

Bosques tropicales secos de la región *Pacífico Ecuatorial*: diversidad, estructura, funcionamiento e implicaciones para la conservación.

C.I. Espinosa ¹, M. de la Cruz ², A. L. Luzuriaga ², A. Escudero ²

(1) Instituto de Ecología. Universidad Técnica Particular de Loja, San Cayetano Alto, Marcelino Champagnat, 1101608 Loja, Ecuador.

(2) Área de Biodiversidad y Conservación, Departamento de Biología y Geología, ESCET, Universidad Rey Juan Carlos, C/ Tulipán s/n, 28933 Móstoles, España.

Espinosa, C.I., de la Cruz, M., L. Luzuriaga, A. Escudero, A. (2012). Bosques tropicales secos de la región Pacífico Ecuatorial: diversidad, estructura, funcionamiento e implicaciones para la conservación. *Ecosistemas* 21(1-2):167-179.

Los bosques secos neotropicales son reconocidos como uno de los ecosistemas más amenazados del mundo. La acelerada pérdida de cobertura vegetal de estos bosques ha ocasionado que, en la actualidad, se encuentren restringidos a una pequeña fracción de su área de distribución histórica. Conocer su diversidad biológica, así como cuáles son los factores que controlan el funcionamiento y la estructura de estos bosques, resulta prioritario para poder desarrollar acciones de conservación efectivas. Pese a que el esfuerzo dedicado al estudio y conocimiento de estos bosques no es comparable al de otros bosques de la región, especialmente a las pluviselvas húmedas, los trabajos desarrollados han permitido describir una buena parte de su diversidad florística en amplias regiones del Neotrópico, constatar el elevado nivel de endemidad de su flora, obtener algo de información sobre los factores que determinan su estructura y funcionamiento, así como esbozar cuáles pueden ser las causas que los están empujando a la desaparición.

En este trabajo se recogen los avances en el conocimiento de los ecosistemas forestales que se desarrollan bajo condiciones climáticas secas en la región del *Pacífico Ecuatorial* al tiempo que se definen los vacíos de información existente. Finalmente evaluamos las principales amenazas y el grado de protección de estos bosques en el *Pacífico Ecuatorial*, así como las implicaciones que tiene el conocimiento de estos ecosistemas sobre su conservación.

Las principales conclusiones del presente trabajo nos muestran que los bosques tropicales estacionales secos (BTES) de la región *Pacífico Ecuatorial* están razonablemente bien conocidos en términos florísticos, al menos en el componente conformado por las especies leñosas, aunque el conocimiento sobre sus arbustos y hierbas es muy pobre. En cuanto al funcionamiento de estos bosques hay pocos estudios que permitan entender bien su dinámica. A pesar de que los BTES del *Pacífico Ecuatorial* son un hábitat muy original y refugio de una diversidad única, la protección actual es poco eficiente y sólo abarca el 5% del total del área forestal remanente. Esto, sumado a la fuerte presión que estos bosques soportan debido a su transformación para otros usos, convierte a los BTES del *Pacífico Ecuatorial* en un área prioritaria de investigación y en una región clave en dónde centrar los esfuerzos de conservación a nivel nacional e internacional.

Palabras clave: bosques tropicales estacionalmente secos, Ecuador, endemismo, funcionamiento ecosistémico, Perú, regeneración.

Espinosa, C.I., de la Cruz, M., L. Luzuriaga, A. Escudero, A. (2012). Tropical dry forest of the Ecuadorian Pacific region: Diversity, structure, function and conservation management. *Ecosistemas* 21(1-2):167-179.

Neotropical dry forests are recognized as one of the world's most threatened ecosystems. At present, the accelerating loss of plant cover in these forests has caused that are restricted to a small fraction of their historic range. A better understanding of their biological diversity and the factors that control the function and structure of dry forests is a priority to develop effective conservation actions. Despite the efforts devoted to the study and knowledge of dry forests are not comparable to those in other forests of the region, especially rain forests, the work done to date has allowed describing a good part of their floristic diversity over large regions of the Neotropics, confirming the high levels of endemism of their flora, elucidating some of the factors that determine their structure, and understanding the likely causes that are driving some species to extinction.

This paper reflects the progress in knowledge of dry forest ecosystems in the Ecuadorian Pacific region, at the time that it identifies existing information gaps, and evaluates the main threats and the degree of protection that these forests receive, and the implications that the current knowledge of these ecosystems may have for their conservation.

The main conclusions of this study show that seasonally tropical dry forests (STDF) of the Ecuadorian Pacific region are reasonably well known in floristic terms, at least the woody species, yet other taxa such as shrubs and herbs are still poorly known. Regarding the functionality of dry forests, few studies have been conducted to understand their dynamic. The Ecuadorian Pacific region is an original habitat and refuge for a unique diversity, however the current protection is inefficient and only covers 5% of the total remaining forest. This, together with the intense anthropogenic pressure that these forests support, makes the Ecuadorian Pacific STDF a priority area of research and a key region to focus conservation national and international efforts.

Keywords: seasonally tropical dry forests, Ecuador, endemism, ecosystem functionality, Peru, regeneration.

Introducción

El término “bosques tropicales estacionalmente secos” (BTES) fue acuñado por Murphy y Lugo (1995). Los BTES comprenden bosques caducifolios y semicaducifolios que crecen en áreas tropicales sujetas a una severa estacionalidad climática. Estos bosques reciben alrededor de 80% de la precipitación durante cuatro meses, a lo largo de los cuales la media de precipitación puede sobrepasar con creces 200 mm por mes (Maass y Burgos 2011). En el otro extremo, el periodo de sequía se prolonga entre 5 a 6 meses al año. Durante este periodo la precipitación raramente supera 10 mm mensuales (Maass y Burgos 2011) creando un déficit hídrico (Gotsch et al. 2010; Lima y Rodal 2010) que determina una de las características más conspicuas de los BTES: la fenología distintiva de la mayoría de plantas, ligada a la pérdida estacional de las hojas y del bosque en general, con una época sin hojas durante la estación seca y una fisionomía de bosque siempreverde a lo largo de la estación lluviosa. La estacionalidad de meses lluviosos versus meses secos es una constante en los BTES, sin embargo, existe una elevada variación interanual en cuanto a la cantidad y temporalidad de las lluvias ocasionadas, entre otros, por la acción de los fenómenos ENSO (El-Niño Southern Oscillation) y la Oscilación Decadal del Pacífico en Mesoamérica (Best y Kessler 1995).

En los BTES la densidad, la diversidad y la continuidad del dosel arbóreo se va perdiendo a medida que el periodo seco se va extendiendo hasta dar paso a lo que se conoce como *drylands* o tierras secas (Maestre et al. 2011). En el extremo climático opuesto el bosque estacional da paso a selvas siempreverdes cuando la disponibilidad de agua se extiende a lo largo de periodos más largos del año (Murphy y Lugo 1995).

A nivel mundial, los BTES ocupan 42% de la superficie de los bosques tropicales (Miles et al. 2006). Sorprendentemente, a pesar de esta considerable extensión y del hecho de que estos ecosistemas mantengan una importante población humana, los bosques secos del Neotrópico han recibido poca atención científica en comparación con los bosques lluviosos tropicales de la región (Bullock et al. 1995; Sanchez-Azofeifa et al. 2005). Según Gentry (1995), el bajo interés que han despertado los BTES se debe a su baja diversidad, entre 50 y 70 especies de árboles de diámetro mayor de 2.5 cm por hectárea, en comparación con los bosques húmedos, que llegan a alcanzar valores entre 200 y 250 especies en condiciones similares. Sin embargo, esta tendencia ha cambiado durante los últimos años gracias al reconocimiento de que los BTES son uno de los ecosistemas tropicales más amenazados y menos conocidos del mundo, al tiempo que dan cobijo a poblaciones humanas que dependen directamente de los servicios ecosistémicos que estos ofrecen (Janzen 1988; Dinerstein et al. 1995; Balvanera 2012).

