de los árboles. Además, las plantas trepadoras influyen en la repartición de nutrientes y de agua en los ecosistemas debido a la distribución espacial que tienen, pues sus tallos se encuentran lejos de sus raíces (que es por donde adquieren el agua y los nutrientes) (Powers et al., 2004). Las plantas trepadoras son utilizadas por varios animales (vertebrados e invertebrados) como “camino” o “pasos” entre los árboles, así como alimento (Cristóbal-Azkarate y Arroyo-Rodríguez, 2007; Yanoviak et al., 2012). También, se ha reconocido su importancia económica para las sociedades por la comercialización de sus frutos comestibles (especialmente de las familias Passifloraceae y Vitaceae) (Ibarra-Manríquez et al., 1997).

Las plantas trepadoras

Las plantas trepadoras crecen recargándose sobre otras estructuras y pueden ser herbáceas, a las que les llamaremos enredaderas, o leñosas, a las que se les conoce como lianas. El organismo que la planta trepadora usa como soporte es su hospedero o forofito. Las semillas de las lianas germinan en el suelo y dan lugar a plántulas que se sostienen por sí mismas, y posteriormente comienza el hábito trepador (Putz, 2010). El momento en que se adquiere el hábito trepador varía entre especies (Vleut y Pérez-Salicrup, 2005). Sin embargo, la mayoría de los organismos trepadores son resultado de un proceso de reproducción asexual por partes vegetativas, por rebrotes de los tallos y las raíces (Putz, 2010). Cuando las lianas llegan al dosel, los tallos se alargan y ramifican permitiéndoles colonizar ramas y árboles, algunas de estas ramificaciones descienden al suelo donde vuelven a enraizarse (Schnitzer y Bongers, 2002). En el dosel las lianas desarrollan sus hojas, ocupando gran parte de los recursos lumínicos y compitiendo directamente con los árboles por este recurso (Ladwig y Meiners, 2009). Generalmente, las estructuras reproductoras de las lianas se encuentran expuestas en la parte superior del dosel; son polinizadas por abejas y abejorros, y la dispersión de sus semillas sucede por el viento (Solórzano et al., 2002b).

De acuerdo con Hegarty (1991), las plantas trepadoras se pueden clasificar de acuerdo con sus mecanismos de trepado. Existe un grupo de trepadoras conocidas como

“twiners”. El verbo “twine” en inglés significa enrollarse o enroscarse. Estas plantas trepan enrollando sus tallos (tallos volubles), o incluso los pecíolos de sus hojas. Sus estructuras crecen siguiendo un movimiento rotativo, en su mayoría a la derecha aunque también hay lianas zurdas. Las “twiners” son más exitosas trepando soportes de diámetro pequeño. Sin embargo, otros estudios han propuesto que las “twiners” son aptas para soportes de mayor diámetro (DeWalt et al., 2000; Llorens y Leishman, 2008). Otro mecanismo de trepado es por zarcillos, los cuales son estructuras espirales derivadas de modificaciones de los tallos, las estípulas, las hojas o el pedicelo de las flores. Los zarcillos sufren una contracción posterior al enganchamiento, lo que las acerca más al hospedero. Los zarcillos también son más aptos para soportes de diámetro pequeño. Existen también plantas que sólo se apoyan (recargan) sobre sus hospederos, las cuales pueden tener ganchos o espinas para evitar resbalarse de los mismos; estas plantas son aptas para cualquier tamaño de soporte. Por último, están las trepadoras con raíces adventicias, las cuales también son adecuadas para cualquier tamaño de hospedero.

Las raíces de las lianas no son estructuras muy gruesas, ya que los tallos delgados de estas plantas no necesitan estructuras tan vigorosas para mantenerse ancladas. No obstante, se supone que son abundantes y que se extienden profundamente (Andrade et al., 2005). La profundidad de las raíces permite el acceso a los mantos acuíferos más profundos, evitando que estos organismos enfrenten condiciones limitantes de agua en las selvas estacionales (Schnitzer, 2005).

En relación con sus tejidos, las lianas son diferentes de las plantas que se auto soportan, debido a que tienen tallos largos y flexibles con distintas necesidades y restricciones. El cambium de las trepadoras presenta muchas y diferentes modificaciones, que resultan en filtración de parénquima en su madera. Esto hace que sus tallos tengan una estructura tipo cable, es decir, que sean flexibles, sin que se dañe el tejido vascular (Carlquist, 1991). El xilema está compuesto principalmente por elementos del vaso y en menor cantidad por traqueidas. Los elementos del vaso son anchos, lo que favorece una buena conducción. Algunos estudios han demostrado que las lianas son más propensas a presentar embolismos que otras plantas (Johnson et al., 2013); sin embargo, poseen mecanismos auxiliares en caso de que se forme una burbuja de aire en el sistema conductor. La proporción entre la superficie y el volumen de las traqueidas es mayor que en los elementos del vaso, lo que les permite detener agua (por adhesión) en condiciones de estrés hídrico. De esta manera, las traqueidas ayudan a evitar la pérdida de conducción de agua. El floema de las lianas está compuesto por tubos cribosos anchos, de longitud corta y con placas cribosas sencillas y amplias (Carlquist, 1991).

El hábito trepador ha aparecido varias veces durante la evolución de las plantas, ya que las hay desde las pteridofitas hasta numerosas angiospermas (Schnitzer y Bongers, 2002; Putz, 2010). Algunas familias destacan por que la mayoría de sus especies son plantas trepadoras, como Bignoniaceae, Malphiaceae y Sapindaceae (Gentry, 1991). El

95 % de las especies de trepadoras se concentran en 39 familias botánicas, mientras que el 5 % restante se distribuye en 56 familias. En las selvas neotropicales, Bignoniaceae y Leguminosae son las familias dominantes de plantas trepadoras (Gentry, 1991).

Influencia de las lianas en los sistemas tropicales

Las lianas tienen implicaciones profundas tanto para sus hospederos como para los ecosistemas en los que se desarrollan.

Las lianas afectan a los árboles. Varios estudios han probado que las lianas afectan de muchas formas a sus árboles hospederos. Se ha visto que la tasa de crecimiento de los árboles que sostienen lianas es menor respecto a los que no las presentan (Grauel y Putz, 2004; Van der Heijden et al., 2008). Van der Heijden et al. (2008) demostraron que las lianas reducían en 10 % la biomasa de los árboles hospederos. Ellos hipotetizaron que la disminución en la tasa de crecimiento de los árboles se debe a la reducción en la disponibilidad de recursos por la competencia con lianas, tanto subterránea (menos agua y nutrientes) como aérea (menos luz). Asimismo, la presencia de individuos trepadores puede reducir dramáticamente la fecundidad de sus hospederos (Stevens, 1987). Se desconoce el mecanismo por el que esto sucede pero es probable que se deba al bloqueo físico que imponen las lianas en las ramas con potencial de producir frutos sobre sus hospederos.

Las lianas se consideran parásitos estructurales que pueden ocasionar daños severos a los árboles soporte debido a los tamaños enormes que alcanzan. El peso impuesto sobre los árboles aumenta su probabilidad de daño o muerte por quebrantamiento (Putz, 1984). Además, como las lianas forman redes entre los árboles, si uno se cae, o fragmenta, puede lastimar o matar a los árboles vecinos por arrastre (Dias et al., 2009; Putz, 2010).

Las lianas afectan a los bosques. Ya que las lianas afectan a los árboles, su presencia tiene consecuencias a nivel ecosistémico, como modificaciones en la captura de CO₂, en la dinámica del agua en el bosque (Schnitzer y Bongers, 2011) e incluso en la producción forestal.

(a) Composición arbórea

Un efecto importante que tienen las lianas sobre los ecosistemas tropicales tiene que ver con que no todas las especies de árboles tienen el mismo potencial de ser hospederos. Se ha reportado que ciertas características en los árboles que resultan menos apropiadas para los individuos trepadores. Los árboles con madera poco densa, con troncos flexibles, con altas tasas de crecimiento, con troncos largos libres de ramas, con corteza suave o con hojas largas tienen menor probabilidad de cargar lianas (Van der Heijden et al., 2008). El hecho de que haya organismos que no son adecuados para infestarse por lianas hace pensar que

éstas puedan modificar la competencia entre árboles. Además, la intensidad del efecto provocado en el hospedero es variable, pues cada tipo de liana crea una proporción de sombreado diferente (Llorens y Leishman, 2008), lo que también influye en la competencia entre árboles.

Van der Heijden et al. (2008) encontraron que los árboles que crecen cerca de árboles que cargan lianas tienen mayor probabilidad de infestarse de las mismas. De hecho encontraron que el 43.6 % de los árboles del bosque estudiado presentaban lianas en la copa, mientras que sólo el 21 % lo hacían en el tronco (independientemente de si las tenían en la copa o no). En general, encontraron que el 50 % de los árboles presentaban lianas.

(b) Dinámica y regeneración de los bosques.

El aumento en la abundancia de lianas en los sistemas tropicales por un lado (Schnitzer y Bongers, 2011), y la disminución del crecimiento y la fecundidad de sus árboles hospederos, así como el aumento de su mortalidad, por el otro, repercute sobre el funcionamiento de todo el ecosistema, ya que se modifican los patrones de producción de biomasa en los bosques (Schnitzer y Bongers, 2002).

Numerosas evidencias (Putz, 1984; Schnitzer y Bongers, 2002; Schnitzer et al., 2004) indican que hay un aumento en la abundancia de las lianas en sitios que sufren algún disturbio natural (como la formación de claros) o antropogénico (como los bordes de caminos (Putz, 1984; Schnitzer y Bongers, 2002; Schnitzer et al., 2004; Schnitzer y Bongers, 2011). Cuando se forma un claro una vía común de sucesión se caracteriza por una rápida colonización del sitio perturbado por lianas (Schnitzer et al., 2004; Schnitzer, 2005). Esto modifica y retarda la regeneración de las selvas (Parren, 2003). El incremento en la abundancia de lianas en sitios perturbados se relaciona con la mayor disponibilidad de luz, pues se plantea que este es el principal factor que limita su establecimiento (Schnitzer y Bongers, 2011). Es posible que los estudios que no han encontrado un aumento en la abundancia de lianas en sitios más perturbados signifique que en sitios con disturbio severo tampoco las lianas se vean favorecidas (Reddy y Parthasarathy, 2003; Arroyo-Rodríguez y Toledo-Aceves, 2009).

(c) Secuestro de CO₂

Las lianas tienen una mayor capacidad de asimilación de nutrientes y de CO₂ que los árboles (Cai et al., 2009; Zhu y Cao, 2010). El cociente del área foliar entre la biomasa total de las lianas es alto, lo que quiere decir que éstas invierten gran parte de sus recursos a la construcción de hojas (Schnitzer y Bongers, 2011). Esto también se ha hecho evidente al analizar el follaje del dosel de las selvas; por ejemplo, Putz (1984) calculó que 43 % del follaje del dosel pertenecía a individuos trepadores en la isla de Barro Colorado en Panamá. Además, se ha encontrado que las hojas tienen un bajo costo de construcción y una alta tasa fotosintética (Cai et al., 2009; Zhu y Cao, 2010). Todo esto permite que las lianas crezcan

rápidamente y capturen recursos eficientemente, sobre todo en condiciones de CO₂ elevadas (Granados y Körner, 2002). Es por esto que se cree que el aumento de CO₂ atmosférico está relacionado con el aumento en la abundancia de las lianas (Schnitzer y Bongers, 2011).

(d) Dinámica del agua y nutrientes en el bosque.

Las lianas participan en la distribución de los nutrientes y del agua en los ecosistemas tropicales. Los nutrientes y el agua que son adquiridos por las raíces pueden viajar y por el tallo y establecerse a varios metros del punto de enraizamiento (Powers et al., 2004). No hay una teoría desarrollada sobre la influencia de las lianas en los ciclos de diferentes compuestos en los ecosistemas, pero se cree que muy probablemente los haya. Actualmente hay una línea de investigación dirigida por Jennifer Powers en su laboratorio en la Universidad de Minnesota que estudia cómo las lianas alteran la dinámica de carbón, nutrientes y agua en los bosques tropicales.

(e) Producción forestal

Las lianas reducen la producción forestal pues disminuyen el crecimiento de los árboles (Grauel y Putz, 2004; Van der Heijden et al., 2008), aumentan su mortalidad y reducen la producción de frutos (Stevens, 1987; Wright et al., 2005; Nabe-Nielsen et al., 2009). Nabe-Nielsen et al. (2009) estudiaron el efecto de las lianas en la producción de semillas de dos especies de árboles maderables y encontraron que el estado reproductivo de los árboles y la viabilidad de sus semillas fue menor en los que cargaban lianas. Además las lianas afectan la calidad de la madera pues los árboles que las soportan presentan fustes deformados en respuesta a la colonización de lianas.

Prácticamente todo lo que se sabe sobre las plantas trepadoras está basado en las lianas y en contraste, la ecología de las trepadoras herbáceas ha sido completamente ignorada; sin embargo, las pocas evidencias que hay señalan que su presencia también influyen sobre las diferentes características de las comunidades vegetales (Haitan et al., 2011)

Factores que moldean a la comunidad de lianas

Precipitación y estacionalidad. La hipótesis propuesta por Schnitzer (2005) sobre la abundancia de las lianas establece que en las selvas tropicales la precipitación total anual y su estacionalidad son los factores más influyentes sobre la comunidad de lianas. En principio, las lianas serán más abundantes y habrá una mayor riqueza de especies en selvas más secas y estacionales respecto a las más húmedas (Schnitzer, 2005; Swaine y Grace, 2007). En este contexto, DeWalt et al. (2010) sugieren algunos factores que explican la

mayor abundancia y riqueza de lianas en los bosques secos; entre ellos mencionan a la mayor disponibilidad de luz en las selvas estacionales, pues se ha planteado que la luz es el principal factor que limita el establecimiento de las lianas. Otra de las explicaciones propuestas se basa en el sistema radicular de las trepadoras. Como las raíces de estos individuos son largas y profundas, las lianas tienen acceso a recursos hídricos más profundos. Esto representa una ventaja comparativa para las trepadoras entre más seca y estacional sea la selva. Por último, mencionan que en las selvas secas los árboles son de menor tamaño y esto significa mayor disponibilidad de soportes, lo que podría beneficiar la abundancia de trepadoras (DeWalt et al., 2010). Aunque la teoría más aceptada plantea que las lianas se ven favorecidas en las selvas con menor precipitación y más estacionales, debe existir un límite en donde la baja precipitación y la estacionalidad ya no les representen una ventaja (Schnitzer, 2005).

