

PRIMER REGISTRO DE *DESMOPSIS TRUNCIFLORA* (SCHLEGHT. & CHAM.) G. E. SCHATZ (ANNONACEAE) PARA EL OCCIDENTE DE MÉXICO Y ANÁLISIS DE SU POBLACIÓN EN LA SIERRA DE MANANTLÁN, JALISCO

RAMÓN CUEVAS GUZMÁN

Departamento de Ecología y Recursos Naturales
Centro Universitario de la Costa Sur, Universidad de Guadalajara
48900 Autlán de Navarro, Jalisco
Correo electrónico: rcuevas@cucsur.udg.mx

LAURO LÓPEZ-MATA

y

EDMUNDO GARCÍA MOYA

Especialidad de Botánica
Colegio de Postgraduados
56230 Montecillo, Texcoco, Estado de México
Correos electrónicos: lauro@colpos.colpos.mx y edmunundo@colpos.colpos.mx

RESUMEN

Se registra por primera vez a *Desmopsis trunciflora* en el estado de Jalisco, donde prospera en un ecotono entre el bosque mesófilo de montaña y el bosque tropical subcaducifolio. Se hace una comparación morfológica con *D. mexicana* R. E. Fries, una de las especies con las que más se relaciona. Un estudio de la estructura de la población de la especie y de la comunidad donde se desarrolla, nos permitió detectar que de 56 parcelas muestreadas (0.1 ha cada una), a través de un gradiente altitudinal que va de los 550 a los 1,850 m, la especie en cuestión sólo se encontró en 11, entre los 850 y los 1,450 m de altitud. La estructura diamétrica que presenta la población de la especie es de forma de una "j" invertida, lo que da elementos para considerar que *D. trunciflora* es una planta adaptada a condiciones de sotobosque. Un Análisis de Correspondencia Canónica, permite postular a la pedregosidad y la profundidad del horizonte superficial del suelo, como los factores del medio más importantes que podrían influir en la distribución de la especie dentro de la comunidad.

Palabras clave: Annonaceae, análisis de correspondencia canónica, *Desmopsis*, estructura poblacional, gradiente altitudinal, occidente de México.

ABSTRACT

Desmopsis trunciflora is recorded for the first time from the state of Jalisco, where it grows in the transition between montane cloud forest and tropical subdeciduous forest. A morphological

comparison was done with *D. mexicana* R. E. Fries, the species most related with. A study of the species population structure and the community where it grows showed that out of 56 plots surveyed (0.1 ha each) along an altitudinal gradient ranging from 550 to 1,850 m, the species was present in only 11 at altitudes between 850 and 1,450 m. *Desmopsis trunciflora* is a typical shade-tolerant species coexisting in the understory with a reverse J-shaped population structure. Presence of *D. trunciflora* is positively correlated with the percentage of rock cover and the superficial horizon depth of soil in the area, based on a Canonical Correspondence Analysis.

Key words: Annonaceae, canonical correspondence analysis, *Desmopsis*, population structure, altitudinal gradient, western Mexico.

INTRODUCCIÓN

Desmopsis es un género americano de arbustos o árboles pequeños del sotobosque, con 15 a 17 especies, varias de ellas descritas recientemente o en proceso de descripción (Schatz, 1987). Se distribuye desde Veracruz y Jalisco hasta Colombia, además de un representante endémico a Cuba. Habita en bosques tropicales húmedos o lluviosos, así como en bosques mesófilos de montaña, desde cerca del nivel del mar hasta los 2,000 m de altitud (Schatz, 1987).

Desmopsis trunciflora, previo al presente registro, sólo se conocía de Oaxaca, Veracruz, Chiapas y Tabasco (Fig. 1), como un elemento del bosque tropical subcaducifolio y perennifolio asociado con *Brosimum alicastrum* Sw., *Ficus* sp., *Stemmadenia* sp., *Schizolobium* sp., *Bursera simaruba* (L.) Sarg., *Dialium guianense* (Aubl.) Sandw., *Bernoullia* sp., *Robinsonella* sp. y *Manilkara zapota* (L.) Royen, donde prospera en altitudes hasta de 400 m. Se desconocen trabajos que hayan abordado aspectos estructurales y de los factores ambientales que podrían explicar la distribución de la especie en los ambientes donde se desarrolla, por lo cual esta investigación tiene por objeto proporcionar información sobre su estructura poblacional en la Sierra de Manantlán, Jalisco, analizando algunos factores del medio asociados a su distribución; la planta se ilustra y compara con una de las especies con las que más se relaciona.