Posiblemente una de las regiones de BTES menos estudiadas ha sido la región del *Pacífico Ecuatorial*. Los trabajos desarrollados hasta la fecha en la región han permitido avanzar notablemente en el conocimiento florístico del estrato arbóreo. Sin embargo, existen todavía numerosas lagunas de conocimiento en relación con el funcionamiento de estos bosques a varios niveles, que van desde cuestiones de dinámica de la vegetación a la provisión de servicios ecosistémicos. Es por ello que el presente estudio pretende analizar los avances en el conocimiento de los BTES y formaciones asociadas en la región *Pacífico Ecuatorial* y definir los vacíos de información existentes. Concretamente, el presente trabajo pretende abordar los siguientes aspectos: (1) patrones de diversidad y grado de endemidad de los BTES; dentro de estructura y funcionamiento de la vegetación; (2) reclutamiento y regeneración; y (3) factores que afectan a la distribución espacial de la vegetación a escalas locales. Finalmente evaluamos las principales amenazas y el grado de protección que tienen los BTES en la región, así como las implicaciones que el conocimiento de estos ecosistemas tiene sobre la conservación. Previamente haremos un pequeño esbozo de la diversidad, estructura y funcionamiento de los BTES para todo el Neotrópico con el fin de poder ubicar histórica y biológicamente la región *Pacífico Ecuatorial*.

Los ecosistemas tropicales estacionalmente secos en el Neotrópico

Diversos estudios han permitido establecer que los BTES durante las etapas glaciales más frías y secas conformaron un bioma más extendido de lo que en la actualidad se observa en el Neotrópico, de manera que la distribución actual de los BTES sólo sería un remanente de este extenso bioma (Prado y Gibbs 1993; Pennington et al. 2000). Hoy en día los BTES aparecen de forma discontinua, en áreas de diferentes tamaños y con diferentes niveles de aislamiento, extendiéndose desde el noroeste de México hasta el norte de Argentina y sureste de Brasil (Dirzo et al. 2011) (**Fig. 1**). Aunque los BTES son bosques florísticamente más ricos que los bosques de latitudes templadas, como ya hemos comentado, son mucho más pobres que los bosques tropicales húmedos (Mayle 2004). La mayor parte de familias de plantas de los BTES aparecen bien representadas en el bosque tropical lluvioso, aunque tres familias son únicas de los BTES neotropicales: Zygophyllaceae,

Canellaceae y Julianaceae; y tres familias están mejor representadas en los BTES que en el bosque tropical lluvioso: Capparidaceae, Cactaceae y Erythroxylaceae (Mayle 2004). La familia dominante en la mayoría de los bosques estudiados en regiones muy diferentes es Fabaceae, representada por un gran número de géneros y especies, y siempre con abundancias muy elevadas a nivel local (Linares-Palomino y Ponce Alvarez 2005; Pérez-García et al. 2010; Linares-Palomino et al. 2010; Meira Arruda et al. 2011).

Los BTES tienen una mayor abundancia de especies espinosas (Pennington et al. 2000) y una abundancia de epífitas significativamente menor (ej. 10 individuos/0.1 ha en Capeira, Ecuador) que los bosques lluviosos (ej. 4517 individuos/0.1 ha en Río Palenque, Ecuador) (Gentry 1995; Mayle 2004). En términos de estructura dasométrica presentan un área basal menor y una menor altura de los árboles que los bosques húmedos vecinos (Murphy y Lugo 1986). Esto, sin duda, parece una consecuencia esperable de una menor producción primaria neta asociada al mayor estrés hídrico al que se ven sometidas estas comunidades. Lógicamente, la actividad biológica está fuertemente restringida por la disponibilidad de agua, por lo que en época lluviosa es cuando se manifiesta toda su potencialidad productiva, mientras que durante la época seca el bosque se mantiene bajo mínimos de productividad primaria (Murphy y Lugo 1986; Pennington et al. 2000; Mayle 2004). Otro atributo muy característico de estos bosques es que, durante la época seca, se produce una importante acumulación de hojarasca en el suelo que permanece sobre el suelo hasta la llegada de la época de lluvias, cuando las nuevas condiciones permiten su descomposición y mineralización (Pennington et al. 2000).

Aunque existen diferentes propuestas de clasificación de los ecosistemas secos en la región creemos que la más amplia y probablemente la más integradora, aunque no exenta de discrepancias, es la propuesta de Pennington et al. (2000) que, a grandes rasgos, sugiere una clasificación en tres grandes grupos (**Fig. 1**): i) bosque seco con dosel continuo, que es lo que otros autores consideran BTES genuinos; ii) sabanas; y iii) el chaco, con estrato arbustivo discontinuo, principalmente dominado por especies espinosas mimosoideas y un estrato herbáceo generalmente escaso. Se ha sugerido que las diferencias entre estos ecosistemas están relacionadas con el grado de fertilidad del suelo y su pH, en el caso de los dos primeros, y de las condiciones climáticas en el caso del Chaco. El bosque seco *sensu stricto* requiere suelos más ricos y fértiles, mientras que las sabanas están restringidas a suelos ácidos con baja disponibilidad de calcio y magnesio y, generalmente, alta concentración de aluminio (Furley y Ratter 1988). Las sabanas normalmente se presentan en hábitats con suelos poco profundos donde el fuego es un factor de perturbación frecuente (Pérez-García et al. 2010; Pausas y Bradstock 2007). Por otro lado, los BTES ligados al Chaco aparecen a mayores latitudes. La vegetación de estos ecosistemas se encuentra sometida a una baja humedad del suelo -e incluso a congelación- en la estación seca, la cual coincide siempre con el invierno, mientras que en la estación húmeda sufre anegamiento y temperaturas que llegan hasta los 49°C (Pennington et al. 2004; López et al. 2006).

Pennington et al. (2000) afinan algo más esta clasificación inicial y plantean una subdivisión geográfica de estos sistemas. El bosque seco más genuino estaría representado por nueve núcleos biogeográficos distintos (**Fig. 1**): 1) la caatinga brasileña; 2) Misiones en Paraguay y Brasil; 3) el Piedemonte andino desde Argentina hasta el norte de los BTES Bolivianos; 4) valles interandinos del norte de Perú, Bolivia y Ecuador; 5) costa del Pacífico de Ecuador y Perú; 6) valles interandinos de Colombia y Venezuela; 7) costa del Caribe de Colombia y Venezuela; 8) México y América Central; 9) islas del Caribe. Por otro lado las sabanas se encontrarían representadas por dos núcleos: 10) el Cerrado brasileño y; 11) los Llanos venezolanos y por último, para 12) el Chaco mantienen un sólo gran núcleo ubicado entre Argentina, Paraguay y Bolivia.

Según Linares-Palomino et al. (2011) los núcleos de los ecosistemas secos tropicales conforman cuatro grandes grupos con base en su afinidad florística. El primer grupo *Mesoamérica y el Caribe* (**Fig. 1**, grupo **A**) lo conforman los núcleos de la costa del Caribe de Colombia y Venezuela, los Llanos venezolanos, México y América Central que han mostrado ser una unidad biogeográfica consistente en otros trabajos (Gentry 1982; Linares-Palomino et al. 2011). Este grupo está caracterizado por la alta diversidad de sus núcleos, además de por poseer los porcentajes más altos de endemidad (Santiago-Valentín y Olmstead 2004). El siguiente grupo *Pacífico Ecuatorial* (*sensu* Peralvo et al. 2007) está conformado por los núcleos denominados valles interandinos de Perú y Ecuador, y costa del Pacífico de Ecuador y Perú, los valles interandinos de Bolivia quedan excluidos de este grupo. El tercer grupo *Sur de América del Sur* está conformado por el Chaco. Este grupo presenta una de las zonas con mayor extensión geográfica y con una densidad relativa mayor a la de los bosques secos debido al menor tamaño de los arbustos (Gentry 1995). Este grupo presenta una gran diferencia florística con el resto. Finalmente, el grupo *Brasileño* lo conforman la Caatinga, los bosques secos de Misiones, el denominado Piedemonte (incluyendo el norte de los BTES bolivianos) y el Cerrado. Estas últimas zonas son las más diversas, sin embargo el grado de endemidad de cada una de ellas es relativamente bajo, situándose entre el 14.8 y el 1.9% respectivamente (Linares-Palomino et al. 2011)