Factores edáficos. De manera similar, a nivel más local los factores edáficos (Schnitzer, 2005; DeWalt et al., 2006) podrían explicar mejor la distribución de las lianas.

Disturbio de las selvas. El disturbio puede promover la proliferación de las lianas. A veces, durante la regeneración de las selvas, hay una etapa donde las lianas colonizan, dado que se ven beneficiadas por el aumento de luz y porque los árboles tienen diámetros menores, brindando una mayor disponibilidad de soportes. Una situación similar ocurre cuando una selva es talada, cuando las lianas aprovechan el aumento de luz y se tornan más abundantes.

Factores bióticos. Por otro lado, se ha planteado que la diversidad arbórea podría influir en la riqueza de lianas, ya que a mayor diversidad de árboles habría mayor diversidad de microhábitats, y esto promovería la riqueza de lianas (Sfair y Martins, 2011).

La selva baja caducifolia

La selva baja caducifolia (SBC) es un tipo de vegetación que se distribuye ampliamente, en condiciones diversas, en las regiones tropicales estacionales. La SBC presenta rasgos estructurales, florísticos y fenológicos que permiten distinguirla como un tipo distinto de vegetación (Trejo, 2005), donde predominan árboles de baja estatura (< 15 m), algunos ramificados desde la base y con copas extendidas. Las plantas paquicaules y las trepadoras también son características de este hábitat, y el sotobosque suele ser denso y estar formado por hierbas o arbustos de hojas anchas. Predominan las plantas con hojas compuestas y las flores de colores llamativos (Murphy y Lugo, 1986; Trejo, 2005). Los picos de floración se presentan al final de la temporada de secas (van Schaik et al., 1993).

La principal característica de la SBC se debe a su marcada estacionalidad, donde las lluvias se concentran en verano. Los árboles desarrollan un follaje verde y exuberante durante la temporada de lluvias y pierden la mayoría de sus hojas durante la temporada

seca, lo que le da una apariencia muy contrastante en diferentes épocas del año. Según Gentry, la precipitación es el factor que más relaciona con la diversidad de las selvas tropicales, en donde la tendencia es que en sitios con mayor precipitación hay mayor diversidad. Sin embargo, la diversidad de algunas SBC se ubica por arriba de lo que este modelo señala (Trejo y Dirzo, 2000). Hay otros factores ambientales que se relacionan más estrechamente con la diversidad en estos hábitats secos que la precipitación, como la evapotranspiración, la estacionalidad, los factores edáficos y biogeográficos, entre otros (Trejo, 2005).

En la SBC de México se encuentra el 20 % de la flora del país, y además tiene un alto nivel de endemismo. Un estudio enfocado a la SBC en México calculó que 60 % de las especies de este tipo de vegetación son endémicas del país, y 30 % son endémicas de la región donde se encuentran (Trejo, 2005; Pérez-García et al., 2012). Algunas de las familias más importantes de las SBC mexicanas son Burseraceae, Euphorbiaceae y Anacardiaceae (Trejo, 2005). La principal cobertura de SBC en el país se extiende a lo largo de la vertiente del pacífico, desde Sonora hasta Chiapas, en climas que van desde cálido subhúmedo a semiárido semicálido. Se calcula que este tipo de vegetación ocupó cerca del 15 % del territorio nacional. Sin embargo, para 1990 sólo el 27 % de esta extensión permanecía como vegetación primaria (Trejo y Dirzo, 2000).

La conversión de SBC a campos ganaderos y agrícolas son las principales causas de transformación de estos hábitats. Falta de políticas de protección para estas áreas naturales. Es importante tomar en cuenta que el estado de conservación de las áreas remanentes no es homogéneo, y que la intensa fragmentación y el estado de cada parche tendrá repercusiones genéticas, ecológicas y sobre el ecosistema (Trejo y Dirzo, 2000).

La importancia de la SBC reside no sólo en la diversidad biológica que mantiene, sino también en los muchos servicios que aporta para las poblaciones humanas (Maass et al., 2005; Meave et al., 2012). Algunos de los servicios ecosistémicos más importantes que proporciona la SBC son el mantenimiento de recursos hídricos, la fertilidad y la formación de suelos (los cuales se deterioran con la pérdida de cobertura de SBC). Además, la SBC alberga especies que son directamente utilizadas por los humanos, como las especies maderables, las combustibles, las medicinales, las alimenticias, entre otras. Y turísticamente, la SBC también tiene un valor escénico. También es importante considerar a las especies de la SBC como un valioso reservorio de germoplasma, pues las predicciones del cambio climático prevén aumentos de temperatura y menor disponibilidad de agua; y las especies de la SBC ya están adaptadas a estas condiciones (Maass et al., 2005).

Considerando la importancia de la SBC y el deterioro que está sufriendo, es necesario un trabajo interdisciplinario para determinar con mayor exactitud cómo es el estado conservado o natural de estas selvas, y así medir las consecuencias de su detrimento.

Las trepadoras en la SBC. Como ya se mencionó el estudio de las lianas se ha concentrado en las selvas tropicales húmedas y muy húmedas. Las comunidades de lianas en las selvas más secas (con precipitación ≤ 1000 mm), como las del sur y occidente de México, prácticamente no han sido estudiadas. La única excepción relevante es la región de Chamela, en Jalisco, que presenta el mismo tipo de vegetación que la región estudiada en el presente trabajo. En la SBC de Chamela se han registrado 197 especies de plantas trepadoras, de las cuales 111 son lianas y 86 son enredaderas. Cabe resaltar que de todas las familias de plantas en Chamela (incluyendo a los árboles, sotobosque, trepadoras, etc.), Bignoniaceae fue la cuarta familia más especiosa (Lott et al., 1987) y de los 555 géneros de plantas *Ipomoea* tuvo el mayor número de especies (Lott y Atkinson, 2006). Las familias de lianas más importantes son Bignoniaceae, Sapindaceae, Malpighiaceae, Combretaceae, Leguminosae, Asteraceae y Hippocrateaceae (Noguera et al., 2002; Solórzano et al., 2002b; Lott y Atkinson, 2006), mientras que las de enredaderas son Convolvulaceae, Cucurbitaceae, Dioscoraceae y Leguminosae (Lott y Atkinson, 2006). Podemos contrastar estos datos con los de una selva alta perennifolia (SAP) que ha sido ampliamente estudiada, la Isla Barro Colorado (BCI). BCI comparte algunas de las familias importantes con Chamela, estas son Bignoniaceae, Sapindaceae, Fabaceae, Malpighiaceae, Apocynaceae. En esta SAP se tienen registradas más especies de lianas que en Chamela (162 especies de 36 familias) (Schnitzer et al., 2012).

En cuanto a la estructura de la comunidad de lianas Lott (1987) muestreó a aquellos individuos cuyo DAP > 2.5 cm en transectos de 100 m^2 . De esto reporta que se encontraron entre 4.1 ± 3.6 y 14.0 ± 6.7 lianas por transecto; e incluyendo todas las formas de vida la densidad de individuos en los mismos transectos estuvo entre 39.4 ± 10.2 y 50.6 ± 9.0 . Lott concluye que en este tipo de vegetación este diámetro de inclusión es muy limitante, por esta razón en el presente estudio decidimos incluir a individuos desde diámetros muy pequeños (≥ 0.3 cm).

Aunque Schnitzer et al. (2012) utilizaron un método diferente podemos usar los datos que presentan para darnos un idea de cómo es la estructura de la comunidad de lianas en BCI. Ellos reportan que la densidad de individuos cuyo DAPm (diámetro a la altura del pecho modificado) > 1 cm es de 943.7 lianas/ha, donde 8.6 lianas/ha tenían un diámetro modificado mayor que 10 cm. Schnitzer et al. (2012), a diferencia de lo que concluye Lott (1987), reconocen que la biomasa de las lianas en la SAP se concentra en los individuos cuyo diámetro modificado es > 5 cm.

Objetivos del trabajo

A pesar de que la SBC es un tipo de vegetación muy importante en México, lamentablemente casi no hay estudios sobre trepadoras en este tipo de vegetación, aun

cuando éstas pueden ser un componente importante. Dado que la disponibilidad de luz es mucho mayor en la SBC en comparación con las selvas altas perennifolia y la precipitación anual es mucho menor, es probable que sean otros los factores que moldean a la comunidad de trepadoras y por lo tanto los atributos de la comunidad sean diferentes a lo que la actual teoría ecológica plantea. Por esto, este estudio pretende conocer cómo es la comunidad de trepadoras en la SBC, tanto en términos estructurales, como en su diversidad y composición.

Trabajos de investigación previos (Pérez-García y Meave, 2004; Pérez-García et al., 2010) y varias observaciones hechas en el campo muestran que la heterogeneidad edáfica de Nizanda se relaciona con los cambios en la fisionomía y en la composición de la vegetación. Sin embargo, no se ha realizado ningún trabajo para investigar si los diferentes sustratos rocosos (caliza y filita) tienen algún efecto sobre la comunidad de plantas trepadoras. De igual forma, no se conoce la contribución relativa de componente leñoso respecto al herbáceo sobre la comunidad de plantas trepadoras, ni el posible efecto del sustrato rocoso sobre este atributo. Es por esto que el segundo objetivo de este trabajo es evaluar el efecto de dos sustratos rocosos sobre la composición, la diversidad y la estructura de la comunidad de plantas trepadoras de la SBC.

MÉTODOS

Sitio de estudio

Este estudio se realizó en la región de Nizanda, en el Istmo de Tehuantepec, México. Esta zona se caracteriza por una gran biodiversidad, lo cual se debe a que el Istmo es una región estrecha del continente donde se ha formado un corredor biológico entre dos cuencas oceánicas, la del Pacífico y el Atlántico. La región de estudio es el límite de distribución de muchas especies (Pérez- García y Meave, 2004; Pérez-García et al., 2010).

El clima de Nizanda es cálido subhúmedo, la temperatura promedio es de 25 °C y la precipitación anual de 1000 mm. La estacionalidad climática en Nizanda es muy marcada: las lluvias se concentran en los meses de mayo a octubre y la época seca abarca de noviembre a abril (Pérez-García et al., 2001). La altitud de la región varía entre 100-250 m s.n.m (Pérez- García et al., 2001; Pérez-Gutiérrez et al., 2009). El relieve de la región está predominado por lomeríos filitas de baja altura, interrumpidos por afloramientos abruptos de roca caliza. La SBC se desarrolla sobre ambos sustratos (Fig. 1).

La región es un mosaico de varios tipos de vegetación, entre los cuales las sabanas, la selva baja caducifolia y la vegetación secundaria son los que ocupan mayor extensión (Pérez-García et al., 2001). La selva baja caducifolia que se desarrolla en esta región tiene la diversidad más alta dentro de los distintos tipos de vegetación. La SBC posee una alta diversidad y una dominancia baja. Las familias con mayor riqueza de especies son Leguminosae, Asteraceae y Euphorbiaceae, y las especies más frecuentes *Bursera* spp. y *Pilosocereus collinsi* (Gallardo-Cruz et al., 2005). En el listado florístico de la región se conocen 920 especies, de las cuales 424 están en la SBC; aproximadamente el 20 % de las especies presentes en la SBC son plantas trepadoras (Pérez-García et al., 2010).

Descripción de los sustratos rocosos. La filita de la región de estudio es de color ocre, presenta estratos en capas de 0.2 a 10 cm de espesor, y está afectada por una esquistosidad penetrativa. Su textura varía de granular fina-media a lepidoblástica, y está formada por granos subredondeados de cuarzo, feldespato y óxido de hierro, así como minerales de hábito tabular (clorita y moscovita) y grafito, los cuales están dispuestos de manera paralela a la superficie de esquistosidad (Pérez-Gutiérrez et al., 2009).

Los afloramientos de roca caliza en Nizanda se encuentran rodeados por los lomeríos de filita. La caliza es de color gris claro y está dispuesta en estratos de 50 a 80 cm de espesor. Dentro de la roca se puede identificar nódulos de pedernal y restos fósiles de rudistas y corales recristalizados. Los fósiles de *Sellea* sp. y *Pachytraga* sp. sugieren una edad Albiano-Cenomiana. En esta unidad se desarrollan pliegues de amplitud media (Pérez-Gutiérrez et al., 2009).

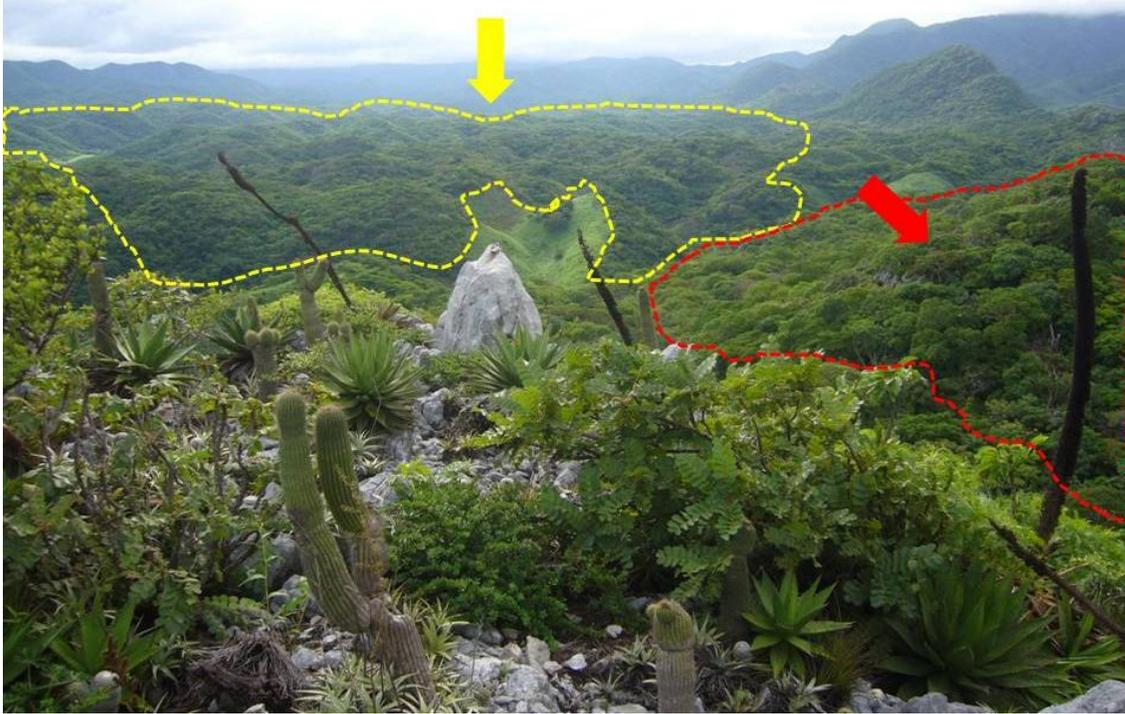


Fig 1. Imagen tomada desde uno de los afloramientos de roca caliza de la región. En rojo se resalta el cerro más próximo donde se presenta la selva baja caducifolia (SBC) sobre caliza, y en amarillo los lomeríos característicos de la región donde hay SBC predominado por filita.