AREA DE ESTUDIO

Los sitios donde se encontraron y levantaron censos poblacionales de *D. trunciflora*, se ubican en una cañada que corre al este de Casimiro Castillo y finaliza en el rancho Corralitos, al oeste de la Reserva de la Biosfera Sierra de Manantlán, en el municipio de Casimiro Castillo, dentro del ejido de Barranca de la Naranjera, cuya extensión es de aproximadamente 11,582 ha (Orozco, 2001). El grueso de la superficie del ejido pertenece a la provincia florística de la Costa Pacífica en las porciones bajas, mientras que en altitudes superiores a los 800 m se expresa la provincia de Serranías Meridionales (Rzedowski, 1978; Vázquez et al., 1995). Hidrológicamente forma parte de la cuenca del Río Purificación y de la subcuenca El Tecolote. El clima es cálido subhúmedo de los subgrupos Aw₁(w) y Aw₂(w) (Martínez et al., 1991). Se presentan cuatro tipos de vegetación: bosque tropical caducifolio, bosque tropical subcaducifolio, bosque mesófilo de montaña y bosque de *Quercus* (Rzedowski, 1978; Vázquez et al., 1995).

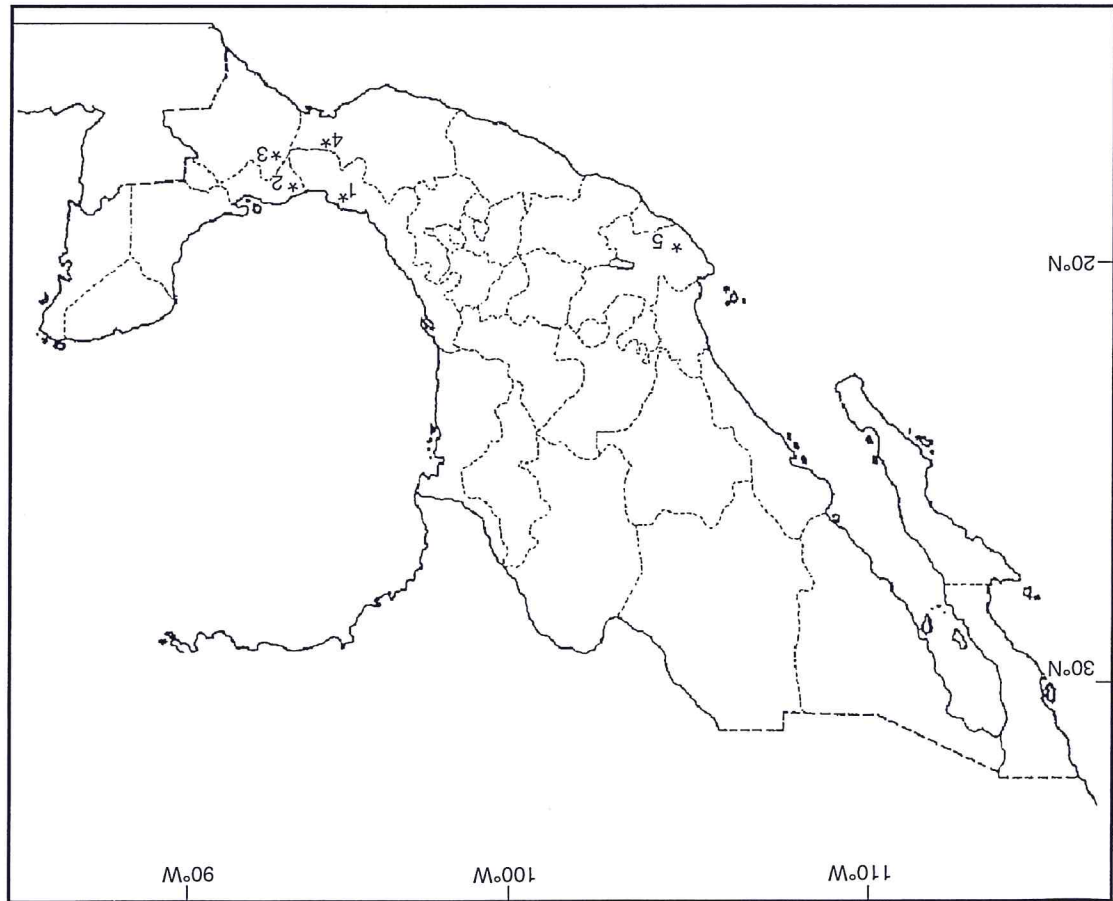


Fig. 1. Distribución conocida de *Desmopsis trunciflora*. 1. Los Tuxtlas, Veracruz. 2. Municipio de Huimangillo, Tabasco. 3. Reserva El Ocote, Chiapas. 4. Los Chimalapas, Oaxaca. 5. Municipio de Casimiro Castillo, Sierra de Manantlán, Jalisco.

MÉTODOS

La identificación de la especie se realizó mediante la revisión de la literatura pertinente del género (Schatz, 1987) y la consulta de los herbarios CHAPA, IBUG, MEXU y ZEA. Con esta información se definió la distribución conocida de la especie. La comparación entre *Desmopsis trunciflora* y *D. mexicana* se realizó con base en datos de la literatura y de la observación detallada de ejemplares colectados en la Sierra de Manantlán del primer taxon. La ilustración (Fig. 2) se hizo con base en el ejemplar *R. Cuevas et al. 6815* (ZEA). La estructura poblacional y de la comunidad se obtuvo a través de un estudio a lo largo de un gradiente altitudinal entre los 550 y los 1,850 m, en una superficie de 5.6 ha. Los sitios de muestreo se fijaron a intervalos de 100 m a lo largo del mencionado gradiente.