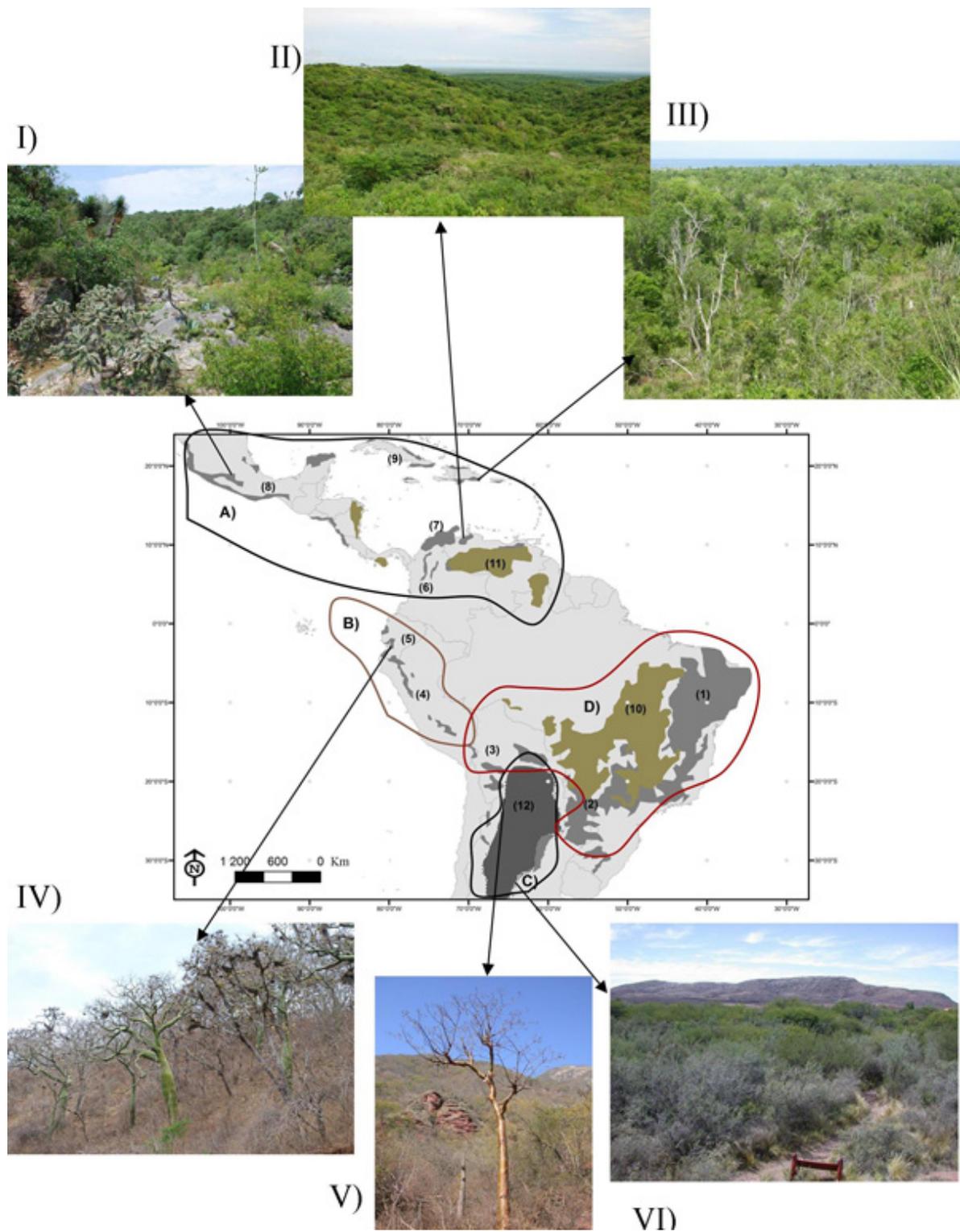


Figura 1. Distribución de núcleos de los Ecosistemas Tropicales Estacionalmente Secos en el Neotrópico. Los colores de los núcleos representan los tres tipos de vegetación de los BTES según Pennington et al. (2000); gris oscuro el Chaco, gris los bosques secos y oliva las sabanas. Los números indican los principales núcleos biogeográficos de los ecosistemas secos tropicales según Pennington et al. (2000): 1) la Caatinga, 2) Misiones, 3) Pie de Monte, 4) valles interandinos del norte de Perú, Bolivia y Ecuador, 5) costa del Pacífico de Ecuador y Perú, 6) valles interandinos de Colombia y Venezuela, 7) costa del Caribe y Venezuela, 8) México y América Central, 9) islas del Caribe, 10) Cerrado, 11) los Llanos venezolanos, 12) el Chaco. Los polígonos muestran los grupos con mayor afinidad florística según Linares-Palomino et al. (2011); **A)** grupo Mesoamérica y el Caribe, **B)** grupo Pacífico Ecuatorial, **C)** grupo Sur de América del Sur, **D)** grupo Brasileño. Las fotos muestran ejemplos de algunos ecosistemas de los BTES: I) Matorral seco San Luis Potosí, México; II) Matorral seco, Venezuela; III) Bosque seco, República Dominicana; IV) Bosque seco, Pacífico Ecuatorial, Ecuador; V) Bosque Chaqueño, Argentina; VI) Caldenar, Argentina.

Se han llevado a cabo algunos intentos de describir los patrones de diversidad en el Neotrópico. Así, Gentry (1995) señaló la existencia de una tendencia latitudinal opuesta a la observada en los bosques tropicales húmedos, con una baja diversidad en latitudes más ecuatoriales que se incrementa conforme nos alejamos a latitudes más altas. En el Ecuador, muchas de las familias y géneros habituales están pobremente representadas, lo que posiblemente sea una de las razones de la baja diversidad observada en estas latitudes (Linares-Palomino et al. 2011). Por otro lado, aunque parece existir una tendencia general y clara en el sentido de incrementar la diversidad con la precipitación, lo cual explicaría por qué en los BTES hay menor diversidad que en los bosques lluviosos, este no parece ser un factor que permita explicar por sí solo los cambios de diversidad dentro de los BTES, donde la precipitación no muestra una relación significativa con la diversidad (Trejo y Dirzo 2002) o incluso se observa una relación negativa en determinados núcleos como en la costa del Pacífico (Espinosa et al. 2011). En el caso de los patrones de endemidad, estos muestran ser opuestos a los patrones de diversidad y las especies endémicas muestran una importante disminución en las regiones montañosas (Linares-Palomino et al. 2010).

La diversidad de los núcleos biogeográficos propuestos por Pennington et al. (2000) es muy variable: hay núcleos de baja diversidad como los Llanos en Venezuela o los valles interandinos de Bolivia, que acumulan respectivamente tan sólo 1.17% y 1.59% del total de las especies reportadas para los BTES del Neotrópico. Otros núcleos como los de la caatinga y Misiones albergan respectivamente 30.86% y 41.73% del total de especies de flora reportada en los BTES (Linares-Palomino et al. 2011). Las diferencias también son importantes cuando se analiza el porcentaje de especies endémicas de cada núcleo, que varía desde 7.8% en la caatinga hasta 77.5% en las islas del Caribe (Linares-Palomino et al. 2010). Esta información, sin embargo, debería ser tomada con precaución debido a que esta comparación se basa en información obtenida con esfuerzos de muestreo notablemente diferentes entre regiones.

La región Pacífico Ecuatorial

Dentro de los diferentes núcleos de los BTES, la ecorregión Tumbes-Piura dominada por el bosque seco ecuatoriano ha sido definida como una región fitogeográfica única denominada *Pacífico Ecuatorial* (Peralvo et al. 2007) (**Fig. 1, grupo B**). Esta región es una de las zonas de mayor número de endemismos en el mundo (Davis et al. 1997). Esta característica determinó que esta área, junto con los bosques de la región del Chocó colombiano y ecuatoriano, conformaran el denominado punto caliente de “Tumbes-Chocó-Magdalena” (Mittermeier et al. 2005). Además, esta zona comprende la denominada “Región Tumbesina”, que es una de las Áreas de Endemismo de Aves (EBAs) más importantes y amenazadas a nivel global (Best y Kessler 1995; Leal-Pinedo y Linares-Palomino 2005).