Los análisis de fertilidad realizados con muestras del suelo de los 14 sitios de estudio mostraron muy pocas diferencias. Únicamente el contenido de Ca^+ y Fe^+ resultaron significativamente diferentes entre los dos tipos de roca (Tabla 1).

Tabla 1

Resultados del análisis de fertilidad de los dos sustratos rocosos. Se presenta el valor promedio \pm E. E. de las 7 parcelas de cada sustrato. Se resaltan con negritas los valores que resultaron significativamente diferentes entre los sustratos.

Sustrato	pH	CE (mmhos/cm)	M.O. (%)	Nkjelda hl (%)	N-NO ₃ (ppmm)	N-NH ₄ (ppmm)	P (ppmm)	K (meq/100 g)	Ca (meq/100 g)	Mg (meq/100 g)
Filita	6.6 \pm 0.2	0.3 \pm 0.1	10.7 \pm 1.1	0.6 \pm 0.0	109.9 \pm 36.5	16.3 \pm 3.4	6.3 \pm 0.6	0.5 \pm 0.0	25.5\pm2.3	3.0 \pm 0.2
Caliza	7.4 \pm 0.2	0.4 \pm 0.1	10.2 \pm 1.1	0.4 \pm 0.1	111.5 \pm 40.2	19.6 \pm 1.6	6.5 \pm 0.6	0.7 \pm 0.1	36.4\pm6.3	2.8 \pm 0.3
	Na (meq/100 g)	CIC (meq/100 g)	Fe (ppmm)	Cu (ppmm)	Mn (ppmm)	Zn (ppmm)	B (ppmm)	Arena (%)	Limo (%)	Arcilla (%)
Filita	0.2 \pm 0.1	30.1 \pm 1.6	40.0\pm6.6	0.7 \pm 0.1	24.0 \pm 4.2	1.2 \pm 0.2	2.5 \pm 0.3	38.0 \pm 4.6	24.9 \pm 1.7	37.1 \pm 5.5
Caliza	0.2 \pm 0.0	29.3 \pm 2.6	20.0\pm4.1	0.9 \pm 0.1	25.1 \pm 6.0	1.9 \pm 0.8	2.3 \pm 0.2	37.6 \pm 2.2	26.3 \pm 1.9	36.1 \pm 2.5

Trabajo de campo

El trabajo de campo se realizó durante los meses de julio y agosto de 2010. Se registró el diámetro y la especie de las plantas trepadoras en 14 parcelas permanentes de SBC, siete parcelas se encuentran sobre roca caliza y siete en filita. Cada parcela mide 50×50 m y en cada una de ellas se trazaron cinco transectos de 5×20 m, manteniendo una separación de 1 m entre cada transecto (Fig. 2). Las parcelas están delimitadas con postes y alambre de púas desde el año 2009. Los sitios se seleccionaron bajo el criterio de que la vegetación en ellas no haya sido perturbada por actividades humanas. Los sitios están distribuidos en un área extensa (aproximadamente 20 km^2), lejos de veredas grandes; todas se encuentran en terrenos con pendientes ligeras y su orientación es variable.

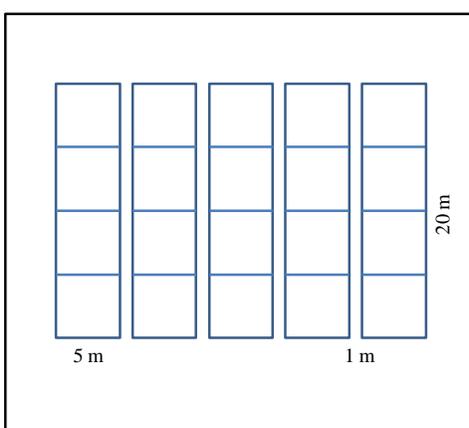


Fig. 2. Representación de una parcela y los transectos de muestreo.

Se muestreó un área de 500 m^2 en cada parcela, es decir, $3,500 \text{ m}^2$ en cada tipo de sustrato y $7,000 \text{ m}^2$ en total. En los transectos se midió el diámetro a la altura del pecho modificado (DAP_m) y se identificó a todas las plantas trepadoras cuyo diámetro fuese ≥ 0.3 cm, a una distancia de 130 cm a lo largo del tallo desde su punto de enraizamiento. Para el muestreo de las trepadoras se siguieron las recomendaciones sugeridas en la literatura más reciente (Gerwing et al., 2006; Schnitzer et al., 2008). Los tallos fueron tomados en cuenta como individuos, excepto aquellos por que se pudieron reconocer como el mismo individuo.

Se calculó el área basal a partir del DAP_m , y se determinó la familia, el género y la especie de todos los individuos registrados en el muestreo. La especie de las plantas se identificó comparando las muestras con los ejemplares del Herbario Nacional. Las especies se clasificaron como trepadoras herbáceas a las que se les llama enredaderas en este trabajo, y trepadoras leñosas a las que se les denomina lianas. La información sobre el tipo de tallo de las trepadoras fue extraída del listado florístico publicado por Pérez-García et al. (2010). Además, se calculó la densidad de individuos para cada parcela.

Análisis de datos

Estructura vegetal. Para evaluar si las medias del área basal y las de densidad de individuos de las plantas trepadoras difería entre las comunidades en cada tipo de sustrato se hicieron dos análisis de varianza (ANDEVA) de dos vías. Los ANDEVA tuvieron dos factores, cada uno con dos niveles: el tipo de sustrato (caliza y filita) y el tipo de tallo (herbáceo y leñoso). Los cálculos se realizaron usando el programa Statistica 7.0 (StatSoft, 2004).

Curvas de acumulación de especies suavizada. Se obtuvieron de curvas de acumulación de especies para evaluar qué tan bueno fue el esfuerzo de muestreo y para resaltar gráficamente la diferencias en la riqueza de especies de las comunidades de caliza y de filita.

Para evitar que el orden en el que aparecen las muestras altere la forma de la curva (y sus predicciones), el proceso de construcción se aleatoriza para obtener una curva suavizada. La aleatorización consistió en extraer una muestra al azar y registrar el número de especies. Este procedimiento se repitió 50 veces y se obtuvo un promedio. De forma similar se estimó el número promedio de especies que se acumularon en dos, tres, cuatro muestras, y así sucesivamente hasta completar el total de muestras. Se construyeron curvas suavizadas de acumulación de especies para cada comunidad por tipo de sustrato, así como para el total de muestras. Para obtener estas curvas se usó el software EstimateS 8.2, con el procedimiento analítico de Mao-Tau (Colwell, 2009).

Estimadores de riqueza. Se usaron dos estimadores no paramétricos para calcular la riqueza de especies a partir de datos de abundancia. El estimador Chao 1 se calcula partir la riqueza de especies observada y del número de especies raras, con la fórmula:

$$S_{Chao1} = S_{obs} + \frac{F_1^2}{2F_2}$$

donde S_{obs} corresponde al número de especies presentes en la muestra, F_1 al número de especies representadas por un solo individuo y F_2 a las especies representadas por dos individuos.

También se calculó un estimador de cobertura basado en abundancia (ACE, por sus siglas en inglés). Este estimador se basa en la idea de que las especies muy abundantes aparecen en casi todas las muestras y por tanto no son un buen parámetro para estimar el total de especies que hay en comunidad; en cambio, supone que las especies raras son las más útiles para estimar la riqueza de especies de una comunidad (Magurran, 2004).

Índices de diversidad. Los índices de diversidad son parámetros que conjuntan medidas de riqueza y de dominancia en una comunidad. En este estudio se calculó el índice de diversidad de Simpson y el índice α de Fisher para cada parcela, usando para ello al

software EstimateS 8.2 (Colwell, 2009). El índice α ha sido ampliamente recomendado pues el valor que se obtiene es independiente del tamaño de la muestra (Magurran, 2004). Este índice es un parámetro de la serie logarítmica de Fisher (Magurran, 2004).

El índice de dominancia de Simpson se calcula con la fórmula:

$$D = \sum \left(\frac{n_i[n_i - 1]}{N[N - 1]} \right)$$

donde n_i es el número de individuos de la especie i y N el total de individuos de la muestra, se reporta la forma recíproca para indicar diversidad ($1/D$). El índice de Simpson es relativamente simple de calcular y es ampliamente aceptado y utilizado por la comunidad científica. Los dos índices de diversidad se calcularon mediante el software EstimateS 8.2 (Colwell, 2009).

Para averiguar si había diferencias significativas entre los valores de los índices de diversidad de cada comunidad se realizó una prueba no paramétrica de U de Mann Whitney usando el software Statistica 7.0 (2004), bajo las siguientes hipótesis estadísticas $H_0: I_c = I_e$ y $H_a: I_c < I_e$; donde I_c es el valor de los índices de la selva en caliza e I_e es el valor de los índices de la selva sobre filita.

Índices de similitud. La diferencia de la diversidad especies entre diferentes comunidades puede compararse por varios métodos, uno de estos son los índices de similitud. Los índices de similitud miden cuánto cambia la diversidad entre dos comunidades. El cambio en la diversidad de especies se conoce como diversidad β . Los índices de similitud toman valores más altos entre más similares sean las muestras que se comparan. Se calculó el índice de cuantitativo de Sørensen (o índice Bray-Curtis) y el índice de Morisita-Horn, ya que estos índices son los más recomendados (Wolda, 1981; Magurran, 2004). Para el cálculo de los índices se usó el software EstimateS 8.2 (Colwell, 2009).

El índice cuantitativo de Sørensen se calcula mediante la fórmula:

$$C = \frac{2jN}{(N_a + N_b)}$$

donde N_a es el número de individuos en el sitio a , N_b el número de individuos en el sitio b , y $2jN$ sería el doble de la suma de la especie menos abundante (Magurran, 2004).

El índice de Morisita-Horn se calcula con la fórmula:

$$MH_{\lambda} = \frac{2 \sum n_{1i} n_{2i}}{(\lambda_1 + \lambda_2) N_1 N_2}$$

$$\text{Donde } \lambda_j = \frac{\sum n_{ji}(n_{ji}-1)}{N_j(N_j-1)},$$

n_{ji} es el número de individuos de la especie i en la muestra j , N_j el número de individuos en la muestra j (Wolda, 1981).

Se realizó una prueba estadística de U de Mann-Whitney para probar si las diferencias en el valor de los índices son significativas. La hipótesis estadísticas que se plantearon fue $H_0: I_c = I_e$ y $H_a: I_c < I_e$, donde I_c es el valor de los índices de la selva en sustrato calizo e I_e el valor de los índices de la selva en filita.

Análisis de clasificación. Los análisis de clasificación son métodos estadísticos que nos permiten agrupar las muestras de vegetación en conjuntos o clases con la mayor similitud interna (Zavala Hurtado, 1986; Magurran, 2004). Se hicieron dos análisis de clasificación por el método de Ward usando distancias euclidianas. Los análisis de clasificación se realizaron a partir de las matrices de abundancia e incidencia de las especies de cada una de las parcelas de muestreo con el programa Statistica 7.0 (2004).

El método de Ward comienza con N grupos, cada uno con un solo objeto. Este método genera grupos de tal forma que la varianza dentro de cada grupo sea la menor, es decir, combina los grupos cuya fusión produce el menor incremento en el error de la suma de cuadrados. En cada ciclo se unen los dos grupos más similares y se realiza una transformación combinatoria de los coeficientes de similitud. El error de la suma de cuadrados se define como la suma de las distancias entre cada individuo y el centroide del grupo al que pertenecen. Éste es un método de unión promedio que busca minimizar la distancia dentro del grupo. Este método es ampliamente recomendado pues se ha comprobado su efectividad en diversos casos (Zavala Hurtado, 1986). El resultado de la clasificación es presentado en un dendrograma.

Análisis de especialización por hábitat. Para conocer el grado de especialización de las especies en los dos sustratos se usó el método estadístico CLAM (Chazdon et al., 2011), el cual compara la abundancia relativa de cada especie en dos hábitats. Si se puede probar estadísticamente que la abundancia relativa de una especie en uno de los hábitats conforma dos terceras partes o más de su abundancia total, entonces la especie se clasifica como especialista de ese hábitat. Si la abundancia relativa no es estadísticamente igual o mayor a dos terceras partes de la abundancia total en alguno de los dos hábitats, entonces la especie es clasificada como generalista. Si el tamaño muestral de una especie es demasiado pequeño como para obtener un resultado con una confiabilidad del 95 %, entonces la especie es considerada como muy rara para clasificar. Este análisis se realizó con el programa CLAM (Chao y Lin, 2011). Los dos hábitats que se compararon fueron la comunidad de trepadoras sobre caliza (hábitat 1) y la de filita (hábitat 2). Se usó un límite mayoritario de $K = 0.667$ y una significancia de $\alpha = 0.05$.

RESULTADOS

Descripción general

Se midieron e identificaron 1,383 individuos de plantas trepadoras. Éstas representaron 26 morfoespecies distribuidas en nueve familias. De estas morfoespecies, 23 se lograron identificar a nivel de especie y las otras tres quedaron determinadas hasta el nivel de familia.

La familia más abundante fue Bignoniaceae con 563 individuos (40.7 %) del total de 1383, la segunda fue Apocynaceae con 390 individuos (28.2 %), seguida de Convolvulaceae con 227 individuos (16.4 %). El resto de las familias se presentaron en porcentajes menores al 5%. La familia menos abundante fue Solanaceae, de la cual sólo se registraron cinco individuos (0.4 %).

La familia Convolvulaceae presentó el mayor número de especies (7 especies), seguida de la familia Bignoniaceae (6 especies). En tercer lugar hubo un empate, Apocynaceae y Cucurbitaceae que presentaron tres especies cada una. Las familias Malpighiaceae, Sapindaceae y Solanaceae estuvieron representadas por una sola especie.

En promedio, se encontraron 99 ± 30 individuos por parcela (promedio \pm D.E.), que equivale a 1976 individuos/ha. En cuanto al área basal, el promedio por parcela fue de $198.83 \pm 143 \text{ cm}^2$, lo que equivale a $0.497 \text{ m}^2/\text{ha}$. La mayoría de las trepadoras se concentraron en las clases de tamaño pequeñas (Fig. 3). El 55 % de los individuos tuvieron un diámetro $\leq 1 \text{ cm}$; el 29 % tuvieron un diámetro entre $1 \geq 2 \text{ cm}$, menos del 10 % tuvieron un diámetro entre $2 \geq 3 \text{ cm}$, y menos del 1% tuvieron un diámetro $\geq 7 \text{ cm}$.