En cada sitio se establecieron cuatro parcelas rectangulares de 60 x 48 m, mismas que se fraccionaron en 20 subparcelas de 12 x 12 m, de estas últimas se seleccionaron 10 en forma aleatoria, cinco de uno y cinco de otro lado de una línea que dividió a la parcela en dos partes de 24 x 60 m. En cada subparcela seleccionada de 12 x 12 m, se colocó una estaca central, a partir de la cual se trazó un círculo de 5.64 m de radio para obtener un área de 100 m² por subparcela, y en su conjunto de 0.1 ha por parcela (Curtis y McIntosh, 1951). En estos círculos de 100 m² se identificaron todos los individuos leñosos de tronco con diámetro ≥ 2.5 cm, se midió su diámetro normal y su altura. Para cada parcela se obtuvo el área basal, la densidad y el valor de importancia por especie. El valor de importancia fue calculado como la suma de dominancia relativa y densidad relativa dividido entre dos.

La definición de la estructura poblacional de *D. trunciflora* se basó en la distribución diamétrica de todos los individuos inventariados en las parcelas en las que se realizó el muestreo. La obtención del número de clases diamétricas se hizo con base en $M = 3 \log_{10} N$, donde 3 = una constante, M = número de clases diamétricas en que se dividió a la población, $\log_{10}$ es el logaritmo base 10 y N = número total de individuos y, los intervalos de clase, I.C. = diámetro mayor registrado – diámetro menor/M.

Siete factores del medio se incluyeron en un Análisis de Correspondencia Canónica (ACC), con el propósito de detectar aquellos que podrían estar asociados con la distribución de *D. trunciflora*. Las variables escogidas fueron: altitud (Alt), pendiente (Pen), pedregosidad (Ped), profundidad del horizonte superficial del suelo (Psu), cobertura (Cob), pastoreo (Pas) y presencia de tocones (Toc). Para los grados de pedregosidad y pastoreo se utilizaron los criterios de Olvera et al. (1996). La cobertura se evaluó ubicándose en el centro de cada uno de los círculos de 100 m², y haciendo la estimación porcentual de la superficie cubierta por la proyección vertical de los estratos de 2 m de altura o superiores. De estos valores se obtuvo una media por unidad de muestreo, misma que se utilizó en el estudio. El análisis multivariable se realizó empleando el programa PC-ORD versión 4.01 (1999 MjM Software Design) e incluyendo sólo aquellas especies que presentaron un valor de importancia $\geq 5\%$ por parcela.

RESULTADOS

1. Comparación entre *Desmopsis trunciflora* y *D. mexicana*

Desmopsis trunciflora es una especie muy relacionada con *D. mexicana* R. E. Fries, y las principales diferencias morfológicas que las separan se encuentran en la flor y el fruto. *D. trunciflora* presenta sépalos anchamente ovados a suborbiculares, de 3.5 a 5.5 mm de largo y 3 a 4.5 mm de ancho, estirigoso-pilosos en su parte externa; los pétalos son lanceolados a ovado-lanceolados, de 10 a 22 mm de largo y 3 a 7 mm de ancho; el androceo varía de 70 a 90 estambres; se presentan 7 a 9 carpelos por flor; los monocarpelos varían de 11 a 18 mm de largo y 11 a 16 mm de ancho (Fig. 2). Por su parte *D. mexicana* tiene sépalos triangulares de 2 mm de largo y ancho y densamente tomentosos en su parte externa; los pétalos son lineares, de 19 a 25 mm de largo, 3 mm de ancho, esparcidamente