En Ecuador, las zonas de bosque seco están incluidas en las formaciones de la costa, en las subregiones Centro y Sur (Sierra 1999), que se extienden desde la Provincia de Esmeraldas y los Ríos al Norte hasta Lambayeque y Libertad al Sur del Perú (Aguirre et al. 2006b). En la provincia de Loja se encuentra la mayor superficie de este ecosistema, que incluyen las tierras bajas, estribaciones occidentales bajas de la cordillera de los andes y los valles secos interandinos del sur (Aguirre y Kvist 2005). Los boques secos del Sur del Ecuador y Norte del Perú están caracterizados por poseer, en el contexto de los BTES, una alta diversidad y una extraordinaria cantidad de especies endémicas de diferentes grupos taxonómicos (Best y Kessler 1995; Linares-Palomino et al. 2010; 2011).

A pesar de la importancia de estos bosques en el contexto global, son poco conocidos y la mayoría de las investigaciones no han sido publicadas y, lamentablemente, se encuentra como literatura gris de difícil acceso (Aguirre et al. 2006b). Afortunadamente, se han hecho importantes avances en el conocimiento florístico del componente arbóreo de esta zona gracias a estudios llevados a cabo recientemente tanto en Ecuador como en Perú (Aguirre y Kvist 2005; Aguirre et al. 2006a; 2006b; Linares-Palomino et al. 2010).

Varias aproximaciones llevadas a cabo para establecer una caracterización de formaciones vegetales con base en su afinidad florística han sido también presentadas recientemente (Aguirre y Kvist 2005; Aguirre et al. 2006a; 2006b; Espinosa et al. 2011), pudiendo resumirse su diversidad en al menos tres formaciones: el matorral seco espinoso, el bosque seco caducifolio y el bosque seco semicaducifolio.

El *matorral seco espinoso* se desarrolla en las tierras bajas, en terrenos de relieve plano con presencia de algunas colinas (Aguirre et al. 2006b), y en las partes más secas y cálidas, en general cerca del Océano Pacífico y contiguas a los manglares. Sin embargo, en Loja se encuentra también esta formación en los valles interandinos, a mayor altitud, y en áreas con fuertes pendientes. Casi todas las especies pierden sus hojas durante la estación seca (Aguirre et al. 2006a). La vegetación es poco densa, aislada, xerofítica, espinosa, achaparrada con presencia de cactus columnares y plantas con látex de los géneros *Capparis*, *Croton* y *Euphorbia* (Aguirre et al. 2006a; 2006b).

El *bosque seco caducifolio* se encuentra distribuido en las tierras bajas entre 0 y 700 m; se encuentra ubicado en Ecuador en las provincias de Manabí, Guayas, El Oro y Loja (Aguirre et al. 2006a). La característica más típica es que más del 75% de sus especies pierden las hojas durante la estación seca (Aguirre et al. 2006a; 2006b). Los elementos más característicos de esta formación son *Ceiba trichistandra* entre otras Malvaceae (subfamilia, Bombacoideae), y por otro lado, algunos representantes -muy apreciados por su madera- del género *Tabebuia* como *T. chrysantha* y *T. billbergii* (Aguirre et al. 2006b).

El *bosque seco semicaducifolio* se presenta en altitudes que van desde los 200 a los 1100 m en zonas de colinas, donde existe mayor humedad que los bosques caducifolios (Aguirre et al. 2006a), localizado sobre laderas con pendientes moderadas de entre 40-50%, en suelos muy pedregosos (Aguirre et al. 2006b). Entre 25 y 75% de los elementos florísticos que conforman este tipo de bosque pierden sus hojas en la temporada seca (Aguirre et al. 2006a; 2006b). El estrato superior alcanza aproximadamente 20 m de altura y algunos elementos característicos son: *Centrolobium ochroxylum*, *Phytolacca dioica*, *Triplaris cumingiana*, *Cochlospermum vitifolium* y *Gallesia integrifolia* (Aguirre et al. 2006a, 2006b).

La región *Pacífico Ecuatorial* puede ser dividida en tres subregiones de acuerdo con su afinidad florística. Con toda probabilidad las fuertes diferencias florísticas están relacionadas con el grado de disponibilidad de agua (Aguirre et al. 2006b). Un primer territorio está conformado por las formaciones que aparecen en las provincias ecuatorianas de Esmeraldas y Los Ríos, próximas a la zona del Chocó, y en donde existe una mayor disponibilidad de agua. Un segundo grupo lo integran las provincias peruanas de Piura, Cajamarca, Lambayeque y La Libertad, en la zona de influencia de la corriente fría de Humboldt, que genera una disminución en las precipitaciones. El tercer grupo lo conforman las provincias ecuatorianas de Manabí, Guayas, El Oro, Loja y Tumbes, a caballo entre los dos grupos anteriores y, por tanto, en una zona intermedia de humedad.

Patrones de diversidad y grado de endemidad

En el caso de la región *Pacífico Ecuatorial* la diversidad de la flora de especies leñosas (especies que alcanzan como mínimo 3 m) alcanza un total 65 familias con 313 especies leñosas para los bosques estacionalmente secos de Ecuador y Perú según un estudio desarrollado por Aguirre et al. (2006b). De estas, 85 especies están presentes en el denominado matorral seco espinoso, 215 en el bosque seco caducifolio, y 198 en el bosque seco semicaducifolio. A nivel de país, Ecuador cuenta con 239 especies forestales, de las cuales 136 son endémicas del país, mientras que Perú cuenta con 177 especies, 74 de las cuales son endémicas. Ambos países comparten 103 especies (Aguirre et al. 2006b). Es importante resaltar que un importante número de especies tienen una distribución restringida a menos de dos departamentos y/o provincias (Linares-Palomino et al. 2010).

En la región *Pacífico Ecuatorial*, el 21% de las especies reportadas son endémicas, lo que supone un nivel intermedio de endemidad dentro del contexto de todos los BTES del Neotrópico (Best y Kessler 1995; Linares-Palomino et al. 2010; 2011). Estos niveles de endemidad son consecuencia del aislamiento que esta región presenta respecto a los bosques secos de Centroamérica por la zona biogeográfica de selvas húmedas del Chocó, que se constituye en una barrera para las especies de climas más secos situados al norte (Best y Kessler 1995; Gentry 1995). Además, la presencia de los Andes causa el aislamiento de la región costera trans-andina del Pacífico (Davis et al. 1997; Rodríguez et al. 2004).

La menor diversidad observada en los BTES en relación a los bosques lluviosos vecinos es debida a los bajos niveles de diversidad dentro de las familias y géneros. Una excepción a esta norma es la familia Fabaceae, la cual muestra altos niveles de diversidad en géneros (34, 19% del total) -como ya indicamos para todos los BTES del Neotrópico-, especies (70.22% del total) y endemismos (15.21% del total) (Linares-Palomino et al. 2010).

Estructura y funcionamiento de la vegetación

Los avances realizados durante estos últimos años en los BTES han permitido entender algunos de los procesos que determinan la estructura y dinámica de estos bosques. La disponibilidad de agua es, sin lugar a dudas, uno de los factores limitantes más importantes en los BTES, siendo crítica para el establecimiento, la supervivencia y el desarrollo de las plantas (Ruthenberg 1980), condicionando tanto los patrones espaciales de los individuos adultos (Balvanera et al. 2011; Espinosa et al. 2011), los procesos ecológicos básicos y las interacciones bióticas que se establecen en cada bosque (Martínez-Yrizar et al. 1992; Mooney et al. 1993). Además, la disponibilidad absoluta, la estacionalidad y la variación interanual de la precipitación marcan la dinámica de las comunidades vegetales y la estructura florística en los BTES (Blain y Kellman 1991; Murphy y Lugo 1995; Sampaio 1995). A continuación se detallan los aspectos más relevantes relacionados con el reclutamiento y la regeneración, así como los factores que afectan a la distribución espacial de la vegetación a escalas locales en los BTES de la región Pacífico-Ecuatorial.