A nivel de individuo, el promedio del área basal por individuo fue $2.07 \pm 4.6 \text{ cm}^2$. El valor mínimo de área basal registrado fue de 0.07 cm^2 (que corresponde al límite de menor DAP que se incluyó en el muestreo) y el valor máximo observado fue de 59.4 cm^2 .

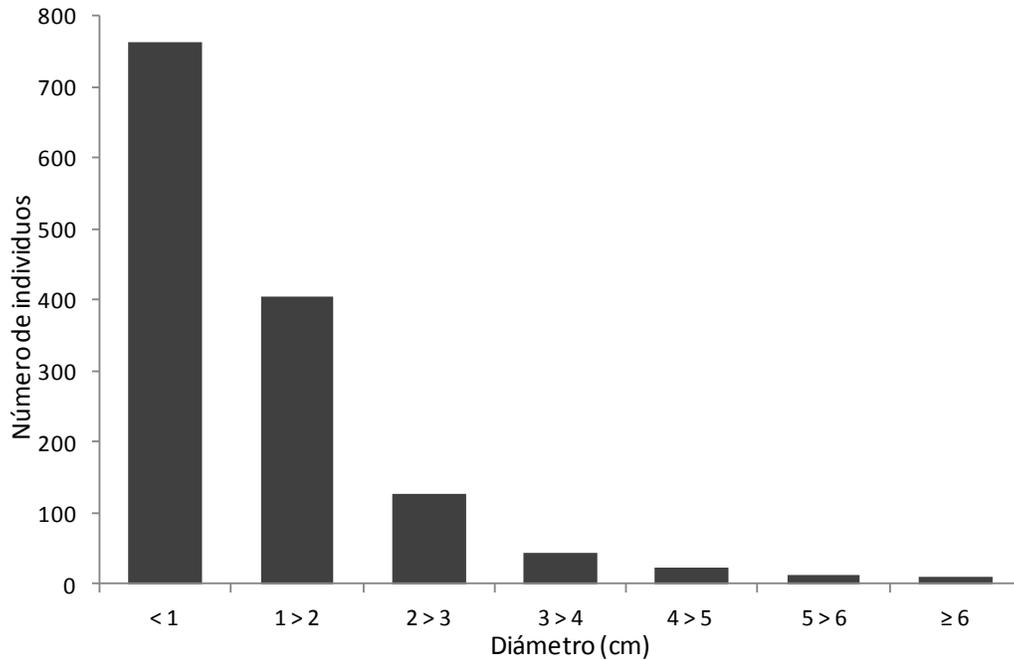


Fig. 3. Número de individuos de plantas trepadoras en clases diamétricas en la selva baja caducifolia de la región de Nizanda, Oaxaca.

De las 17 especies presentes en caliza, se encontraron 11 trepadoras herbáceas (enredaderas) pertenecientes a cuatro familias. Las seis especies restantes fueron lianas de tres familias diferentes. En las parcelas sobre filitas se encontraron individuos de 11 especies de enredaderas, pertenecientes a cuatro familias, y se registraron 11 especies de lianas, ubicadas en cuatro familias.

Caracterización de las parcelas en caliza

En las parcelas sobre caliza, la familia Convolvulaceae fue la más rica en especies (con seis especies) y la que presentó el mayor número de individuos. *Ipomoea variabilis* (Schltdl. et Cham.) Choisy, especie perteneciente a esta familia, fue la enredadera más abundante en este sustrato. Cucurbitaceae, Dioscoraceae, Solanaceae y Apocynaceae fueron las familias menos abundantes con cuatro, tres, dos y un individuo, respectivamente. Ninguna de estas familias de enredaderas representó más del 5 % del total de los individuos (Fig. 4). Para Sapindaceae, Solanaceae y Apocynaceae sólo se presentó una especie por familia, y para Cucurbitaceae y Dioscoraceae se registraron dos especies en cada una (Fig. 5).

Para las familias con especies leñosas, Bignoniaceae fue la familia más abundante (51.2 % del total de individuos leñosos en caliza); se encontraron tres especies de esta familia. De los 260 individuos registrados de esta familia, 214 pertenecieron a la especie *Arrabidaea formosa*, siendo así la liana más abundante en este sustrato. Apocynaceae fue la segunda familia más abundante (39.56%), aunque todos los individuos de esta familia fueron de la especie *Marsdenia coulteri* Hemsl., tomando el segundo lugar de las especies de liana más abundantes en caliza. La familia Vitaceae fue la tercera más abundante y se registraron 47 individuos, todos pertenecientes a la misma especie, *Cissus sicyoides*. No hubo especies leñosas representadas por un solo individuo.

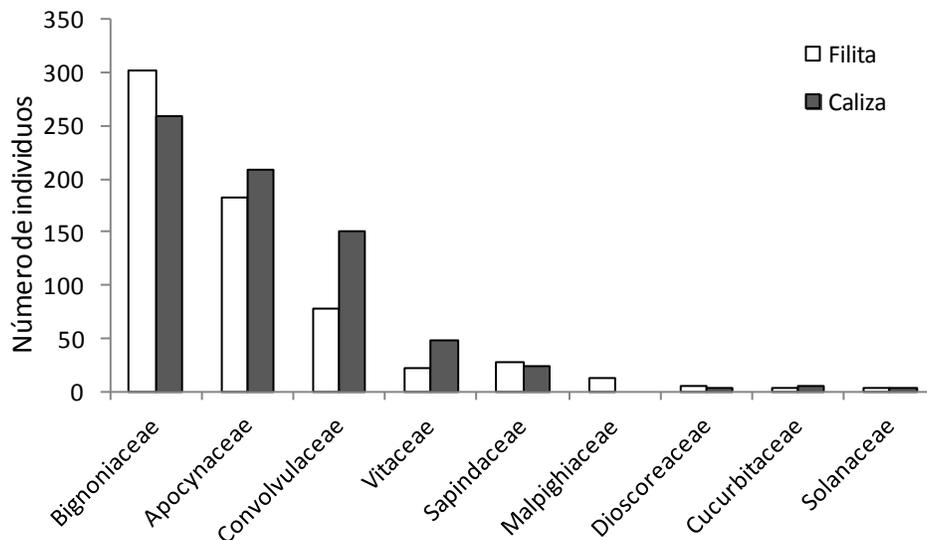


Fig. 4. Número de individuos de plantas trepadoras por familia en cada tipo de sustrato, en la selva baja caducifolia de la región de Nizanda, Oaxaca.

Caracterización de las parcelas en filita

En las parcelas sobre filita se encontraron representantes de diez especies pertenecientes a seis familias de enredaderas. Convolvulaceae fue la familia de enredaderas más abundante (65.5% del total de individuos herbáceos en filita), la cual estuvo representada por tres especies. *Ipomoea variabilis* fue la especie más abundante en esta categoría, con 60 de los 77 individuos de esta familia. La segunda familia más abundante fue Sapindaceae (24.2%), de la cual todos los individuos pertenecieron a la misma especie, *Serjania triquetra* Radlk..

Ninguna de las familias restantes representó más de 5% de las enredaderas de este sustrato (Fig. 3). Para las familias Cucurbitaceae y Dioscoreaceae se registraron dos especies, mientras que para Sapindaceae, Solanaceae y Apocynaceae se encontraron sólo una especie de cada una (Fig. 4).

En las parcelas de filita estuvieron presentes diez especies de lianas. Bignoniaceae fue la familia más abundante (61.1 % del total de individuos leñosos en filita) y la que estuvo representada por más especies (seis especies). La especie más abundante de liana, *Arrabidaea patellifera* (Schltdl.) Sandw. (con 211 individuos), pertenece a esta misma familia. Apocynaceae fue la segunda familia más abundante (con 33.9 % de las lianas) y todos sus individuos fueron de la especie *Marsdenia coulteri*. En fuerte contraste, Malpighiaceae y Vitaceae fueron poco abundantes, conformando un porcentaje menor a 5% (Fig. 4).

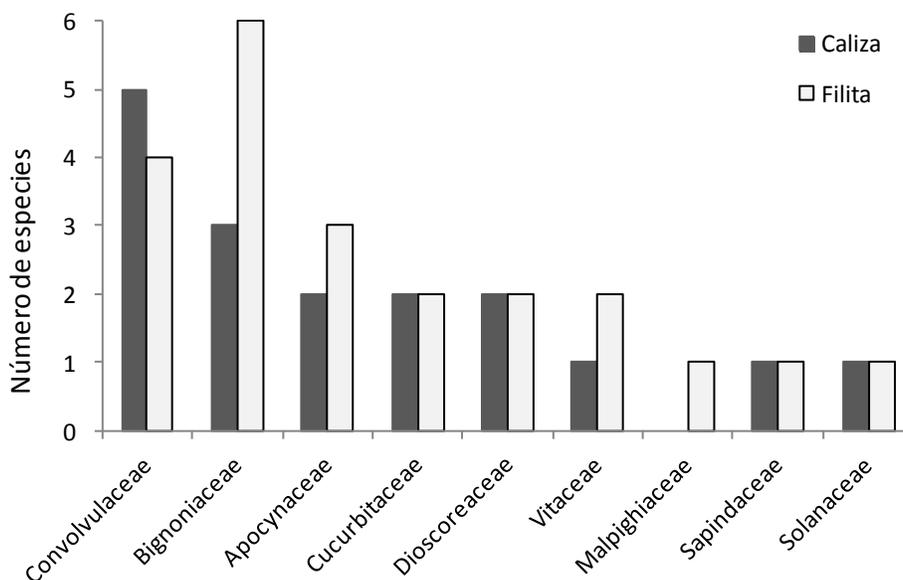


Fig. 5. Número de especies por familia en cada tipo sustrato, en la selva baja caducifolia de la región de Nizanda, Oaxaca.

Riqueza, diversidad y similitud

En total se identificaron 26 especies. Al incluir todas las muestras (N = 14) en la curva suavizada de acumulación de especies no se obtuvo una asíntota, lo cual sugiere que de

haber incluido más muestras se hubieran encontrado más especies (Fig. 6). Esto concuerda con el hecho de que el número de especies de trepadoras registradas en la SBC (94 especies) de Nizanda (Pérez-García et al., 2010) es mayor al que se encontró en las 14 muestras de este estudio.

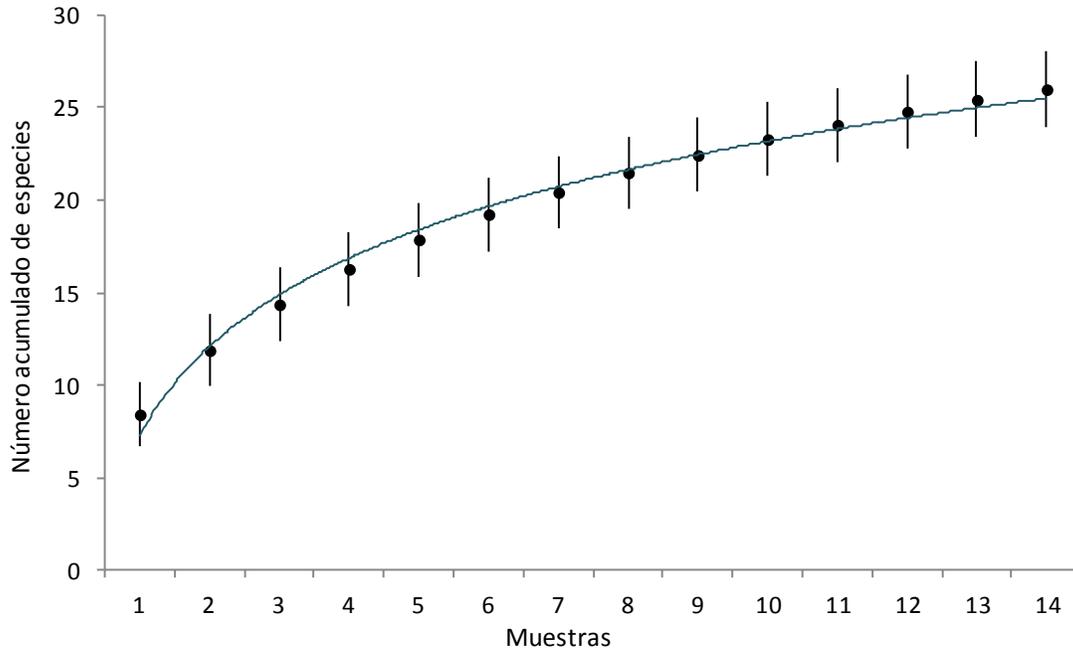


Fig. 6. Curva suavizada de acumulación de especies ± 1 D.E. en las 14 parcelas de estudio en la selva baja caducifolia de la región de Nizanda, Oaxaca.

El estimador de riqueza Chao1 calculado para todas las muestras de SBC predijo una cifra de 27.5 ± 2.2 especies en el sitio, mientras que el estimador ACE estimó un número mayor de especies para esta comunidad (ACE = 29.5 especies).

De las 26 especies encontradas en total, 17 estuvieron presentes en la SBC sobre caliza y 22 sobre filita. Se trazaron curvas de acumulación suavizadas para la comunidades de caliza y de filita respectivamente (Fig. 7). A partir de la tercera muestra ($1,500 \text{ m}^2$) se observaron diferencias entre la riqueza de especies para cada comunidad. Esta diferencia se va haciendo más grande al aumentar el número de muestras. Así, con el mismo esfuerzo de muestreo (mismo número de muestras del mismo tamaño), se observó que la riqueza de especies de la comunidad asociada a filita es mayor respecto a la comunidad de caliza.