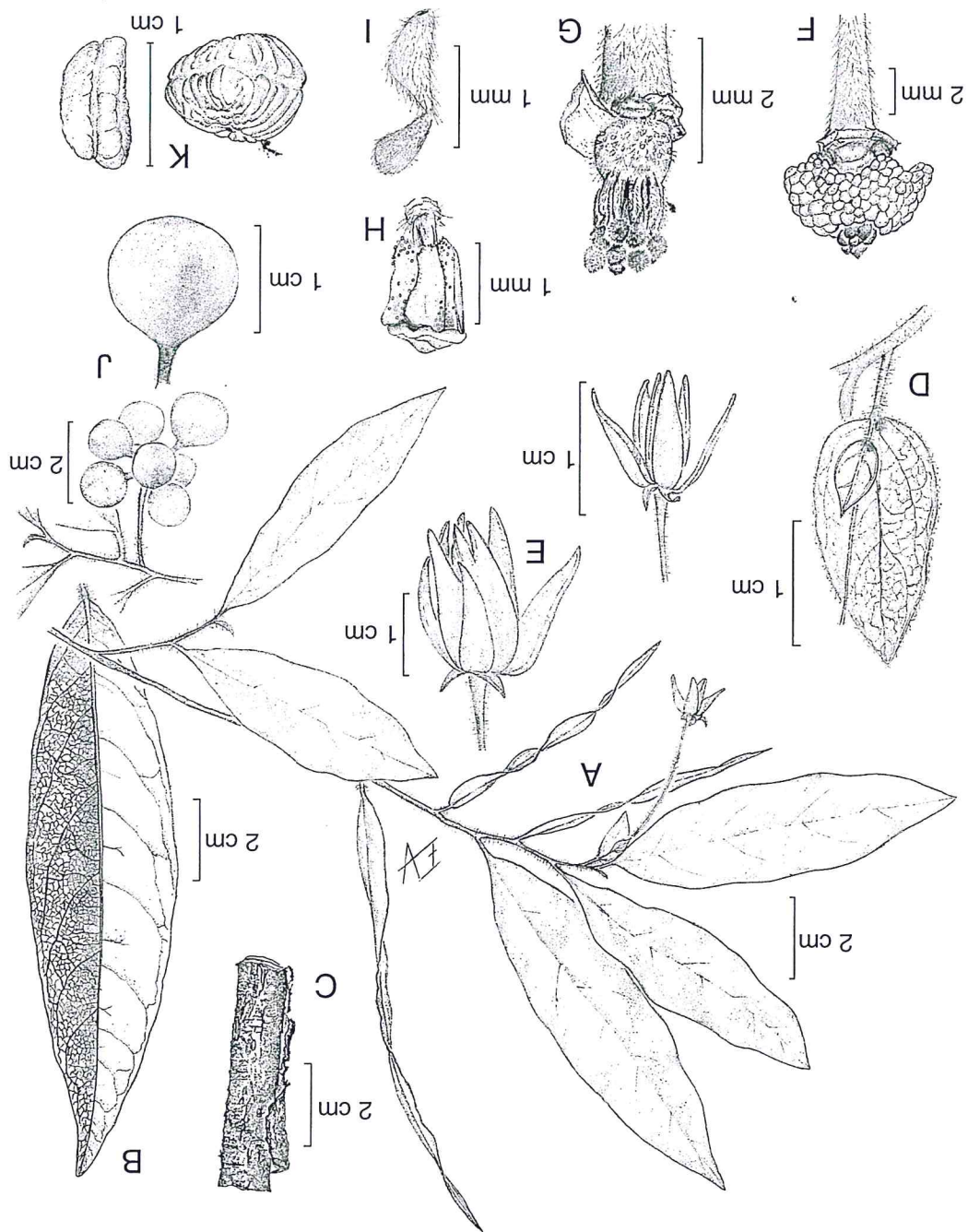


Fig. 2. *Desmopsis trunciflora*. A. ramilla con flores; B. detalle de la hoja; C. corteza externa; D. detalle de las brácteas; E. flores mostrando 6 y 8 tépalos; F. conjunto de estambres, mostrando en la parte superior una corona formada por los estigmas; G. conjunto de pistilos; H. detalle de un estambre; I. detalle de un ovario; J. infrutescencia y detalle de un fruto; K. semilla en dqs posiciones, mostrando una constricción en el centro (con base en Cuevas et al. 6815).

tomentosos en su parte externa; el androceo cuenta con cerca de 50 estambres; se presentan 13 ó 14 carpelos por flor; los monocarpelos son de 11 mm de largo y 7 mm de ancho (Schatz, 1987).

2. Estructura poblacional y especies con las que habita

La población estudiada de *Desmopsis trunciflora* tiene una altura promedio de 6 m $\pm$ 2 m, 37% de los individuos presentan ramificación por debajo de 1.3 m de altura y lo más común es que se observen el tallo principal y dos ramas, aunque algunas veces pueden encontrarse hasta cuatro.

Desmopsis trunciflora sólo se encontró en 11 de las 56 parcelas muestreadas, de las que tres se inventariaron a 1,450 m de altitud, una a 1,350 m, cuatro a 1,150 m, dos a 950 m y una a 850 m. En total se registraron 151 individuos, lo que representa 9% de los 1,670 árboles censados en 1.1 ha. Con respecto a la densidad, ésta es mayor en el intervalo de 1,150 a 1,350 m de altitud y no deja de sorprender que en los pisos de 1,250 y 1,050 m no se haya registrado ningún individuo. El área basal de la especie representa 1.44% del área basal total en las 11 parcelas (Cuadro 1).

Cuadro 1. Áreas basales, densidades y especies por parcela de 1000 m², así como la densidad y área basal de *Desmopsis trunciflora*.

Parcela	Altitud (m s.n.m.)	Área basal (m ² /0.1 ha)	Densidad (ind/0.1 ha)	Especies por parcela	Densidad de <i>D. trunciflora</i> (ind/0.1 ha)	Área basal de <i>D. trunciflora</i> (m ² /0.1 ha)
18	1450	6.79	138	38	2	0.0100
19	1450	3.40	129	34	13	0.0914
20	1450	7.71	177	27	8	0.0588
21	1350	2.81	173	35	20	0.0779
29	1150	3.04	138	32	19	0.0725
30	1150	3.10	139	28	29	0.1142
31	1150	3.64	146	28	22	0.0965
32	1150	3.96	216	26	33	0.1307
38	950	3.33	124	22	2	0.0043
40	950	3.83	138	22	2	0.0029
41	850	4.22	152	26	1	0.0012

La población de *D. trunciflora* se estructuró en siete categorías diamétricas (Fig. 3) con una mayor proporción de individuos en las jerarquías pequeñas, generando una gráfica en forma de "J" invertida, que indica tasas altas de establecimiento de individuos pequeños y un número reducido de árboles con tallos diamétricas grandes.