El reclutamiento y la regeneración en los BTES

El reclutamiento de plantas en el bosque seco está mediado, como en otros sistemas forestales, por la interacción entre factores bióticos y abióticos (Powers et al. 2009). Dichos factores afectan a dos procesos críticos para la regeneración: i) la producción de estructuras de regeneración (semillas, propágulos vegetativos y/o rebrotes), y ii) el establecimiento de propágulos o rebrotes.

Parece estar aceptado que en estos bosques la importancia relativa de semillas y rebrotes en el reclutamiento depende de las condiciones climáticas (Lieberman and Li 1992). La regeneración por rebrotes, que estrictamente son *rametos* de genotipo idéntico al individuo parental (Ceccon et al. 2006) en muchas especies de árboles y arbustos es más importante que la regeneración por semillas (Murphy y Lugo 1986; Kauffman 1991; Rico-Gray y García-Franco 1992; Swaine 1992; Miller y Kauffman 1998). En sistemas tan estresantes como los BTES, este tipo de regeneración se ve favorecido, dado que el desarrollo a partir de brotes vegetativos puede aprovechar el extenso sistema de raíces y el almacenamiento de nutrientes en las partes restantes de la planta madre, especialmente inmediatamente después de cualquier tipo de perturbación (Koop 1987; Negrelle 1995). Obviamente, las plántulas generadas a partir de semilla suelen ser mucho más numerosas; sin embargo, suelen tener tasas de supervivencia menores que las de los rebrotes. Esto implica que una parte importante de los individuos recién reclutados en la comunidad se originan por rebrotes (Ceccon et al. 2004). Un dato que llama la atención y que podría estar relacionado con la importancia del reclutamiento por rebrote es que el banco de semillas es menos importante que en otros sistemas ecológicamente similares como los de climas semiáridos y/o mediterráneos (Rico-Gray y García-Franco 1992; Skoglund 1992; Miller y Kauffman 1998).

En los bosques del *Pacífico Ecuatorial* no se han estudiado estos procesos y no existe información sobre la importancia relativa de los dos tipos de regeneración. Sin embargo, la estructura de los bosques muestra una alta cantidad de individuos generados por rebrote. Por otro lado, en el banco de semillas del suelo se observa una abundancia y diversidad reducida de especies arbóreas (C.I. Espinosa comunicación personal).

Varios trabajos muestran que la dispersión predominante de especies anemócoras en los BTES se da durante la mitad o finales de la estación seca (ej. Janzen 1967; Justiniano y Fredericksen 2000; McLaren y McDonald 2005). Estos resultados fueron también observados en el comportamiento de las especies al sur del Ecuador, donde se observó que las especies leñosas anemócoras se dispersan al final de la época seca y que el número de individuos que se dispersan durante la época seca es significativamente superior a los que lo hacen durante la estación lluviosa (Jara-Guerrero et al. 2011). Esta estrategia reduce la importancia del banco de semillas para las especies leñosas. Por otro lado, normalmente las semillas germinan rápidamente al llegar al suelo y encontrar un ambiente muy favorable para ello. Así también se minimizan los riesgos de pérdida y depredación (Skoglund 1992). Aunque, dada la irregularidad de las lluvias y su impacto en la regeneración del bosque seco, la selección natural debe actuar para favorecer una alta variabilidad en los mecanismos de regeneración entre las especies de estos bosques (Vieira et al. 2008).

La supervivencia de las plántulas está fuertemente ligada al estrés hídrico (Ceccon et al. 2004; Vieira et al. 2008). Es por esta razón que la mayor parte de la germinación se da durante la época lluviosa. Durante esta época el acceso a los nutrientes es elevado por la rápida descomposición de la materia orgánica acumulada durante la estación seca (Roy y Singh 1995; Campo et al. 1998). Las plántulas tienen un crecimiento rápido durante la estación lluviosa y una acumulación de biomasa de raíces y tallos con funciones de almacenamiento, lo cual permite un crecimiento rápido y el rebrote de las plántulas durante la siguiente estación lluviosa (Vieira et al. 2008). Por otro lado, los pulsos de precipitaciones extraordinarias originados por las variaciones interanuales dan como resultado picos de reclutamiento de especies durante años más lluviosos, mientras que en los años más secos el reclutamiento está fuertemente restringido, siendo mucho más importante la regeneración por rebrote durante dichos periodos comparativamente secos (Ruthenberg 1980). Otros factores que influyen en la producción de semillas, rebrotes y en la supervivencia de las plántulas, como la competencia planta-planta, han sido menos estudiados. Por ejemplo, algunos estudios muestran que las lianas influyen en la dinámica de los bosques secos, reduciendo la fecundidad e incrementando la mortalidad de árboles (Schnitzer y Bongers 2002).

Para la zona del *Pacífico Ecuatorial* no se ha encontrado información relevante de los procesos de regeneración, siendo necesario estudiar los procesos que controlan el desarrollo y establecimiento de las plántulas.

Factores que afectan a la distribución espacial de la vegetación a escalas locales

Los patrones espaciales y los mecanismos potenciales asociados a la existencia de patrones no-aleatorios de distribución de especies a escala pequeña han sido poco estudiados en los BTES (Balvanera et al. 2011). A dichas escalas, se ha observado en varios casos que la disponibilidad de agua restringe los patrones de distribución de muchas especies y, en consecuencia, filtran las especies que forman la comunidad a escalas locales (Balvanera et al. 2011). A pesar de la existencia de esta correlación entre la distribución de especies y la disponibilidad de agua, a escalas regionales muchos autores no han encontrado relaciones significativas entre la diversidad y la disponibilidad de agua en los BTES (Gentry 1995; Trejo y Dirzo

2002), y en algunos casos se ha encontrado una correlación negativa, de manera que altos niveles de diversidad están asociados a sitios con mayor sequía climática (Espinosa et al. 2011). En este sentido, la existencia de interacciones positivas planta-planta podrían estar incrementando la riqueza de especies a nivel local en las zonas más secas.

Se ha demostrado también la existencia de gradientes de diversidad asociados a la altitud, al menos a escalas regionales (Trejo y Dirzo 2002; Espinosa et al. 2011). Dado que es habitual que la altitud esté correlacionada con otros factores ambientales como la temperatura y la humedad (Pausas y Austin 2001; Korner 2003), no es sencillo entender en todo su alcance esta relación. Se ha visto en algunos gradientes altitudinales que la sustitución de especies es más drástica de lo esperado y no gradual, tal como se ha descrito en los ecosistemas de bosques húmedos (Rodal et al. 2008), lo cual sugiere que otros factores, más allá de los estrictamente climáticos, están controlando la estructura y la composición florística a escalas locales en los BTES.

Varios estudios han mostrado también la importancia de la variación topográfica en la distribución de plantas en los BTES (Balvanera y Aguirre 2006; Alvarez-Yepiz et al. 2008; Espinosa et al. 2011). Las variaciones topográficas juegan un papel fundamental en el mantenimiento de la diversidad en los ecosistemas secos al generar diferentes hábitats que favorecen a distintas especies (Segura et al. 2003; White y Hood 2004). Los efectos de la topografía están asociados a la generación de heterogeneidad a pequeña escala, ligada en última instancia a la disponibilidad de agua y nutrientes; así, las zonas con mayor pendiente poseen menor disponibilidad de agua, luz y una capa de suelo menos profunda, lo que permite explicar por qué a escalas locales la diversidad se reduce con el aumento de la pendiente (ej. Linares-Palomino et al. 2010; Espinosa et al. 2011). En cualquier caso, es necesario indicar que estos trabajos se han restringido a la evaluación del efecto de la topografía, pero está poco claro qué factores asociados a esta son los que realmente estarían provocando la variación de la diversidad. Las relaciones entre la pendiente y la altitud con la diversidad de los BTES han mostrado ser significativas en algunos casos, mostrando respuestas diferenciadas de los atributos de la vegetación a la heterogeneidad ambiental a lo largo de pequeños gradientes altitudinales y orientaciones contrastadas (Gallardo-Cruz et al. 2009).

Los resultados que se han obtenido en los estudios de los bosques de la región *Pacífico Ecuatorial* muestran que la distribución a niveles regionales seguiría patrones similares a los encontrados en otros BTES. Sin embargo, a escalas más pequeñas aún no se han explorado los patrones de distribución y el efecto de las interacciones bióticas (C.I. Espinosa comunicación personal).