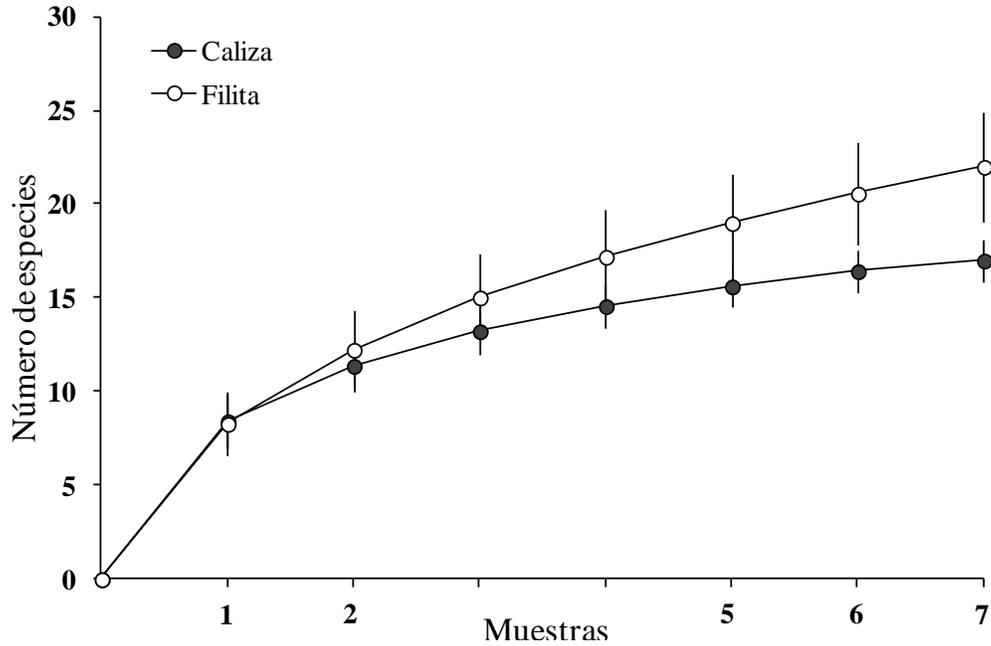


Fig. 7. Curvas suavizadas de acumulación de especies (promedio \pm D.E.) por tipo de sustrato de las siete parcelas de selva baja caducifolia en la región de Nizanda, Oaxaca.

De acuerdo con los resultados de las curvas suavizadas de acumulación de especies, los dos estimadores de riqueza fueron mayores para la comunidad de filita. El estimador Chao1 arrojó una mayor diferencia entre las comunidades ($\text{Chao1}_{\text{Caliza}} = 17.6 \pm 1.2$, $\text{Chao1}_{\text{Filita}} = 25 \pm 4.2$), que el estimador ACE ($\text{ACE}_{\text{Caliza}} = 19.8$, $\text{ACE}_{\text{Filita}} = 24.9$).

Índices de diversidad. Los índices de diversidad fueron más altos para la comunidad de trepadoras en filita respecto a la de caliza. El índice de Simpson de la comunidad en filita fue de 4.47 ± 0.6 , mientras que en caliza fue de 3.6 ± 0.3 . El parámetro alfa (α) de la serie de Fisher tuvo un comportamiento similar ($\alpha_{\text{Filita}} = 3.62 \pm 0.71$, $\alpha_{\text{Caliza}} = 1.74 \pm 0.15$). Se probó si la diferencia en el valor de los índices es significativa con pruebas de U de Mann-Whitney, y se encontró que ambos índices son estadísticamente diferentes ($P < 0.001$).

Tabla 2. Abundancia (número de individuos) y área basal (cm²) de cada especie en cada tipo de sustrato, así como en el muestreo en general. También se presenta el resultado del análisis de especialización de hábitat.

Especie	Individuos			Área basal (cm ²)			Clasificación por sustrato
	Filita	Caliza	Total (1 ha)	Filita	Caliza	Total (1 ha)	
<i>Marsdenia coulteri</i>	165	201	523	189.4	489.1	969.2	Generalista
<i>Arrabidaea formosa</i>	56	216	389	94.6	490.2	835.3	Esp. Cal.
<i>Arrabidaea patellifera</i>	211	28	341	561.7	65	895.2	Esp. Fil.
<i>Ipomoea variabilis</i>	60	111	244	37.1	149.3	266.4	Generalista
<i>Cissus sicyoides</i>	10	47	81	15.1	91.8	152.7	Esp. Cal.
<i>Serjania triquetra</i>	28	24	74	28.8	27.7	80.7	Generalista
<i>Merremia platyphylla</i>	0	32	46	0	252.9	361.3	Esp. Cal.
<i>Arrabidaea floribundum</i>	10	16	37	6.1	24.4	43.6	Generalista
<i>Amphilophum paniculatum</i>	19	0	27	18.2	0	26	Esp. Fil.
<i>Marsdenia zimapanica</i>	14	0	20	11.4	0	16.4	Esp. Fil.
<i>Merremia umbellata</i>	13	0	19	16.3	0	23.2	Esp. Fil.
<i>Heteropterys cotinifolia</i>	13	0	19	23.1	0	32.9	Esp. Fil.
Vitaceae sp. 1	11	0	16	61.1	0	87.3	Esp. Fil.
<i>Matelea cyclophylla</i>	3	7	14	0.8	33	48.3	Generalista
<i>Merremia quinquefolia</i>	3	5	11	0.5	45.8	66.1	Generalista
<i>Dioscorea convolvulaceae</i>	3	2	7	0.3	5.1	7.7	Rara
<i>Solanum wendlandii</i>	3	2	7	0	0.5	0.7	Rara
Bignoniaceae sp. 2	4	0	6	1.8	0	2.6	Rara
<i>Ibervillea hypoleuca</i>	1	2	4	0.3	0.5	1.1	Rara
Bignoniaceae sp. 1	2	0	3	0.6	0	0.8	Rara
<i>Schizocarpum reflexum</i>	0	2	3	0	0.1	0.2	Rara
<i>Dioscorea mexicana</i>	1	1	3	0.1	0.1	0.3	Rara
<i>Ipomoea populina</i>	0	1	1	0	0.5	0.7	Rara
<i>Ipomoea robinsonii</i>	1	0	1	0.2	0	0.3	Rara
<i>Ipomoea setosa</i>	0	1	1	0	0.1	0.2	Rara
<i>Schizocarpum palmeri</i>	1	0	1	0.6	0	0.9	Rara

Índices de similitud. Los índices de similitud (Morisita Horn = MH, e Sørensen cuantitativo = C) se calcularon entre parcelas del mismo sustrato y parcelas de diferentes sustratos (caliza vs caliza, filita vs filita, y caliza vs filita). El promedio del valor de los índices de similitud entre de las parcelas de caliza ($MH_{Caliza} = 0.65 \pm 0.21$, $C_{Caliza} = 0.5 \pm 0.15$) fue mayor que entre de las parcelas de filita ($MH_{Filita} = 0.46 \pm 0.27$, $C_{Filita} = 0.37 \pm 0.17$). Contrario a lo que se esperaba, se encontró que la similitud entre parcelas de diferentes sustratos fue similar a la encontrada entre de las parcelas del mismo sustrato ($MC_{Filita \text{ vs caliza}} = 0.49 \pm 0.21$, $C_{Filita \text{ vs caliza}} = 0.39 \pm 0.11$).

Análisis de clasificación. Se realizaron tres análisis de clasificación utilizando el método de Ward con distancias euclidianas. Uno se basó en la incidencia (presencia-ausencia, Fig. 8), otro en la abundancia (Fig. 9) y el tercero en el área basal. Solamente se presentan los resultados de las clasificaciones basadas en la incidencia y la abundancia, ya que el análisis basado en el área basal no arrojó ninguna clasificación clara.

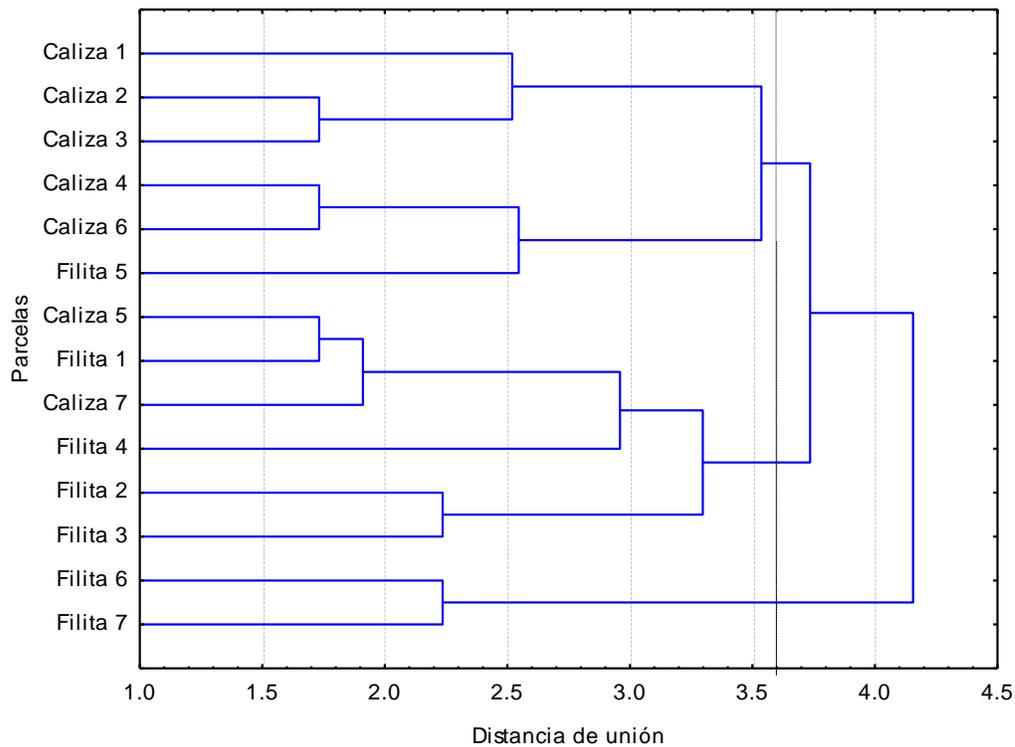


Fig. 8. Análisis de clasificación de las 14 parcelas de muestreo por el método de Ward con distancias euclidianas, basado en datos de incidencia (presencia/ausencia) de las especies.

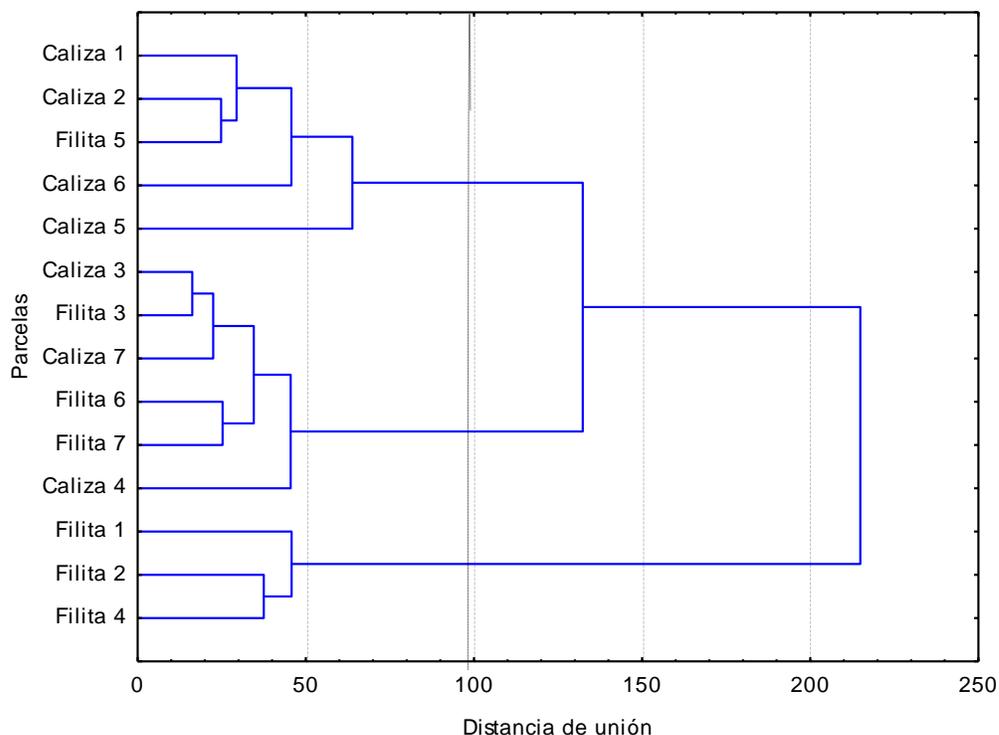


Fig. 9. Análisis de clasificación de las 14 parcelas por el método de Ward con distancias euclidianas basado en datos de abundancia de las especies.

Tanto la clasificación basada en la incidencia (Fig. 8) como la de abundancia (Fig. 9) formaron tres grupos principales, en distancias de unión de 3.6 y 100, respectivamente. Uno de los grupos estuvo dominado por parcelas de caliza, otro por una mezcla de parcelas de filita y caliza, y el grupo pequeño, que estuvo más alejado de los otros dos y solamente contenía parcelas de filita. Hubo una pequeña variación en las parcelas que formaron los grupos en cada clasificación. Los resultados de estos análisis de clasificación muestran que hay mayor homogeneidad florística y estructural en la comunidad en caliza que en la comunidad de filita.

Análisis de especificidad de hábitat. El método CLAM para clasificación de especies en generalistas y especialistas permitió identificar a cinco especies, de las 26 encontradas en el estudio, como generalistas (19 %), a siete especies como especialistas de filita (27 %), a 3 especies como especialistas de caliza (12 %) y a 11 especies como muy raras para clasificar (42 %).

Marsdenia coulteri y *Arrabidaea patellifera*, la primera y la tercera especie más abundantes (cuyas abundancias conforman el 26.5 % y el 17.3 % del total de individuos registrados, respectivamente), fueron clasificadas como especialistas de filita. En contraste,

la segunda especie más abundante (*Arrabidea formosa*, con 19.7 % de los individuos) fue clasificada como especialista de filita. La cuarta especie más abundante (12.4 % de los individuos), *Ipomoea variabilis*, fue clasificada como generalista (Tabla 1).

Estructura de las comunidades

Como medidas estructurales de la comunidad se cuantificó la densidad de individuos trepadores, así como su área basal. La densidad de individuos fue mayor en la comunidad de caliza (1,994 ind./ha) que la de filita (1,811 ind./ha). Esta diferencia se debe principalmente a que hubo mayor densidad de enredaderas; la densidad de lianas fue mucho más similar entre las comunidades.

En la comunidad sobre caliza el promedio de área basal fue 0.239 m²/ha y en la comunidad sobre filita fue 0.158 m²/ha. Respecto al tipo de tallo de las especies, el promedio de área basal de las enredaderas sobre caliza fue 0.184 m²/ha y 0.03 m²/ha en filita (Fig. 10). En cuanto a las lianas, el promedio de área basal en caliza fue 0.414 m²/ha y en filita 0.365 m²/ha (Fig. 10).