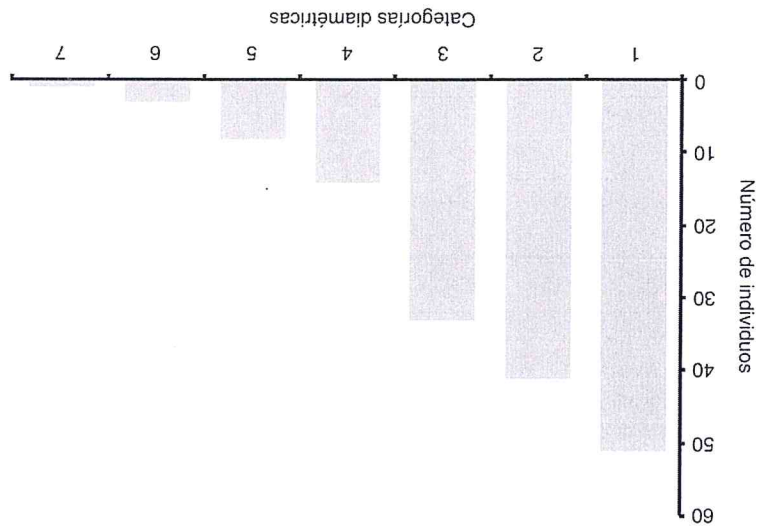


Fig. 3. Estructura poblacional de *Desmopsis trunciflora* basada en las categorías diamétricas encontradas en la Sierra de Manantlán, Jalisco. (Límites superiores de cada amplitud diamétrica: 1 = 4.53; 2 = 6.56; 3 = 8.58; 4 = 10.6; 5 = 12.6; 6 = 14.7; 7 = 16.7).

3. Estructura y composición de la comunidad

Las comunidades donde se localiza *D. trunciflora* en la Sierra de Manantlán por lo general presentan tres estratos: el superior de 18 a 30 m, con algunos individuos emergentes, caracterizado por *Beilschmiedia manantlanensis* Cuevas & Cochrane, *Calatola laevigata* Standl., *Cinnamomum* sp., *Drypetes gentryi* Monachino, *Prunus* sp., *Sideroxylon portoricense* Urban, *Aphananthe monica* (Hemsl.) Leroy, *Casearia* sp., y *Brosimum alicastrum*. El dosel intermedio tiene 8 a 15 m de altura; algunas de las especies que lo integran son *Dendropanax arboreus* (L.) Decne. & Planch., *Licaria* sp., *Trichilia havanensis* Jacq., *Ardisia* sp., *Inga hintoni* Sandw. y *Coccoloba* sp. El estrato bajo está compuesto de árboles pequeños y arbustos altos, generalmente por debajo de los 8 m, entre los cuales pueden mencionarse: *Eupatorium morifolium* Willd., *Urera caracasana* (Jacq.) Griseb., *Trophis mexicana* (Liebm.) Bur., *Desmopsis trunciflora*, *Euonymus acuminatus* Benth. y *Faramea occidentalis* (L.) A. Rich.

La riqueza de especies muestreadas varía de 22 a 38, registrándose las cantidades más altas para las parcelas 18 y 21 (Cuadro 1). Las mayores densidades y áreas basales se encontraron en las parcelas 20, 18 y 41 y 41, 32, 20 y 21, respectivamente. Los valores de importancia registrados para las diferentes especies por parcela, indican que ninguna de ellas predomina en todo el gradiente estudiado, y más bien comparten el espacio manifestando sus valores mayores en parcelas diferentes (Cuadro 2). *Desmopsis trunciflora* presenta valores de importancia superiores a 6 únicamente en las parcelas 19, 21, 29, 30, 31 y 32 (Cuadro 2).

Cuadro 2. Valores de Importancia $\oplus$ 5 de *Desmopsis trunciflora* y de las principales especies asociadas por unidad de muestreo. BEIMAN = *Beilschmiedia manantlanensis*, CALLAE = *Calatola laevigata*, EUPASP = *Eupatorium* sp., FICSPN = *Ficus* sp. nov., SIDPOR = *Sideroxylon portoricense*, URECAR = *Ureia caracasana*, DESTRU = *Desmopsis trunciflora*, INGHIN = *Inga hintonii*, LICASP = *Licaria* sp., MELNES = *Meliosma nesites*, SIDCAP = *Sideroxylon capri*, SIDESP = *Sideroxylon* sp., TROMEX = *Trophis mexicana*, APHMN = *Aphanthe monoica*, COCCSP = *Coccoloba* sp., TRIHAV = *Trichilia havanensis*, BROALI = *Brosimum alicastrum*, ARDSPA = *Ardisia* sp., FAROCC = *Faramaea occidentalis*, HURPOL = *Hura polyandra*, SAPSAP = *Sapindus saponaria*.