Conclusiones e implicaciones para la conservación

En el Neotrópico, varios estudios han permitido constatar el grave estado de conservación de los BTES como consecuencia de la alta presión antrópica y de la existencia de procesos de deforestación extremadamente acelerados (Janzen 1988; Best y Kessler 1995; López y Zambrana-Torrelío 2005; Fajardo et al. 2005; Miles et al. 2006). La pérdida de cobertura natural en los BTES a nivel mundial se encuentra situada alrededor de 48% para el área originalmente ocupada por este ecosistema (Hoekstra et al. 2005), mientras que en algunos países del Neotrópico los valores totales podrían ser incluso mayores: en algunos núcleos podría alcanzar 66%, y, lo que es más grave, las tasas anuales de deforestación podrían situarse entre 2 y 4.6%, lo que condicionaría enormemente su persistencia en muchos lugares (Sanchez-Azofeifa y Portillo-Quintero 2011). El principal impulsor del cambio y la destrucción en los BTES es la expansión de la frontera agrícola, ya que en muchas ocasiones estos bosques están ubicados en áreas con excelentes suelos para la agricultura, y la expansión de la ganadería (Kalacska et al. 2005). Por otro lado, estos bosques poseen recursos madereros importantes, lo que ha ocasionado la pérdida de cobertura forestal y la desaparición de algunos de sus elementos florísticos de carácter arbóreo más característicos (Sánchez et al. 2006; Sanchez-Azofeifa y Portillo-Quintero 2011).

Aunque los análisis florísticos de todos los BTES en el Neotrópico es incompleto, resulta evidente que en ellos se alberga una gran diversidad de especies vegetales (Lott et al. 1987; Gentry 1995) y poseen una concentración de endemismos que se encuentra entre las más altas de los trópicos (Davis et al. 1997), siempre entendiendo que, en términos absolutos, los bosques lluviosos albergan una mayor diversidad de especies leñosas. Esta alta diversidad y nivel de endemidad contrasta, sin embargo, con el grave estado de conservación en el que se encuentran la mayoría de los BTES. Desafortunadamente, el conocimiento de los mecanismos potencialmente implicados en el mantenimiento de esta diversidad distan mucho de ser completamente conocidos (Balvanera et al. 2011). Hasta ahora se ha podido evidenciar cómo ciertos factores abióticos estarían condicionando la distribución de las especies y generando patrones de riqueza a diferentes escalas espaciales, pero aún se sabe muy poco sobre la influencia que las interacciones bióticas tienen en la estructuración de la comunidad y en la organización de los ensamblajes locales de especies. Las variables topográficas juegan un papel importante en la generación de microhábitats que diversificarían los existentes y, en alguna medida, podrían ayudar a mantener los valores relativamente elevados de diversidad de los BTES. En este sentido, el efecto topográfico sería en realidad una respuesta a variaciones a pequeña escala en otros factores críticos, como nutrientes o disponibilidad de agua entre otras, siendo necesario explorar mejor cómo estas variables afectan a la vegetación. Por otro lado, los procesos de regeneración y dinámica de estos bosques han sido también poco estudiados, lo cual resulta extraordinariamente llamativo si comparamos con lo mucho que se sabe sobre los sistemas semiáridos y sobre bosques húmedos tropicales, las dos formaciones que flanquean ambientalmente los

BTES. Este desconocimiento probablemente alcanza su máxima expresión en los BTES situados en las latitudes ecuatoriales y especialmente en los BTES ecuatoriano-peruanos.

Como se puede constatar la situación de los BTES es preocupante, debido al restringido conocimiento que tenemos de su funcionamiento, así como a sus severos problemas de conservación. Un problema añadido tiene que ver con la escasa percepción de valor que para las comunidades locales tienen estos bosques. Como consecuencia de ello los BTES están muy pobremente representados dentro de los sistemas de conservación estatales de los países neotropicales, lo cual aumenta el riesgo de pérdida y no garantiza su conservación a largo plazo.

En los Andes de Ecuador y Perú las tierras secas bajas y las formaciones vegetales andinas por lo general están poco representadas en los sistemas de áreas protegidas (Linares-Palomino et al. 2010). En la región del *Pacífico Ecuatorial* hay 16 áreas protegidas que contienen ecosistemas secos; sin embargo, la representatividad de este ecosistema en cada una de estas áreas es variable y en general poco importante. Según cálculos de Linares-Palomino et al. (2010), la verdadera extensión de los BTES protegida en la región se acerca probablemente a 2500 km², lo que representa aproximadamente 5% de los de 55 000 km² de BTES que quedan en la región. Es importante destacar que muchas de las áreas de bosque seco que están protegidas o que quedan como remanentes soportan una fuerte presión antrópica y normalmente corresponden a áreas con niveles altos de intervención antrópica (Aguirre y Kvist 2005). La baja representatividad en cuanto al área conservada representa un grave riesgo, ya que estos bosques presentan una diversidad elevada, mantenida por la heterogeneidad ambiental y por los gradientes altitudinales en la región (Linares-Palomino y Ponce Alvarez 2005; Aguirre et al. 2006a; Espinosa et al. 2011).

Finalmente, los BTES de la región *Pacífico Ecuatorial* han sido estudiados significativamente en cuanto a su composición florística, sobre todo en lo referente a especies leñosas; sin embargo, queda mucho por estudiar en relación con los componentes arbustivos y herbáceos. A pesar de que los BTES del *Pacífico Ecuatorial* representan un hábitat interesante y un refugio para una diversidad única, estos no han sido protegidos eficientemente, contándose con un porcentaje reducido de áreas conservadas y que normalmente corresponden a hábitats de formaciones secundarias. Esto, sumado a la fuerte presión que soportan estos bosques, convierte a los BTES del *Pacífico Ecuatorial* en un área prioritaria de investigación y un objetivo fundamental de conservación a nivel mundial.

Agradecimientos

El presente trabajo se ha realizado gracias a la financiación de los Proyectos A/024796/09 y A/030244/10 de la Agencia Española de Cooperación Internacional para el Desarrollo. Además gracias al aporte de la Beca de doctorado SENESCYT 2008-2.

Referencias

- Aguirre, Z., Kvist, L.P., Sanchez, O. 2006a. Bosques secos en Ecuador y su diversidad. En: Morales, M. R., Øllgaard, B., Kvist, L.P., Borchsenius, F., Balslev, H. (eds.). *Botánica Económica de los Andes Centrales*. pp.:162-187, Universidad Mayor de San Andrés, La Paz, Bolivia.
- Aguirre, Z., Linares-Palomino, R., Kvist, L.P. 2006b. Especies leñosas y formaciones vegetales en los bosques estacionalmente secos de Ecuador y Perú. *Arnaldoa* 13:324-350.
- Aguirre, Z., Kvist, L.P. 2005. Floristic composition and conservation status of the dry forests in Ecuador. *Lyonia* 8:41 - 67.
- Álvarez-Yepiz, J.C., Martínez-Yrizar, A. Búrquez, A. Lindquist, C. 2008. Variation in vegetation structure and soil properties related to land use history of old-growth and secondary tropical dry forests in northwestern Mexico. *Forest Ecology and Management* 256:355-366.
- Balvanera, P. 2012. Los servicios ecosistémicos que ofrecen los bosques tropicales. *Ecosistemas* 21(1): 136-147.
- Balvanera, P., Quijas, S., Pérez-Jiménez, A. 2011. Distribution Patterns of Tropical Dry Forest Trees Along a Mesoscale Water Availability Gradient. *Biotropica* 43:414-422.
- Balvanera, P., Aguirre, E. 2006. Tree diversity, environmental heterogeneity, and productivity in a Mexican tropical dry forest. *Biotropica* 38:479-491.