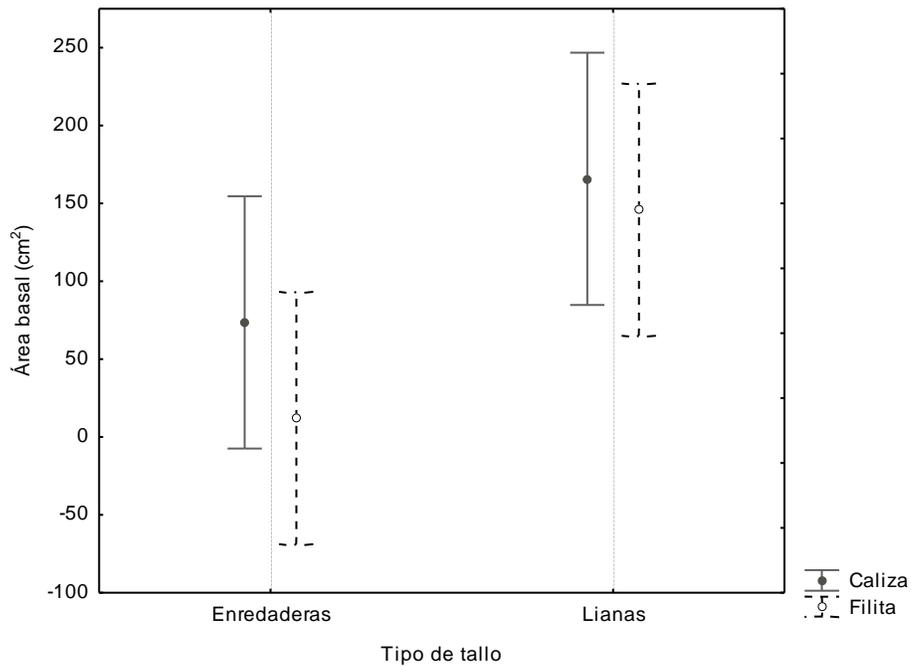


Fig. 10. Promedio del área basal (con intervalos de confianza del 95%) de las enredaderas y las lianas en cada tipo de sustrato.

Se hicieron dos ANDEVA de dos vías, uno para probar si las diferencias observadas en el área basal de las plantas trepadoras diferían significativamente respecto al tipo de sustrato y al tipo de tallo; y otro, siguiendo la misma lógica, para la densidad de individuos. Ninguna de las dos pruebas resultaron significativas ($P > 0.05$). La representación gráfica de lo que se probó con estos análisis se puede observar en las figuras 10 y 11.

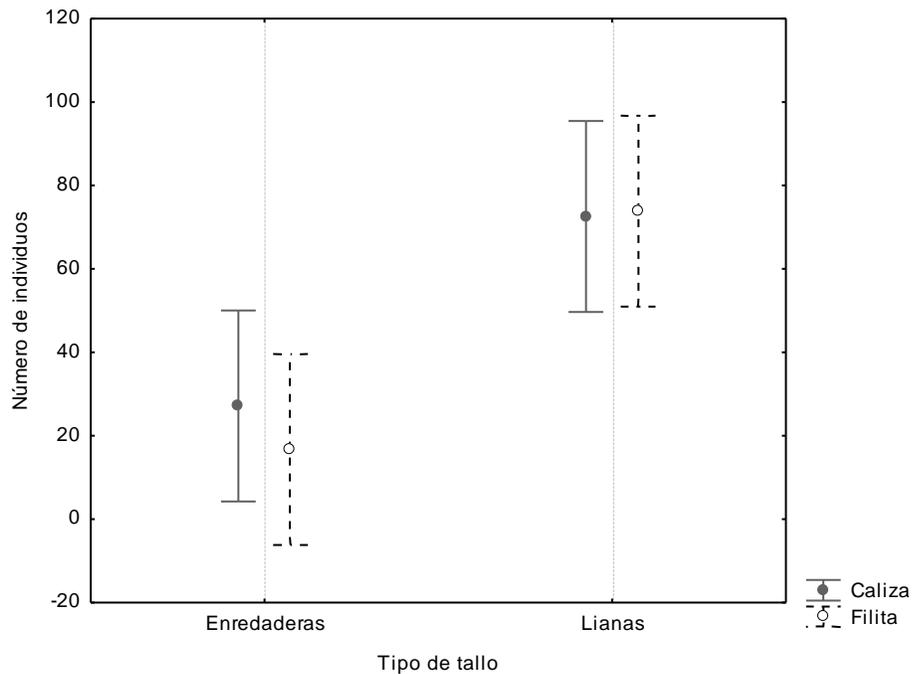


Fig. 11. Promedio del número de individuos con intervalos de confianza del 95% de las trepadoras herbáceas y las leñosas en cada tipo de sustrato.

Tabla 3

Número de especies, área basal y número de individuos en cada parcela de muestreo. Cada sitio equivale a 500 m².

Parcela	Número de especies	Área basal (cm ²)		Número de individuos	
		Enredaderas	Lianas	Enredaderas	Lianas
Caliza 1	7	51.6	148.7	16	98
Caliza 2	7	1.5	212.4	4	83
Caliza 3	10	86.0	86.5	25	50
Caliza 4	9	52.9	46.1	52	57
Caliza 5	9	258.2	219.5	40	85
Caliza 6	10	8.2	431.0	9	118
Caliza 7	7	57.0	16.2	44	17
Filita 1	6	21.2	245.3	15	97
Filita 2	11	1.9	354.5	10	124
Filita 3	8	8.4	43.8	23	32
Filita 4	12	13.7	211.0	14	128
Filita 5	8	34.4	56.0	34	61
Filita 6	6	4.5	87.1	12	57
Filita 7	7	1.6	24.3	9	18

DISCUSIÓN

Este trabajo tuvo como objetivo describir la composición, la diversidad y la estructura de las plantas trepadoras de una SBC de México. Es por eso que la primer parte de la discusión la destinaremos a los resultados en este respecto, que se pueden resumir en que la comunidad de Nizanda es poco diversa y los valores de su estructura indican que las trepadoras son un elemento discreto de la SBC.

El otro objetivo fue evaluar la variación de las características arriba mencionadas de acuerdo al tipo de sustrato rocoso sobre el que se desarrollan. Los análisis realizados muestran que la diversidad y la composición de especies de las plantas trepadoras varían de acuerdo con el tipo sustrato sobre el que se desarrollan, pero no así su estructura.

Diversidad y composición de especies

Considerando que sólo se encontraron 26 especies de trepadoras, se podría pensar que este número es muy bajo y por lo tanto conduciría a cuestionar la eficacia del muestreo, sobre todo si se considera que en toda la región de Nizanda hay alrededor de 159 especies de plantas trepadoras (Pérez-García et al., 2010). Sin embargo, habría que considerar algunos atenuantes importantes antes de dar por ciertos dichos cuestionamientos. Debido al criterio del diámetro de inclusión, en el muestreo no se registraron varias especies que estaban presentes en las parcelas de estudio. Particularmente, esta exclusión afectó a las trepadoras herbáceas, cuyos tallos suelen ser muy delgados. Además, en total la lista florística de Nizanda sólo incluye 94 especies (Pérez-García et al., 2010) de plantas trepadoras en la selva baja caducifolia (SBC). Sin embargo, muchas de estas especies tienen distribuciones restringidas. Por ejemplo, la única especie de *Aristolochia* de Nizanda está registrada a partir de un solo individuo. De manera similar, otras especies como *Randia cinerea* (Fern.) Standl. y *Combretum decandrum* Jacq. han sido registradas muy pocas veces (< 3 individuos). Algunas otras especies registradas en SBC en realidad están asociadas a áreas transicionales con otros tipos de vegetación o en sitios perturbados. Por ejemplo, *Antigonon cinerascens* M.Martens et Galeotti (Polygonaceae) y *Dalechampia scandens* L. (Euphorbiaceae) son especies típicas de áreas abiertas. *Celtis iguanaea* (Jacq.) Sarg. (Ulmaceae) y *Microgramma nitida* (J.Sm.) A.R.Sm. (Polypodiaceae) son típicas de ambientes ribereños o cañadas muy húmedas. De forma similar, las Passifloraceae (4 especies) de la lista florística son mucho más frecuentes en los campo de cultivo que en la SBC. Otro ejemplo relevante de taxa no registrados en el muestreo, lo conforman las Fabaceae (con ocho especies de trepadoras en la SBC), ya que esta familia no fue encontrada en el muestreo. Probablemente esta ausencia se deba a que muchas de ellas son típicas de ambientes perturbados, como las orillas de caminos o bordes de campos de

cultivo, ya sea hierbas heliófitas pequeñas, como las de los géneros *Rhynchosia* y *Phaseolus*, o trepadoras leñosas más grandes, como *Canavallia* y *Vigna*. Cabe señalar que algunas Fabaceae trepadoras sí son elementos típicos de la SBC, pero tampoco fueron encontrados en el muestreo, como *Chaetocalyx scandens* (L.) Urb., *Nissolia fruticosa* Jacq. y *N. microptera* Poir.

Tomando en cuenta las salvedades mencionadas, no es desdeñable el hecho de que en este trabajo se hayan encontrado 28 % de las especies y 30 % de las familias de plantas trepadoras registradas en la SBC del listado florístico de Nizanda. Resulta curioso que en este muestreo no se haya registrado ningún individuo de las familias con menor riqueza (una o dos especies). Al ordenar las familias del listado florístico de Nizanda de acuerdo con el número de especies, se puede observar que esta jerarquía es muy similar a la encontrada en este trabajo. Esto sugiere que si bien los datos obtenidos no son buenos para concluir sobre las especies raras, el muestreo incluyó a las familias más representativas y por tanto se considera bueno para conocer los patrones generales de las plantas trepadoras en la SBC. Es importante considerar que el listado florístico de Nizanda se ha construido a partir de colectas exhaustivas, realizadas durante más de una década en el sitio de estudio, y por lo tanto esta coincidencia es relevante.

No hay estudios que hayan seguido la misma metodología, ni que hayan evaluado la misma área en otras regiones tropicales tan secas como Nizanda. Por lo tanto, es difícil hacer una comparación directa que nos permita concluir si Nizanda es una localidad más o menos rica en trepadoras que otras. Por ello, las comparaciones con otros estudios de plantas trepadoras se basan en las jerarquías de los géneros y las familias, más que en los números absolutos de la riqueza.

Chamela y Nizanda presentan selvas del mismo tipo; ambas regiones se encuentran en la vertiente pacífica de México y tienen una precipitación similar. La información disponible para Chamela incluye únicamente a las lianas (y fue obtenida a partir de la información encontrada en diferentes herbarios) (Solórzano et al., 2002a), así que, de la misma forma, los resultados se compararon sólo tomando las lianas registradas en el muestreo de este estudio. La familia de lianas con más especies en las dos localidades fue Bignoniaceae. De manera similar, algunas familias como Convolvulaceae, Malpighiaceae, Sapindaceae y Vitaceae coinciden en ser las más ricas en especies en ambas localidades. Sin embargo, en Chamela Apocynaceae y Fabaceae (Leguminosae) están entre de las familias más diversas, pero en Nizanda no. Ya se mencionó el ejemplo de las leguminosas, el cual muestra que hay muchas trepadoras, pero no todas son propias del interior del bosque maduro, y muchas otras son plantas herbáceas pequeñas. Para las Apocynaceae (incluyendo Asclepidaceae) parece haber una explicación similar. En el muestreo se encontraron tres especies de Asclepidaceae, una de ellas con una gran abundancia, pero todas son trepadoras de tallos anuales herbáceos y no se consideran como lianas. Por otro lado, en Nizanda se han registrado tres especies de Apocynaceae trepadoras leñosas,

Fernaldia pandurata (A.DC.) Woodson, *Mesechites trifidus* (Jacq.) Müll.Arg. y *Prestonia mexicana* A.DC. De estas especies, sólo la última es propia de la SBC, mientras las otras dos son exclusivas de la selva ribereña. En todo caso, las tres son plantas relativamente raras en la región y por ello no es de extrañar que no hayan sido registradas en el muestreo. Queda la duda de si en Chamela, las lianas registradas son en verdad de la SBC o si son elementos conspicuos de este tipo de vegetación.

En la selva lluviosa de la Reserva de la Biósfera Maya (RBM), en el Petén, Guatemala, donde llueve alrededor de 1738 mm/año, se hizo un muestreo que incluyó a todas las especies de trepadoras sin ninguna restricción y muestreando un área muy extensa (5 ha) (Nesheim et al., 2010). Allí se encontró que las familias con mayor riqueza de especies fueron Bignoniaceae, seguida de Sapindaceae. Otras familias importantes fueron Menispermaceae, Combretaceae, Fabaceae, Apocynaceae y Dilleniaceae (Nesheim et al. 2010). Al comparar estos resultados con los observados en el muestreo, e incluso con la lista florística general de Nizanda, se puede observar que no hay una gran correspondencia en la jerarquía, y que sólo hay algunas similitudes en la composición (Apocynaceae, Bignoniaceae y Sapindaceae). Particularmente, en la región de Nizanda, no se ha registrado ninguna especie de Dilleniaceae y no hay ninguna Menispermaceae trepadora.

Existe un estudio realizado en la estación biológica La Selva, Costa Rica (Mascaro et al., 2004), en el que se usó casi el mismo método de muestreo que este estudio y ocupó una extensión muy similar (0.78 ha en La Selva y 0.70 ha en Nizanda); la única diferencia es que en ese trabajo se incluyeron a las trepadoras a partir de ≥ 2 mm de DAPm y en el presente estudio a aquellas cuyo DAPm fuese de ≥ 3 mm. La Selva es un bosque húmedo no estacional, cuya precipitación anual promedio es 4000 mm. En dicho estudio, Mascaro et al. (2004) encontraron en total 60 especies pertenecientes a 40 géneros y 28 familias. Esta cifra representan más del doble de especies reportadas en Nizanda, lo cual también se ve reflejado en el parámetro de diversidad α de Fisher, cuyo valor fue considerablemente mayor que el valor de Nizanda (8.37 ± 0.43 vs. 3.82 ± 0.40 en La Selva y Nizanda, respectivamente), si bien es de esperar que al tener un diámetro de inclusión menor se tengan más especies, y seguramente si en Nizanda se hubiera muestreado plantas más pequeñas de seguro hubieran aparecido más especies. No obstante, en Nizanda se muestrearon más individuos que en La Selva, y aun así no se encontraron más especies, lo cual puede ser un indicador de que en realidad ese sitio sí es más diverso.

En general, se puede observar que la riqueza de especies de plantas trepadoras, particularmente lianas, es mayor en las selvas con regímenes de lluvia mayores al de Nizanda. Estos resultados se contraponen a lo que Swaine y Grace (2007) encontraron en Ghana, en donde midieron la riqueza de especies de lianas a través de un gradiente de lluvia. En su estudio, Swaine y Grace (2007) extendieron a la riqueza de especies de lianas, la hipótesis propuesta por Schnitzer (2005) y plantearon que la riqueza de especies de lianas

en las selvas tropicales aumenta al disminuir la precipitación y alargar la temporada de secas.