Acónimo	BEIMAN	CALLAE	EUPASP	FICSPN	SIDPOR	URECAR	DESTRU	INGHIN	LICASP	MELNES	SIDCAP	SIDESP	TROMEX	APHMON	COCCSP	TRIHAV	BROALI	ARDSPA	FAROCC	HURPOL	SAPSAP
P18	8.63	5.51	9.23	20.27	6.56	9.20	7.10	6.38	7.39	7.70	5.44	7.23	7.50	6.59							
P19			19.90	34.10	7.72	7.38	20.80	7.17	9.45	8.07	7.09	15.78									
P20																					
P21	6.50																				
P29	14.09	7.77	18.61																		
P30		5.84	22.60																		
P31																					
P32			28.07																		
P38																					
P40																					
P41																					

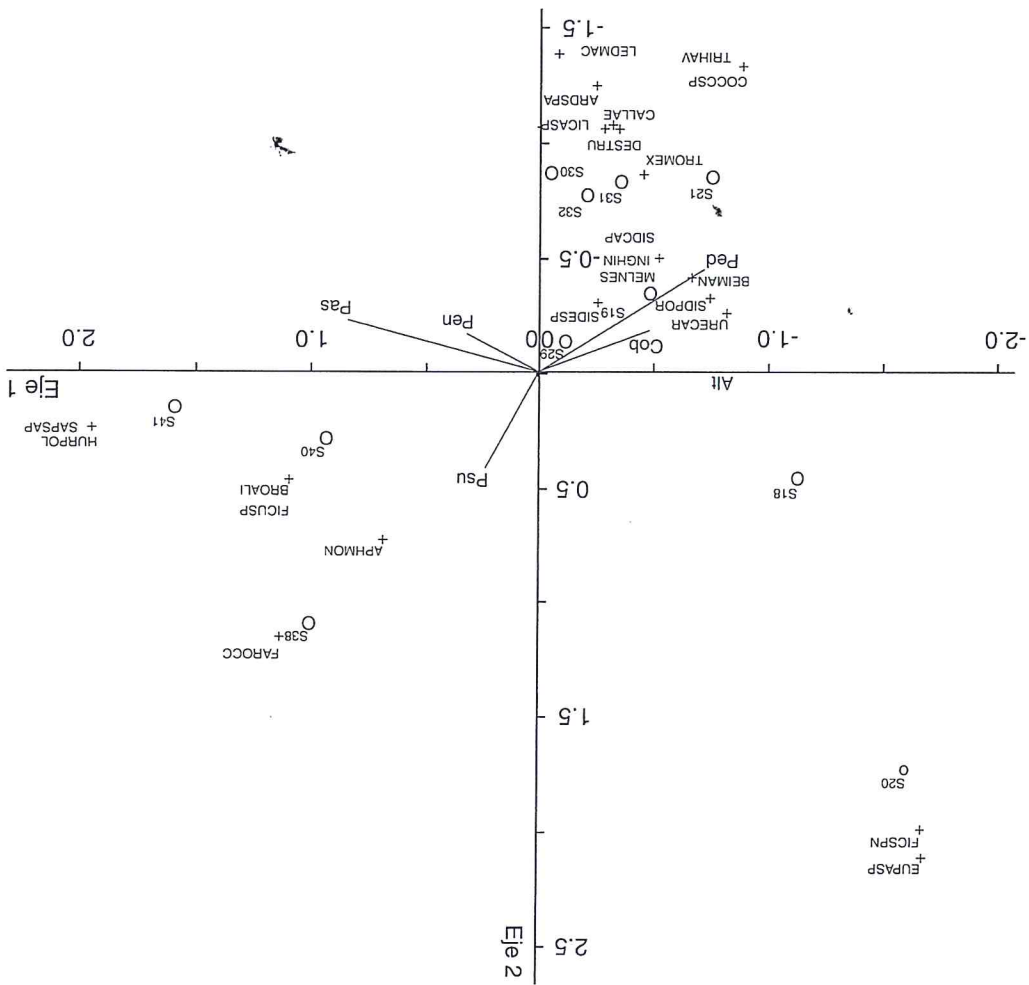
4. Asociación de *Desmopsis trunciflora* con algunos factores del medio

La ordenación a la que se someten los sitios, las especies y algunas variables del medio, indica que *D. trunciflora* tiene las mejores condiciones para su desarrollo en las parcelas 30, 31, 32 y 21, ubicadas en altitudes de 1,150 m (30, 31 y 32) y 1,350 m (21), ya que en ellas presenta los mayores valores de importancia y es donde coexiste preferentemente con *Ardisia* sp., *Licaria* sp., *Calatola laevigata*, *Ledenbergia macrantha* Standl., *Trophis mexicana*, *Sideroxylon capri* (A. DC.) Pittier, *Coccoloba* sp., *Trichilia havanensis*, *Inga hintonii* y *Meliosma nesites* L. M. Johnston, árboles que también muestran afinidad por altitudes semejantes (Fig. 4).