- Best, B.J., Kessler, M. 1995. *Biodiversity and Conservation in Tumbesian Ecuador and Peru*. Pp.: 218 BirdLife I. BirdLife International, Wellbrook Court, Girton Road, Cambridge CB3 0NA, U.K.
- Blain, D., Kellman, M. 1991. The Effect of Water-Supply on Tree Seed-Germination and Seedling Survival in a Tropical Seasonal Forest in Veracruz, Mexico. *Journal of Tropical Ecology* 7:69-83.
- Bullock, S.H., Mooney, H.A., Medina, E. 1995. *Seasonally Dry Tropical Forests*. pp. 450. Cambridge University Press, New York. USA.
- Campo, J., Jaramillo, V.J., Maass, J.M. 1998. Pulses of soil phosphorus availability in a Mexican tropical dry forest: effects of seasonality and level of wetting. *Oecologia* 115:167-172.
- Ceccon, E., Huante, P., Rincón, E. 2006. Abiotic Factors Regeneration Influencing Tropical Dry. *Brazilian Archives of Biology and Technology* 49:305-312.
- Ceccon, E., Sánchez, S., Campo-Alves, J. 2004. Tree seedling dynamics in two abandoned tropical dry forests of differing successional status in Yucatán, Mexico: a field experiment with N and P fertilization. *Plant Ecology* 170:12-26.
- Davis S, Heywood, V.H., Hamilton, A.C. 1997. *Centres of plant diversity, vol 3: the Americas*. IUCN, Gland.
- Dinerstein, E; Olson, DM; Graham, DJ; Webster, AL; Primm, SA; Bookbinder, MP; Ledec, G. 1995. *A Conservation Assessment of the Terrestrial Ecoregions of Latin America and the Caribbean*. The World Bank, Washington, DC., USA.
- Dirzo, R., Young, H.S., Mooney, H.A., Ceballos, G. 2011. *Seasonally Dry Tropical Forests ecology and conservation*. Island Press, Washington, DC 20009, USA.
- Espinosa, C. I., Cabrera, O., Escudero, A., Luzuriaga, A. 2011. What Factors Affect Diversity and Species Composition of Endangered Tumbesian Dry Forests in Southern Ecuador. *Biotropica* 43:15-22.
- Fajardo, L., Gonzalez, V., Nassar, J.M., Lacabana, P., Portillo Q, C.A., Carrasquel, F., Rodriguez, J.P. 2005. Tropical Dry Forests of Venezuela: Characterization and Current Conservation Status. *Biotropica* 37:531-546.
- Furley, P.A., Ratter, J.A. 1988. Soil resources and plant communities of the central Brazilian cerrado and their development. *Journal of Biogeography* 15:97-108.
- Gallardo-Cruz, J. A., Pérez-García, E.A., Meave, J.A. 2009. Diversity and vegetation structure as influenced by slope aspect and altitude in a seasonally dry tropical landscape. *Landscape Ecology* 24:473-482.
- Gentry, A.H. 1982. Patterns of Neotropical plant species diversity. *Evolutionary Biology* 15:1-84.
- Gentry, A. 1995. Diversity and floristic composition of neotropical dry forests. En: Bullock, S.H., Mooney, H.A., Medina, E. (eds.). *Seasonally Dry Tropical Forests*. pp. Pages 146-194. Cambridge University Press, Cambridge, UK.
- Gotsch, S. G., Powers, J.S., Lerda, M.T. 2010. Leaf traits and water relations of 12 evergreen species in Costa Rican wet and dry forests: patterns of intra-specific variation across forests and seasons. *Plant Ecology* 211:133-146.
- Hoekstra, J.M., Boucher, T.M., Ricketts, T.H., Roberts, C. 2005. Confronting a biome crisis: global disparities of habitat loss and protection. *Ecology Letters* 8:23-29.
- Janzen, D.H. 1967. Synchronization of sexual reproduction of trees within the dry season in Central America. *Evolution* 21:620-637.
- Janzen, D.H. 1988. Tropical Dry Forest the most endangered major tropical Ecosystem. En: Wilson, E.O. (ed.), *Biodiversity*, pp. 130-137. National Academy Press, Washington DC, USA.
- Jara-Guerrero, A., Méndez, M., de la Cruz, M. 2011. Seed Dispersal Spectrum of Woody Species in South Ecuadorian Dry Forests : Environmental Correlates and the Effect of Considering Species Abundance. *Biotropica*: 43:722-730.

- Justiniano, M.J., Fredericksen, T.S. 2000. Phenology of Tree Species in Bolivian Dry Forests. *Biotropica* 32:276-281.
- Kalacska, M.E.R., Sanchez-Azofeifa, G.A., Calvo-Alvarado, J.C., Rivard, B., Quesada, M. 2005. Effects of Season and Successional Stage on Leaf Area Index and Spectral Vegetation Indices in Three Mesoamerican Tropical Dry Forests. *Biotropica* 37:486-496.
- Kauffman, J.B. 1991. Survival by sprouting following fire in tropical forests of the eastern Amazon. *Biotropica* 23:219-224.
- Koop, H. 1987. Vegetative reproduction of trees in some European natural forests. *Vegetatio* 72:103-110.
- Korner, C. 2003. Limitation and stress - always or never? *Journal of Vegetable Science* 14:141-143.
- Leal-Pinedo, J.M., Linares-Palomino, R. 2005. The dry forests of the Biosphere Reserve of Northwestern (Peru): Tree diversity and conservation status. *Caldasia* 27:195-211.
- Lieberman, D., Li, M. 1992. Seedling recruitment patterns in a tropical dry forest in Ghana. *Journal of Vegetable Science* 3:375-382.
- Lima, a.L.a., Rodal, M J.N. 2010. Phenology and wood density of plants growing in the semi-arid region of northeastern Brazil. *Journal of Arid Environments* 74:1363-1373.
- Linares-Palomino, R., Kvist, L.P., Aguirre-Mendoza, Z., Gonzales-Inca, C. 2010. Diversity and endemism of woody plant species in the Equatorial Pacific seasonally dry forests. *Biodiversity and Conservation* 19:169-185.
- Linares-Palomino, R., Oliveira-Filho, A.T., Pennington, R.T. 2011. Neotropical Seasonally Dry Forests: Diversity, Endemism and Biogeography of Woody Plants. En: Dirzo, R., Mooney, H., Ceballos, G., Young, H. (eds.). *Seasonally Dry Tropical Forests: Ecology and Conservation*, pp. 3-21. Island Press. Washington, DC 20009, USA.
- Linares-Palomino, R., Ponce Alvarez, S. 2005. Tree community patterns in seasonally dry tropical forests in the Cerros de Amotape Cordillera, Tumbes, Peru. *Forest Ecology and Management* 209:261-272.
- Lott, E.J., Bullock, S.H. Solis-Magallanes, J.A. 1987. Floristic Diversity and Structure of Upland and Arroyo Forests of Coastal Jalisco. *Biotropica* 19:228-235.
- López, R.P., Alcázar, D.L., Macía, M.J. 2006. The arid and dry plant formations of South America and their floristic connections: new data, new interpretation? *Darwiniana* 44:18-31.
- López, R. P., Zambrana-Torrel, C. 2005. Representation of Andean Dry Ecoregions in the Protected Areas of Bolivia: The Situation in Relation to the New Phytogeographical Findings. *Biodiversity and Conservation* 15:2163-2175.
- Maass, M., Burgos, A. 2011. Water Dynamics at the Ecosystem Level in Seasonally Dry Tropical Forests. En: Dirzo, R., Mooney, H., Ceballos, G., Young, H. (eds.). *Seasonally Dry Tropical Forests: Ecology and Conservation*, pp. 141-156. Island Press. Washington, DC 20009, USA.
- Maestre, F.T., Puche, M.D. Guerrero C., Escudero, A. 2011. Shrub encroachment does not reduce the activity of some soil enzymes in Mediterranean semiarid grasslands. *Soil Biology and Biochemistry* 43: 1746-174
- Martínez-Yrizar, A., Sarukhán, J., Pérez-Jiménez, A., Rincón, E., Maass, J.M., Solís-Magallanes, A., Cervantes, L. 1992. Aboveground Phytomass of a Tropical Deciduous Forest on the Coast of Jalisco, Mexico. *Journal of Tropical Ecology* 8:87-96.
- Mayle, F.E. 2004. Assessment of the Neotropical dry forest refugia hypothesis in the light of palaeoecological data and vegetation model simulations. *Journal of Quaternary Science* 19:713-720.
- McLaren, K.P., McDonald, M.A. 2005. Seasonal Patterns of Flowering and Fruiting in a Dry Tropical Forest in Jamaica. *Biotropica* 37:584-590.
- Meira Arruda, D., D. Oliveira Brandão, D., Vieira Costa, F., Soares Tolentino, G., Duque Brasil, R., D Ângelo, S., Ferreira Nunes, Y.R. 2011. Structural Aspects and Floristic Similarity Among Tropical Dry Forest Fragments with Different Management Histories. *Revista Árvore* 35:131-142.