Tabla 4

Comparación cualitativa de la composición taxonómica de familias de lianas en cuatro sitios diferentes (no es posible hacer una comparación cuantitativa sobre la riqueza pues el área abarcada en cada muestreo y el método fue muy diferente). El tipo de vegetación en Barro Colorado Island y la Reserva de la Biósfera Maya es selva alta perennifolia, mientras que en Nizanda y Chamela hay selva baja caducifolia. Se marcaron con un tamaño de punto mayor las dos familias más importantes en cada sitio. Datos para la Isla de Barro Colorado de Putz (1984) y Schnitzer et al. (2012); los de Chamela de Lott (1987), Lott y Atkinson (2006) y Solórzano et al. (2002); los de Nizanda se derivan de la presente investigación y los de la Reserva de la Biósfera Maya de Mascaro et al. (2004).

	Barro Colorado Island	Chamela	Nizanda	Reserva de la Biósfera Maya
Asteraceae		•		
Apocynaceae	•			•
Bignoniaceae	•	•	•	•
Combretaceae		•		•
Convolvulaceae			•	
Dilleniaceae				•
Fabaceae	•			•
Hippocrataceae		•		
Leguminosae		•		
Malpighiaceae	•	•	•	
Menispermaceae				•
Sapindaceae	•	•	•	•
Vitaceae			•	

Estructura de la comunidad

Vale la pena resaltar que más de la mitad de los individuos muestreados en este trabajo presentaron un DAPm menor a 1 cm, y sólo el 10 % tuvieron un DAPm mayor a 2.5 cm. Estos resultados sugieren que en los estudios sobre plantas trepadoras en las selvas bajas caducifolias el diámetro de inclusión debería ser pequeño y no de 2.5 cm, que es el más común en los estudios sobre lianas.

A continuación se presentan algunas comparaciones de la estructura de la comunidad de trepadoras en Nizanda con otras selvas tropicales. En el estudio de Mascaró et al. (2004) de La Selva, Costa Rica, se reporta una densidad de plantas trepadoras similar a Nizanda. Dichos autores calcularon que había 1,493 ind./ha, mientras que en Nizanda se encontraron 1,976 ind./ha.

DeWalt et al. (2006), quienes utilizaron un método en campo diferente al de esta investigación, realizaron un estudio sobre las lianas de una selva tropical húmeda en Borneo (con 2,929 mm de precipitación anual). Ellos registraron una densidad de lianas de 1,348 ind./ha con $DAP \geq 0.5$ cm, la cual fue mayor a la encontrada en Nizanda para ese mismo diámetro (1,273 ind./ha con $DAPm \geq 0.5$ cm). De forma similar, ellos reportaron que la densidad de individuos con $DAP \geq 2.5$ cm fue de 183 ind./ha, mientras que la de Nizanda para esa categoría diamétrica fue de 144 ind./ha. Esto muestra que probablemente la densidad de lianas en Nizanda sea menor que en la selva húmeda de Borneo.

Schnitzer (2005) reporta que la densidad promedio de lianas con $DAP \geq 2.5$ cm para la selva húmeda es 533 ind./ha, mientras que en la selva seca hay 779 ind./ha. El valor de la densidad de individuos cuyo $DAPm \geq 2.5$ cm en Nizanda es mucho menor que la densidad de lianas que reporta Schnitzer para ambos tipos de selvas.

La falta de consenso en el método de muestro no permite hacer comparaciones precisas respecto a la abundancia de lianas en Nizanda y el resto de los estudios. Sin embargo, la información recabada sugiere que la densidad de lianas de Nizanda es relativamente baja, en comparación con la reportada para otros bosques tropicales (con excepción del estudio de Mascaró et al. (2004)) (Schnitzer, 2005; DeWalt et al., 2010).

La hipótesis propuesta por Schnitzer (2005) establece que la precipitación anual y la estacionalidad son los principales factores que determinan la estructura de la comunidad de lianas, donde éstas son más abundantes y de mayor tamaño en las selvas secas que en las húmedas. Él propone que este fenómeno se debe, en parte, a que las lianas poseen raíces largas y profundas. Esta tipo de raíces les permitiría acceder a recursos hídricos más profundos y al mismo tiempo podrían verse beneficiadas por el aumento en la disponibilidad de luz (Schnitzer, 2005; DeWalt et al., 2010); con ello, las lianas tendrían una ventaja en la época de sequía. En este sentido, los resultados obtenidos en este trabajo,

respecto a que no se encontraron diferencias significativas en la estructura cuantitativa de la comunidad de trepadoras entre los dos tipos de sustrato rocoso, apoyan la idea de que el clima es el principal determinante de la abundancia y del área basal de este tipo de plantas. No obstante, aparentemente la SBC de Nizanda es más seca que el intervalo estudiado por Schnitzer (2005) y no se ajusta a las predicciones generales de su modelo, ya que la abundancia y el área basal aparentemente son menores que en otros tipos de selvas.

Swaine y Grace (2007) propusieron que la riqueza de especies de lianas es mayor en selvas más secas y estacionales respecto a las selvas húmedas no estacionales; sin embargo, las comparaciones de la riqueza de especies en Nizanda con otras selvas tropicales no apoyan dicha teoría. Esto sugiere que existe un límite de disponibilidad hídrica frente al cual las lianas ya no son tan exitosas. Quizá debido a esto, las plantas trepadoras no son un componente muy importante en las selvas muy secas y son una forma de crecimiento casi ausente en las zonas áridas.

Trepadoras herbáceas vs leñosas

En el listado florístico de Nizanda la mitad de las especies de plantas trepadoras de la SBC están catalogadas como herbáceas y la otra mitad como leñosas. En este estudio, 14 especies fueron consideradas como trepadoras herbáceas (pertenecientes a cinco familias botánicas), y 12 especies se consideraron como trepadoras leñosas (ubicadas en cinco familias); esto significa que más o menos se mantuvo la misma proporción que en el listado florístico. La especie más abundante y con mayor área basal fue una trepadora herbácea, *Marsdenia coulteri*. La segunda y tercera especies más abundantes fueron lianas del género *Arrabidaea*, y la cuarta especie en orden de abundancia fue también una trepadora herbácea: *Ipomoea variabilis*. Del total individuos registrados en este estudio, 700 se identificaron como lianas y 602 como trepadoras herbáceas. La proporción de los individuos de acuerdo con las clases de tamaño fue igual para las plantas herbáceas y leñosas. Además, los individuos registrados como especies herbáceas llegaron a tener tamaños muy grandes y en algunos casos también muy frecuentes.

Clasificar a una planta trepadora como herbácea o leñosa puede ser una tarea difícil o confusa. La presencia o ausencia de leño puede variar en una misma especie de planta trepadora, dependiendo de la edad o el tamaño del individuo, y probablemente del tipo de vegetación en el que se encuentra. Es importante definir claramente los parámetros que se usan para clasificar a las trepadoras en herbáceas o leñosas, ya que es un criterio que se usa en todos los estudios de trepadoras.

La gran mayoría de los estudios ecológicos sobre plantas trepadoras sólo incluyen a las lianas, sin embargo, los resultados de este estudio nos permiten sugerir que las plantas

trepadoras herbáceas no deberían ser excluidas de los estudios sobre las comunidades de trepadoras en las SBC.

Variación de la estructura, la diversidad y la composición de la comunidad de plantas trepadoras de acuerdo con el tipo de sustrato

Uno de los principales objetivos de este trabajo era evaluar las variaciones de la estructura, la diversidad y la composición de especies de la comunidad de trepadoras entre dos tipos de sustrato rocoso: filita y caliza. Las características estructurales que se compararon entre estas comunidades fueron el área basal y la densidad de individuos. Ninguna de estas dos características difirió significativamente entre las dos comunidades estudiadas. Probablemente, la ausencia de diferencias significativas se deba a que pertenecen al mismo tipo de vegetación, que están dominados por árboles caducifolios del mismo tamaño y en las mismas condiciones climáticas (temperatura y precipitación pluvial).

El análisis estadístico de clasificación de especies especialistas y generalistas mostró que el 27 % de las especies encontradas en el muestreo son especialistas de filita, mientras que el 12 % de las especies resultaron ser especialistas de caliza. Aun ponderando el número de especies total encontrado en cada tipo de vegetación, se observa que hay más especies especialistas en filita. Existen varios criterios para definir a una especie cómo especialista, generalista o rara; es conveniente utilizar un método cuantitativo como el CLAM pues permite hacer una clasificación más objetiva. Algunas especies fueron muy frecuentes, como *Arrabidaea formosa*, *Ipomoea variabilis* y *Marsdenia coulteri*, y sin este método de análisis probablemente hubieran sido consideradas como especies generalistas que no ayudan a discriminar a la SBC por del tipo de sustrato. Sin embargo, este no fue el caso, ya que *Arrabidaea formosa* fue clasificada como especialista de caliza, mientras que *Marsdenia coulteri* lo fue para filita, aunque están presentes en ambos sustratos.

Las curvas de acumulación de especies por comunidad, el valor de los estimadores de riqueza, así como los índices de diversidad, mostraron diferencias en la diversidad entre ambas comunidades, siendo la comunidad sobre filita la más diversa. Diversos estudios han analizado la relación entre patrones florísticos con propiedades del suelo y se han encontrado relaciones importantes entre la diversidad de diferentes comunidades vegetales (Pérez-García y Meave, 2004; DeWalt et al., 2006), así como la presencia o distribución de diferentes especies con respecto a las características del suelo (Poulsen et al., 2006). Así, se puede explicar que la diversidad y la composición de especies de las comunidades hayan sido diferentes entre los sustratos rocosos. Pero, ¿por qué fue la comunidad asociada a caliza la menos diversa? Furley y Newey (1979), al realizar un estudio sobre la vegetación tropical, describieron a las colinas de piedra caliza como hábitats difíciles, que presentan suelos poco profundos y muy drenados (lo que resulta en una baja retención de agua). Esta

afirmación puede sustentarse en algunos estudios que han mostrado la selva sobre caliza es menos diversa en comparación con las que se establecen en otro tipo de sustrato (Cao y Zhang, 1997). De la misma forma, otros estudios que han comparado diferentes comunidades vegetales han encontrado que la riqueza florística de éstas disminuye en los sitios donde el contenido de agua y los nutrientes son menores (Cao y Zhang, 1997; Pérez-García y Meave, 2004; DeWalt et al., 2006). DeWalt et al. (2006), en su estudio de lianas en las selvas de Borneo, con tres tipos de selvas tropicales y cada una sobre un sustrato rocoso diferente, encontraron que la diversidad de plantas trepadoras disminuyó a la par que disminuían la disponibilidad de agua y de nutrientes. Este conjunto de resultados puede llevar a pensar el sustrato calizo ofrece un ambiente más limitante y que de manera similar a lo que DeWalt et al. 2006 encontraron, la comunidad de lianas fue menos diversa en el sustrato con menor disponibilidad de agua.

El problema con esta serie de argumentaciones es que, en las mismas parcelas estudiadas en Nizanda, se encontró que en la roca caliza hay más especies de plantas arbóreas, arbustivas y en el sotobosque en comparación con las que hay en filita (Ortiz-Salgado, 2013). Este resultado es muy interesante, ya que todos los estudios realizados en estas parcelas en Nizanda han mostrado que el suelo afecta a la vegetación, pero al parecer cada forma de vida se ve afectada de diferente manera. Desafortunadamente, los datos que se tienen actualmente sobre el suelo en la región de Nizanda no nos permiten dar un conclusión más definitiva sobre este punto.

Un fenómeno similar sobre la riqueza de árboles y lianas fue observado en la selva húmeda de Ituri, República del Congo, donde al comparar dos comunidades la que tuvo la comunidad arbórea más diversa tenía la comunidad de lianas con menor diversidad (F. Bongers, *com. pers.*). Estos resultados sobre la relación que hay entre la riqueza de especies árboles y de lianas son controvertidos. Sfari y Martins (2011) realizaron un estudio enfocado a la relación entre la riqueza de árboles y la de lianas en sitios con diferentes tipos de vegetación. Ellos encontraron que la riqueza de lianas se relacionaba positivamente con la de los árboles y propusieron que al haber mayor riqueza de árboles habrá mayor heterogeneidad de microambientes, lo cual promoverá la riqueza de lianas. Si bien este argumento suena lógico, no es el caso para la región de Nizanda.

CONCLUSIONES

Hasta donde se sabe, es la primera vez que se utiliza este protocolo estándar (Gerwing et al., 2006; Schnitzer et al., 2008) para el estudio de las trepadoras en una SBC. Este método resultó adecuado para caracterizar a esta comunidad de plantas. El DAP_m utilizado (0.3 cm) permitió incluir un número considerable de individuos y especies, tanto de trepadoras leñosas como herbáceas. Considerando que estructuralmente las trepadoras leñosas son muy similares a las herbáceas, se puede recomendar que ambos componentes se incluyan en las caracterizaciones de las comunidades de plantas trepadoras de la SBC.

La SBC de Nizanda presenta menor diversidad y menor estructura cuantitativa (densidad y área basal) respecto a otros bosques tropicales estudiados. Este resultado contradice las hipótesis propuestas de que las selvas más secas tienden a ser más ricas y densas en trepadoras respecto a las selvas húmedas.

La SBC que se desarrolla en filita presentó una mayor riqueza de especies respecto a la que se desarrolla sobre caliza, pero cada comunidad presentó especies especialistas. La heterogeneidad edáfica en Nizanda parece incrementar la diversidad vegetal. No se encontraron diferencias significativas en la estructura cuantitativa (densidad y área basal) entre las dos SBC estudiadas.

Los resultados de este trabajo y de las investigaciones de Ortiz-Salgado (2013) y J.G. Escamilla-Zerón (com. personal) muestran que hay diferencias entre la SBC de filita y de caliza en Nizanda. Sin embargo, la diferencia en los resultados de esta investigación sobre plantas trepadoras respecto a los estudios de árboles y del sotobosque sugiere que el sustrato rocoso impone diferentes restricciones a las plantas dependiendo de su forma de vida.