El Análisis de Correspondencia Canónica señala que los tres primeros ejes explican 55% del total de la varianza contenida en los datos de las especies en la comunidad. El primero explica 24%, el segundo 18% y el tercero 13%. El eje 1 se correlaciona negativamente con la altitud ($r = -0.93$) y con la pedregosidad ($r = -0.75$) y positivamente

con el pastoreo ($r = 0.89$); mientras que el eje 2 se correlaciona negativamente con la pedregosidad ($r = -0.55$) y positivamente con la profundidad del horizonte superficial del suelo ($r = 0.53$).

Desmopsis trunciflora muestra fuerte correlación negativa con el eje 2 ($r = -0.87$), por lo que es de esperarse que los elementos del medio que estén correlacionados con el mismo, son factores que influyen en la distribución de la especie. Los dos elementos del medio que presentan correlaciones altas con el eje 2 son la pedregosidad ($r = -0.55$) y la profundidad del horizonte superficial del suelo ($r = 0.53$), lo que sugiere que son los factores más importantes asociados con la repartición del árbol estudiado (Fig. 4).



DISCUSIÓN Y CONCLUSIONES

Previo a esta contribución, el registro más septentrional del género *Desmopsis* provenía de Coahuila, Michoacán, donde existe *D. mexicana*. *Desmopsis trunciflora* y *D. mexicana* son especies cercanamente relacionadas, diferenciadas por características morfológicas de las flores y los frutos. De acuerdo con la literatura y con lo encontrado en los herbarios mexicanos consultados, *D. mexicana* es una especie poco conocida, aparentemente restringida a una localidad en el estado de Michoacán, por lo que se requiere de más recolectas de material que proporcionen mayor información y así caracterizar mejor a este taxón.

El hecho de que *D. trunciflora* se haya encontrado en la Sierra de Manantlán, a una distancia considerable de otras poblaciones de la especie (Fig. 1), sin registros conocidos en puntos intermedios, parece corresponder a un patrón de distribución geográfico que se hace más evidente conforme se incrementa el conocimiento florístico de la flora vascular del occidente de México. Tal patrón es similar al de árboles como *Acer skutchii* Rehder (Jardel et al., 1996), *Calatola laevigata* (Vera, 1999), *Matudaea trinervia* Lundell, *Capparis quiriensis* Standl. (Vázquez et al., 1995), *Capparis mollis* Standl. y *Forchhammeria sessilifolia* Standl. La conspicua disyunción sugiere que en la Sierra de Manantlán existen zonas relictuales del Pleistoceno o de épocas anteriores, ocasionadas por la fragmentación de una comunidad vegetal de mayores extensiones en el pasado geológico (Rzedowski y Palacios, 1977).

Por otro lado, la familia Annonaceae es de origen gondwánico y ya en el Eoceno se encontraban representantes de la misma en Argentina y en Norteamérica (Raven y Axelrod, 1974), y muy probablemente todos los géneros de la familia ya se distribuían al norte de Panamá en el Neógeno, con excepción de *Asimina* y *Deeringothamnus*, los cuales parecen haber llegado a Norteamérica en el Eoceno Temprano de África vía Europa (Raven y Axelrod, 1974). De lo anterior podría hipotetizarse que probablemente en el Neógeno el género *Desmopsis* ya se distribuía en las dos vertientes de México, producto de antiguas migraciones de Centroamérica hacia el norte a través de los bosques tropicales húmedos (Wendt, 1998). La disyunción de *D. trunciflora* podría hipotéticamente corresponder a la existencia de refugios florísticos, en los cuales confluyeron los factores físicos y biológicos para la supervivencia de la especie en ambas vertientes de México.

En el sureste de México *D. trunciflora* se encuentra, por lo general, en altitudes inferiores a los 500 m, habitando en bosque tropical perennifolio y subcaducifolio, mientras que en la Sierra de Manantlán, es notorio el hecho de que se localiza entre los 850 y 1,450 m s.n.m., formando parte del bosque mesófilo de montaña y del ecotono entre esta comunidad y el bosque tropical subcaducifolio. Este fenómeno ha sido señalado con anterioridad para los bosques húmedos de la vertiente pacífica, los cuales se encuentran a altitudes mayores y muchas veces se traslapan en forma compleja con los bosques mesófilos, por lo cual las especies que están restringidas a los bosques tropicales perennifolios de la vertiente atlántica, en la pacífica forman parte del bosque mesófilo de montaña o de ecotonos entre esta comunidad vegetal y bosques tropicales húmedos (Miranda, citado por Wendt, 1998).

El valor de 9% que representa la cantidad de individuos de *Desmopsis*, del total encontrado en las 11 parcelas, sugiere que el taxón es abundante en la comunidad por su densidad; aunque su área basal de 1.44% señala que la especie es de poca importancia

por este atributo, lo cual podría deberse a las características biológicas propias de la especie, ya que como elemento del sotobosque presenta tallos diamétricos en su mayoría pequeños. Por la distribución limitada que presenta *D. trunciflora*, debe ser catalogada como rara en el occidente de México.