- Miles, L., Newton, A.C., DeFries, R., Ravilious, C., May, I., Blyth, S., Kapos, V., Gordon, J.E. 2006. A global overview of the conservation status of tropical dry forests. *Journal of Biogeography* 491-505.
- Miller, P.M., Kauffman, J.B. 1998. Seedling and Sprout Response to Slash-and-Burn Agriculture in a Tropical Deciduous Forest. *Biotropica* 30:538-546.
- Mittermeier, R. A., Gil, P.R, Hoffman, M., Pilgrim, J., Brooks, T., Mittermeier, J. Lamoreux, C.G., Da Fonseca, and G.A.B. 2005. *Hotspots revisited: Earth's biologically richest and most endangered terrestrial ecoregions*. pp 431. CEMEX, México D.C. México.
- Mooney, H.A., Fuentes, E.R., Kronberg, B.I. 1993. *Earth System Response to Global Change*. Academic Press. San Diego, USA.
- Murphy, P. G., Lugo, A.E. 1986. Ecology of Tropical Dry Forest. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* 17:67-88.
- Murphy, P. G., Lugo, A.E. 1995. Dry forests of Central America and the Caribbean. En: Bullock, S.H., Mooney, H.A., Medina, E. (eds.). *Seasonally Dry Tropical Forests*, pp 9-34, Cambridge University Press, New York. USA.
- Negrelle, R.R.B. 1995. Sprouting after uprooting of canopy trees in the Atlantic rain forest of Brazil. *Biotropica* 27:448-454.
- Pausas, J.G., Austin, M.P. 2001. Patterns of plant species richness in relation to different environments: an appraisal. *Journal of Vegetable Science* 12:153-166.
- Pausas J.G., Bradstock R.A. 2007. Fire persistence traits of plants along a productivity and disturbance gradient in Mediterranean shrublands of south-east Australia. *Global Ecology and Biogeography* 16:330-340
- Pennington, R.T., Lavin, M., Prado, D.E., Pendry, C.A., Pell, S.K., Butterworth, C. 2004. Historical climate change and speciation: neotropical seasonally dry forest plants show patterns of both tertiary and quaternary diversification. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences* 359:515-37
- Pennington, R.T., Prado, D.E., Pendry, C.A. 2000. Neotropical seasonally dry forests and Quaternary vegetation changes. *Journal of Biogeography* 27:261-273.
- Peralvo, M., Sierra, R., Kenneth, R., Ulloa, C. 2007. Identification of Biodiversity Conservation Priorities using Predictive Modeling: An Application for the Equatorial Pacific Region of South America. *Biodiversity and Conservation* 16(9):2649-2675.
- Pérez-García, E.A., Meave, J.A., Villaseñor, J.L., Gallardo-Cruz, J.A., 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.
- Powers, J.S., Becknell, J.M., Irving, J., Pérez-Aviles, D. 2009. Diversity and structure of regenerating tropical dry forests in Costa Rica: Geographic patterns and environmental drivers. *Forest Ecology and Management* 258:959-970.
- Prado, D.E., Gibbs, P.E. 1993. Patterns of Species Distributions in the Dry Seasonal Forests of South America. *Annals of the Missouri Botanical Garden* 80:902-927.
- Rico-Gray, V., García-Franco, J.G. 1992. Vegetation and soil seed bank of successional stages in tropical lowland deciduous forest. *Journal of Vegetable Science* 3:617-624. Doi.: 10.2307/3235828.
- Rodal, M.J.N., Barbosa, M.R.V., Thomas, W.W. 2008. Do the seasonal forests in northeastern Brazil represent a single floristic unit? *Brazilian Journal of Biology* 68:467-75
- Rodríguez, J. V., Salaman, P., Jørgensen, P., Consiglio, T., Suárez, L., Arjona, F., Bensted-Smith, R. 2004. Tumbes-Choco-Magdalena. En: Mittermeier, R.A., Robles Gil, P., Hoffmann, M., Pilgrim, J., Brooks, T., Goettsch Mittermeier, C., Lamoreux, J., Da Fonseca, G.A.B. (eds.), *Hotspots Revisited: Earth's Biologically Richest and Most Endangered Terrestrial Ecoregions*, pp. 80-84. Conservation International CEMEX S.A. México D.F. México.

- Roy, S., Singh J.S. 1995. Seasonal and Spatial Dynamics of Plant-Available N and P Pools and N-Mineralization in Relation to Fine Roots in a Dry Tropical Forest Habitat. *Soil Biology and Biochemistry* 27:33-40.
- Ruthenberg, H. 1980. *Farming systems in the tropics*. p. 424. Oxford University Press., New York. USA.
- Sampaio, E. 1995. Overview of the Brazilian caatinga En: Bullock, S.H., Mooney, H.A., Medina, E. (eds.). *Seasonally Dry Tropical Forests*, pp. 35-63, Cambridge University Press, New York. USA.
- Sanchez, O., Aguirre, Z., Kvist, L.P. 2006. Timber and non-timber uses of dry forests in Loja Province. *Lyonia* 10:73- 82.
- Sanchez-Azofeifa, G.A., Quesada, M., Rodriguez, J.P., Nassar, J.M., Stoner, K.E., Castillo, A., Garvin, T., Zent, E.L., Calvo-Alvarado, J.C., Kalacska, M.E.R., Fajardo, J. L., Gamon, J.A., Cuevas-Reyes, P. 2005. Research Priorities for Neotropical Dry Forests. *Biotropica* 37:477-485.
- Sanchez-Azofeifa, G. A., Portillo-Quintero, C. 2011. Extent and Drivers of Change of Neotropical Seasonally Dry Tropical Forests. En: Dirzo, R., Mooney, H., Ceballos, G., Young, H. (eds.). *Seasonally Dry Tropical Forests: Ecology and Conservation*, pp. 45-57. Island Press. Washington, DC 20009, USA.
- Santiago-Valentin, E., Olmstead, R.G. 2004. Historical Biogeography of Caribbean Plants: Introduction to Current Knowledge and Possibilities from a Phylogenetic Perspective. *Taxon* 53:299
- Schnitzer, S. A., Bongers, F. 2002. The ecology of lianas and their role in forests. *Trends in Ecology and Evolution* 17:223–230.
- Segura, G., Balvanera, P., Durán, E., Pérez, A. 2003. Tree community structure and stem mortality along a water availability gradient in a Mexican tropical dry forest. *Plant Ecology* 169:259-271.
- Sierra, R. 1999. *Propuesta Preliminar de un Sistema de Clasificación de Vegetación para el Ecuador Continental*. Proyecto INEFAN/GEF-BIRF y EcoCiencia, Quito. Ecuador. Disponible en: http://es.scribd.com/luismiguel_fr8999/d/15792412-Vegetacion-Sierra
- Skoglund, J. 1992. The role of seed banks in vegetation dynamics and restoration of dry tropical ecosystems. *Journal of Vegetable Science* 3:357-360.
- Swaine, M.D. 1992. Characteristics of dry forest in West Africa and the influence of fire. *Journal of Vegetable Science* 3:365-374.
- Trejo, I., Dirzo, R 2002. Floristic diversity of Mexican seasonally dry tropical forests. *Biodiversity and Conservation* 11:2063-2084.
- Vieira, D., Lima, V., Sevilha, A., Scariotm, A. 2008. Consequences of dry-season seed dispersal on seedling establishment of dry forest trees: Should we store seeds until the rains? *Forest Ecology and Management* 256:471-481.
- White, D. A., Hood, C.S. 2004. Vegetation patterns and environmental gradients in tropical dry forests of the northern Yucatan Peninsula. *Journal of Vegetable Science* 15:151-160.