LITERATURA CITADA

- Andrade J.L., Meinzer F.C., Goldstein G. y Schnitzer S.A. 2005. Water uptake and transport in lianas and co-occurring trees of a seasonally dry tropical forest. *Trees* 19: 282-289.
- Arroyo-Rodríguez V. y Toledo-Aceves T. 2009. Impact of landscape pattern on liana communities in tropical rainforest at Los Tuxtlas, Mexico. *Applied Vegetation Science* 12: 340-349.
- Cai Z., Schnitzer S.A. y Bongers F. 2009. Seasonal differences in leaf-level physiology give lianas a competitive advantage over trees in a tropical seasonal forest. *Oecologia* 161: 25-33.
- Cao M. y Zhang J. 1997. Tree species diversity of tropical forest vegetation in Xishuangbanna, China. *Biodiversity and Conservation* 6: 995-1006.
- Carlquist S. 1991. Anatomy of vine and liana stems: a review and synthesis. In: Putz F.E. and Mooney H.A. (eds), *The Biology of Vines*. Cambridge University Press, Cambridge, Reino Unido, pp. 53-71.
- Colwell R.K. 2009. EstimateS: Statistical estimation of species richness and shared species from samples. User's Guide and application. Published at: <http://purl.oclc.org/estimates>.
- Cristóbal-Azkarate J. y Arroyo-Rodríguez V. 2007. Diet and activity pattern of howler monkeys (*Alouatta palliata*) in Los Tuxtlas, Mexico: effects of habitat fragmentation and implications for conservation. *American Journal of Primatology* 69: 1013-1029.
- Chao A. y Lin S.Y. 2011. Programa CLAM (Método de clasificación). Programa y guía de usuarios en <http://purl.oclc.org/clam>.
- Chazdon R.L., Chao A., Colwell R.K., Shang-Yi L., Norden N., Letcher S.G., Clark D.B., Finegan B. y Arroyo J.P. 2011. A novel statistical method for classifying habitat generalist and specialist. *Ecology* 92: 1332-1343.
- DeWalt S.J., Ickes K., Nilus R., Harms K.E. y Burslem D.F.R.P. 2006. Liana habitat associations and community structure in a Bornean lowland tropical forest. *Plant Ecology* 186: 203-216.
- DeWalt S.J., Schnitzer S.A., Chave J., Bongers F., Burnham R.J., Cai Z., Chuyong G., Clark D.B., Ewango C.E.N., Gerwing J.J., Gortaire E., Hart T., Ibarra-Manríquez G., Ickes K., Kenfack D., Macía M.J., Makana J., Martínez-Ramos M., Mascaro J., Moses S., Muller-Landau H.C., Parren M.P.E., Parthasarathy N., Pérez-Salicrup D.R., Putz F.E., Romero-Saltos H. y Thomas D. 2010. Annual rainfall and seasonality predict pan-tropical patterns of liana density and basal area. *Biotropica* 42: 309-317.
- DeWalt S.J., Schnitzer S.A. y Denslow J.S. 2000. Density and diversity of lianas along a chronosequence in a central Panamanian lowland forest. *Journal of Tropical Ecology* 16: 1-19.

- Dias A.S., Santos K. y Martins F.R. 2009. Liana loads, mechanical design and safety factor of tree species in fragments of the tropical semideciduous forest. Congresso Latino Americano de Ecologia, São Lourenço, Brasil.
- Furley P.A. y Newey W.W. 1979. Variations in plant communities with topography over tropical limestone soils. *Journal of Biogeography* 6: 1-15.
- Gallardo-Cruz J.A., Meave J.A. y Pérez-García E.A. 2005. Estructura, composición y diversidad de la selva baja caducifolia del cerro verde, Nizanda (Oaxaca), México. *Boletín de la Sociedad Botánica de México*: 19-35.
- Gentry A.H. 1991. The distribution and evolution of climbing plants. In: Putz F. E. and Mooney H. A. (eds), *The Biology of Vines*. Cambridge University Press, Cambridge, Reino Unido, pp. 3-50.
- Gerwing J.J., Schnitzer S.A., Burnham R.J., Bongers F., Chave J., Dewalt S.J., Ewango C.E.N., Foster R., Kenfack D., Martínez-Ramos M., Parren M., Parthasarathy N., Pérez-Salicrup D.R., Putz F.E. y Thomas D.W. 2006. A standard protocol for liana censuses. *Biotropica* 38: 256-261.
- Granados J. y Körner C. 2002. In deep shade, elevated CO₂ increases the vigor of tropical climbing plants. *Global Change Biology* 8: 1109-1117.
- Grauel W.T. y Putz F.E. 2004. Effect of lianas on growth and regeneration of *Prioria copaifera* in Darien, Panama. *Forest Ecology and Management* 190: 99-108.
- Haitan Z., Jianping T., Lian W., Juan Z., Yuping W., Ze H., Jinxian L. y Qingxue G. 2011. Influences of herbaceous vines on community characteristics in pioneer succession stages. *Acta Ecologica Sinica* 31: 186-191.
- Hegarty E.E. 1991. Vine-host interactions. In: Putz F.E. and Mooney H.A. (eds), *The Biology of Vines*. Cambridge University Press, Cambridge, Reino Unido, pp. 357-376.
- Ibarra-Manríquez G., Ricker M., Angeles G., Sinaca Colín S. y Sinaca Colín M.A. 1997. Useful plants of the Los Tuxtlas rain forest (Veracruz, Mexico): considerations of their market potential. *Economic Botany* 51: 362-376.
- Johnson D.M., Domec J.C., Woodruff D.R., McCulloh K.A. y Meinzer F.C. 2013. Contrasting hydraulic strategies in tropical lianas and their host trees. *American Journal of Botany* 100: 374-383.
- Ladwig L.M. y Meiners S.J. 2009. Impacts of temperate lianas on tree growth in young deciduous forests. *Forest Ecology and Management* 259: 195-200.
- Lott E.J. y Atkinson T.H. 2006. Mexican and central american seasonally dry tropical forest: Chamela-Cuixmala, Jalisco as a focal point for comparison. In: Pennington R. T., Lewis G. P. and Ratter J. A. (eds), *Neotropical Savannas and Seasonally Dry Forest*. Taylor & Francis Group, Boca Raton, Estados Unidos de América.
- Lott E.J., Bullock S.H. y Solís-Magallanes J.A. 1987. Floristic diversity and structure of upland and arroyo forest of coastal Jalisco. *Biotropica* 19: 228-235.
- Llorens A.M. y Leishman M.R. 2008. Climbing strategies determine light availability for both vines and associated structural hosts. *Australian Journal of Botany* 56: 527-534.

- Maass J.M., Balvanera P., Castillo A., Daily G.C., Mooney H.A., Ehrlich P., Quesada M., Miranda A., Jaramillo V.J., García-Oliva F., Martínez-Yrizar A., Cotler H., López-Blanco J., Pérez-Jiménez A., Búrquez A., Tinoco G., Ceballos G., Barraza L., Ayala R. y Sarukhán J. 2005. Ecosystem services of tropical dry forest: insights from long-term ecological and social research on the Pacific Coast of Mexico. *Ecology and Society* 10: 1-23.
- Magurran A.E. 2004. *Measuring Biological Diversity*. Blackwell Publishing, Oxford, Reino Unido.
- Mascaro J., Schnitzer S.A. y Carson W.P. 2004. Liana diversity, abundance, and mortality in a tropical wet forest in Costa Rica. *Forest Ecology and Management* 190: 3-14.
- Meave J.A., Romero-Romero M.A., Salas-Morales S.H., Pérez-García E.A. y Gallardo-Cruz J.A. 2012. Diversidad, amenazas y oportunidades para la conservación del bosque tropical caducifolio en el estado de Oaxaca, México. *Ecosistemas* 21: 85-100.
- Murphy P.G. y Lugo A.E. 1986. Ecology of tropical dry forest. *Annual Review of Ecology and Systematics* 17: 67-88.
- Nabe-Nielsen J., Kollmann J. y Peña-Claros M. 2009. Effects of liana load, tree diameter and distances between conspecifics on seed production in tropical timber trees. *Forest Ecology and Management* 257: 987-993.
- Nesheim I., Halvorsen R. y Nordal I. 2010. Plant composition in the Maya Biosphere Reserve: natural and anthropogenic influences. *Plant Ecology* 208: 93-122.
- Noguera F.A., Vega Rivera J.H., García Aldrete A.N. y Quesada Avendaño M. 2002. *Historia Natural de Chamela*. Universidad Nacional Autónoma de México, México, México.
- Ortiz-Salgado D. 2013. Estructura y composición del estrato bajo del sotobosque del bosque tropical caducifolio en la región de Nizanda, Oaxaca: potencial para la regeneración natural de la vegetación. Facultad de Ciencias. Universidad Nacional Autónoma de México, México, México.
- Parren M.P.E. 2003. *Lianas and logging in West Africa*. Wageningen Universiteit, Wageningen, Países Bajos.
- Pérez-García E.A., Meave J.A. y Cevallos-Ferriz S.R.S. 2012. Flora and vegetation of the seasonally dry tropics in Mexico: origin and biogeography implications. *Acta Botanica Mexicana* 100: 149-193.
- Pérez-García E.A., Meave J.A., Villaseñor J.L., Gallardo-Cruz J.A. y Lebrija-Trejos E.E. 2010. Vegetation heterogeneity and life-strategy diversity in the flora of the heterogeneous landscape of Nizanda, Oaxaca, Mexico. *Folia Geobotanica* 45: 143-161.
- Pérez-Gutiérrez R., Solari L.A., Gómez-Tuena A. y Valencia V.A. 2009. El terreno Cuicateco: ¿cuenca oceánica con influencia de subducción del Cretácico Superior en el sur de México? Nuevos datos estructurales, geoquímicos y geocronológicos. *Revista Mexicana de Ciencias Geológicas* 26: 222-242.

- Pérez-García E.A. y Meave J. 2004. Heterogeneity of xerophytic vegetation of limestone outcrops in a tropical deciduous forest region in southern Mexico. *Plant Ecology* 175: 147-163.
- Pérez-García E.A., Meave J. y Gallardo C. 2001. Vegetación y flora de la región de Nizanda, Istmo de Tehuantepec, Oaxaca, México. *Acta Botanica Mexicana* 56: 19-88.
- Poulsen A.D., Tuomisto H. y Balslev H. 2006. Edaphic and floristic variation within a 1-ha plot of lowland Amazonian rain forest. *Biotropica* 38: 468-478.
- Powers J.S., Kalicin M.H. y Newman M.E. 2004. Tree species do not influence local soil chemistry in a species-rich Costa Rica rain forest. *Journal of Tropical Ecology* 20: 587-590.
- Putz F.E. 1984. The natural history of lianas on Barro Colorado Island, Panama. *Ecology* 65: 1713-1724.
- Putz F.E. 2010. Vine Ecology. *ECOLOGY.INFO*. Ecology Online Sweden.
- Reddy M.S. y Parthasarathy N. 2003. Liana diversity and distribution in four tropical dry evergreen forests on the Coromandel coast of south India. *Biodiversity and Conservation* 12: 1609-1627.
- Schnitzer S.A. 2005. A mechanistic explanation for global patterns of liana abundance and distribution. *The American Naturalist* 166: 262-276.
- Schnitzer S.A. y Bongers F. 2002. The ecology of lianas and their role in forests. *Trends in Ecology & Evolution* 17: 223-230.
- Schnitzer S.A. y Bongers F. 2011. Increasing liana abundance and biomass in tropical forests: emerging patterns and putative mechanisms. *Ecology Letters* 14: 397-406.
- Schnitzer S.A., Mangan S.A., Dalling J.W., Baldeck C.A., Hubbell S.P., Ledo A., Muller-Landau H.C., Tobin M.F., Aguilar S., Brassfield D., Hernandez A., Lao S., Perez R., Valdes O. y Yorke S.R. 2012. Liana abundance, diversity, and distribution on Barro Colorado Island, Panama. *PLoS ONE* 7. e52114.
- Schnitzer S.A., Parren M.P.E. y Bongers F. 2004. Recruitment of lianas into logging gaps and the effects of pre-harvest climber cutting in a lowland forest in Cameroon. *Forest Ecology and Management* 190: 87-98.
- Schnitzer S.A., Rutishauser S. y Aguilar S. 2008. Supplemental protocol for liana censuses. *Forest Ecology and Management* 255: 1044-1049.
- Sfair J.C. y Martins F.R. 2011. The role of heterogeneity on climber diversity: is liana diversity related to tree diversity? *Global Journal of Biodiversity Science and Management* 1: 1-10.
- Solórzano S., Ibarra-Manríquez G. y Oyama K. 2002a. Liana diversity and reproductive attributes in two tropical forest in Mexico. *Biodiversity and Conservation* 11: 197-212.
- Stevens G.C. 1987. Lianas as structural parasites: the *Bursera simaruba* example. *Ecology* 68: 77-81.

- Swaine M.D. y Grace J. 2007. Lianas may be favoured by low rainfall: evidence from Ghana. *Plant Ecology* 192: 271-276.
- Trejo I. 2005. Análisis de la diversidad de la selva baja caducifolia en México. In: Haffer G., Soberón J., Koleff P. and Melic A. (eds), *Sobre diversidad biológica: el significado de las diversidades alfa, beta y gamma*. Sociedad Entomológica Aragonesa, Zaragoza, España.
- Trejo I. y Dirzo R. 2000. Deforestation of seasonally dry tropical forest: a national and local analysis in Mexico. *Biological Conservation* 94: 133-142.
- Van der Heijden G.M.F., Healy J.R. y Phillips O.L. 2008. Infestation of trees by lianas in a tropical forest in Amazonian Peru. *Journal of Vegetation Science* 19: 747-756.
- Van der Heijden G.M.F. y Phillips O.L. 2008. What controls liana success in Neotropical forests? *Global Ecology and Biogeography* 17: 372-383.
- van Schaik C.P., Terborgh J.W. y Wright S.J. 1993. The phenology of tropical dry forests: adaptive significance and consequences for primary consumers. *Annual Review of Ecology and Systematics* 24: 353-377.
- Vleut I. y Pérez-Salicrup D.R. 2005. Lianas and their supporting plants in the understorey at Los Tuxtlas, Mexico. *Journal of Tropical Ecology* 21: 577-580.
- Wolda H. 1981. Similarity indices, sample size and diversity. *Oecologia* 50: 296-302.
- Wright S.J., Jaramillo M.A., Pavon J., Condit R., Hubbell S.P. y Foster R.B. 2005. Reproductive size thresholds in tropical trees: variation among individuals, species and forests. *Journal of Tropical Ecology* 21: 307-315.
- Yanoviak S.P., Silveri C., Hamm C.A. y Solis M. 2012. Stem characteristics and ant body size in a Costa Rican rain forest. *Journal of Tropical Ecology* 28: 199-204.
- Zavala Hurtado J.A. 1986. *Introducción al Enfoque Multivariado en Estudios de Vegetación*. Instituto Nacional de Investigaciones Sobre Recursos Bióticos, Xalapa, México, p. 53.
- Zhu S.-D. y Cao K.-F. 2010. Contrasting cost-benefit strategy between lianas and trees in a tropical seasonal rain forest in southwestern China. *Oecologia* 163: 591-599.