La estructura poblacional que muestra *D. trunciflora* en Jalisco, sugiere que la especie tiene buena reproducción y establecimiento, pues además de existir una alta reincorporación en categorías diamétricas pequeñas, se presentan individuos de todas las categorías. De la altura que desarrollan sus individuos y el estrato en el que generalmente prosperan, es evidente que la especie es típica del sotobosque, y que está adaptada a condiciones lumínicas de baja intensidad. El hecho de haber encontrado una composición diamétrica para la población en forma de una "J" invertida, coincide con lo sugerido por Hubbell y Foster (1987), quienes señalan que las especies que presentan esta estructura generalmente corresponden a entidades umbrosas.

Los valores de importancia de *D. trunciflora* en seis parcelas (19, 21, 29, 30, 31 y 32) de la comunidad son altos y por ello la especie es un componente importante de la misma, aunque por las pocas parcelas en que se encontró a lo largo del gradiente altitudinal (11 de 56), puede pensarse que el árbol tiene requerimientos del medio, de propagación y dispersión, muy particulares.

Los resultados obtenidos del Análisis de Correspondencia Canónica revelan que *D. trunciflora* es una especie asociada a ambientes con abundante pedregosidad y donde la profundidad del horizonte superficial es pequeña.

AGRADECIMIENTOS

Al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología por el apoyo otorgado al primer autor a través de una beca para realizar estudios doctorales en el Colegio de Postgraduados. A la Universidad de Guadaluajara por el apoyo económico recibido a través del proyecto "Análisis de gradientes de la vegetación de cañadas en la Sierra de Manantlán". A Theodore Cochran por facilitarnos literatura especializada y a Carlos Palomera por la revisión y sugerencias al manuscrito. A los dos revisores anónimos de *Acta Botanica Mexicana*. A Enrique V. Sánchez Rodríguez por la elaboración del dibujo. A los compañeros de trabajo de campo Luis Guzmán, Enrique V. Sánchez y Jorge Aragón.

LITERATURA CITADA

Curtis, J. T. y R. P. McIntosh. 1951. An upland forest continuum in the prairie forest border region of Wisconsin. *Ecology* 32: 476-496.

Hubbell, S. P. y R. B. Foster. 1987. La estructura espacial en gran escala de un bosque neotropical. In: Clark, D. A., R. Dirzo y N. Fether (eds.). *Ecología y ecofisiología de plantas en los bosques mesoamericanos*. Rev. Biol. Trop. 35 (Supl. 1): 7-22.

Jardel, E. J., R. Cuevas, A. L. Santiago, M. E. Muñoz y J. Aragón. 1996. Nueva localidad y características de la población de *Acer skutchii* Rehder en la Sierra de Manantlán, Jalisco, México. *Acta Bot. Mex.* 35: 13-24.

- Martínez, L. M., J. J. Sandoval y R. D. Guevara. 1991. El clima en la Reserva de la Biosfera Sierra de Manantlán (Jalisco-Colima, México) y en su área de influencia. Agrociencia Ser. Agua-Suelo-Clima 2: 107-119.
- McCune, B. y M. J. Mefford. 1999. PC-ORD. Multivariate analysis of ecological data. Version 4.01 MjM Software Design. Gleneden Beach, Oregon.
- Olvera, M., S. Moreno y B. Figueroa. 1996. Sitios permanentes para la investigación silvícola. Universidad de Guadalupe. Guadalupe, Jalisco. 55 pp.
- Orozco, J., H. 2001. Ecología del paisaje del ejido Barranca de la Naranjera, Jalisco. Tesis profesional. Universidad de Guadalupe, Guadalupe, Jalisco. 98 pp.
- Raven, P. H. y D. L. Axelrod. 1974. Angiosperm biogeography and past continental movements. Ann. Missouri Bot. Gard. 61: 539-673.
- Rzedowski, J. 1978. Vegetación de México. Editorial Limusa. México, D.F. 432 pp.
- Rzedowski, J. y R. Palacios. 1977. El bosque de *Engelhardtia (Oreomunnea) mexicana* en la región de la Chinantla, Oaxaca, México, una reliquia del Cenozoico. Bol. Soc. Bot. Méx. 36: 93-123.
- Schatz, G. E. 1987. Systematic and ecological studies of Central American Annonaceae. Doctoral Dissertation. University of Wisconsin. Madison, Wisconsin. 503 pp.
- Vázquez, J. A., R. Cuevas, T. Cochran, H. H. Iltis, F. J. Santana y L. Guzmán. 1995. Flora de Manantlán. Sida Botanical Miscellany 13: 1-212.
- Vera, P. 1999. Revisión del género *Calatola* (Icacnacaceae) en México. Tesis de Maestría, Colegio de Postgraduados. Montecillo, México. pp. 84-89.
- Wendt, T. 1998. Composición, afinidades florísticas y orígenes de la flora arbórea del dosel de los bosques tropicales húmedos de la vertiente mexicana del Atlántico. In: Ramamoorthy, T. P., R. Bye, A. Lot y J. Fa (comp.). Diversidad biológica de México. Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México. México, D.F. pp. 581-664.

Recibido en junio de 2000.
Aceptado en marzo de 2002.