



**ESTRUCTURA DE LA COMUNIDAD DE REGENERACIÓN DE
AVANZADA ASOCIADA A UN MOSAICO DE VEGETACIÓN EN EL
TRÓPICO SECO DE VERACRUZ**

TESIS QUE PRESENTA LA BIÓL. NATALIA MESA SIERRA
PARA OBTENER EL GRADO DE MAESTRA EN CIENCIAS

Xalapa, Veracruz, México 2013

Aprobación final del documento de tesis de grado:

"Estructura de la comunidad de regeneración de avanzada asociada a un mosaico de vegetación en el trópico seco de Veracruz"

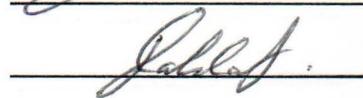
Director Dr. Francisco Javier Laborde Dovalí

Comité Tutorial Dra. Fabiola López Barrera

Dra. Irene Sánchez Gallen

Jurado Dra. Mariana Tarín Toledo Aceves

Dra. Claudia Álvarez Aquino





INECOL
INSTITUTO DE ECOLOGÍA, A.C.

DECLARACIÓN

Aprobación final del documento de tesis de grado:

"Estructura de la comunidad de regeneración de avanzada asociada a un mosaico de vegetación en el trópico seco de Veracruz"

Director Dr. Francisco Javier Laborde Dovalí

Comité Tutorial Dra. Fabiola López Barrera

Dra. Irene Sánchez Gallen

Irene Sánchez Gallen

Jurado Dra. Mariana Tarín Toledo Aceves

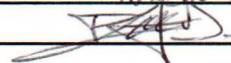
Dra. Claudia Álvarez Aquino

DECLARACIÓN

Excepto cuando es explícitamente indicado en el texto, el trabajo de investigación contenido en esta tesis fue efectuado por Natalia Mesa Sierra como estudiante de la carrera de Maestra en Ciencias entre septiembre de 2011 y septiembre de 2013, bajo la supervisión del Dr. Francisco Javier Laborde Dovalí.

Las investigaciones reportadas en esta tesis no han sido utilizadas anteriormente para obtener otros grados académicos, ni serán utilizadas para tales fines en el futuro.

Candidato: Bió. Natalia Mesa Sierra
Director de tesis: Dr. Francisco Javier Laborde Dovalí

Natalia Mesa S.


AGRADECIMIENTOS

A CONACyT por otorgarme la beca, gracias a la cual me fue posible realizar mis estudios de Maestría. Igualmente por financiar el proyecto (CB2010/152457) dirigido por el Dr. Laborde, dentro del cual se encuentra enmarcado este trabajo.

Al Instituto de Ecología, A.C. por permitirme hacer parte de su posgrado y todo el apoyo que me brindaron durante los dos años de mi maestría.

A mi director de tesis el Dr. Francisco Javier Laborde Dovalí, por su voto de confianza, su orientación académica y su constante apoyo en este proceso.

A los miembros de mi comité tutorial, la Dra. Irene Sánchez Gallen y la Dra. Fabiola López Barrera por sus comentarios y sugerencias que permitieron dar cumplimiento a todos los objetivos de este proyecto.

A los miembros del jurado, la Dra. Claudia Álvarez Aquino y la Dra. Tarín Toledo Aceves, por la revisión del documento y sus comentarios sobre este trabajo.

Al eco-guía David Díaz Romero que me acompañó a campo y gracias a su invaluable ayuda se logró identificar la mayoría de los individuos registrados y culminar la fase de campo.

Al Dr. Gonzalo Castillo Campos por su colaboración para la identificación y rectificación de las especies reconocidas en campo.

A las personas que me ayudaron en este proceso tanto académicamente como en lo personal y me hicieron mucho más fácil todo este proceso Camilo Peña, John Aristizabal, Brenda Díaz, Daniela Martínez, Laura Pinillos y Andrés Morales.

Finalmente a mi familia, que desde la distancia siempre estuvieron conmigo.

*A mis padres,
por su amor y confianza
incondicional.*

*Por siempre enseñarme
la importancia de dar
el kilometro
adicional.*

ÍNDICE

LISTA DE CUADROS.....	8
LISTA DE FIGURAS.....	9
RESUMEN.....	13
1.- INTRODUCCIÓN.....	14
1. 1 Proceso de regeneración en selvas tropicales.....	15
1.1.1 Regeneración posterior a un evento natural.....	18
1.1.2 Regeneración posterior a un disturbio antropogénico.....	18
1.2 Comunidad de ‘regeneración de avanzada’.....	19
1.2.1 Definición de la comunidad.....	19
1.2.2 Limitaciones para el establecimiento de la regeneración avanzada.....	20
1.2.2.1 Limitación por dispersión.....	20
1.2.2.2 Limitación de nicho.....	21
1.3 Mosaico de vegetación.....	22
1.3.1 Historias de vida que predominan en cada uno de los elementos.....	22
1.3.1.1 Selva mediana sub-caducifolia.....	23
1.3.1.2 Matorral sobre duna.....	23
1.3.1.3 Acahual.....	24
2.- ANTECEDENTES.....	25
2.1 Estudios de la comunidad de ‘regeneración de avanzada’ en ecosistemas tropicales mexicanos.....	25
2.2 Importancia del estudio de la ‘regeneración de avanzada’ para el desarrollo de planes de conservación y restauración.....	26
3.- OBJETIVOS.....	28
4.- HIPÓTESIS.....	29
5.- SITIO DE ESTUDIO.....	30
5.1 Área de estudio.....	30
5.2 Descripción de los hábitats seleccionados para el estudio	32
6.- MATERIALES Y MÉTODOS.....	36
6.1 Sujeto de estudio.....	36

6.2 Fase de campo.....	36
6.2.1 Registro de la comunidad de regeneración de avanzada.....	36
6.2.2 Registro de variables micro-ambientales	41
6.2.3 Registro de la vegetación leñosa adulta.....	43
6.3 Análisis de datos.....	43
6.3.1 Descripción de la comunidad de regeneración de avanzada.....	43
6.3.2 Descripción de la variación micro-ambiental y la comunidad de adultos.....	44
6.3.3 Relación de la comunidad de ‘regeneración de avanzada’ con la comunidad adulta leñosa.....	44
6.3.4 Análisis multivariados.....	45
6.4 Análisis de la nucleación del matorral.....	45
7.- RESULTADOS.....	47
7.1 Riqueza por hábitat.....	48
7.2 Composición florística por hábitat.....	50
7.3 Relaciones florísticas de la ‘regeneración de avanzada’ entre hábitats.....	55
7.4 Descripción al interior de cada hábitat y entre hábitats.....	56
7.4.1 Variación intra- e inter- parcela de la riqueza.....	56
7.4.2 Variación intra- e inter- parcela para la abundancia por cuadro	57
7.5 Caracterización micro-ambiental y de la vegetación adulta.....	59
7.5.1 Pendiente del terreno.....	59
7.5.2 Ambiente lumínico	60
7.5.3 Coberturas del suelo en el sotobosque.....	65
7.5.4 Vegetación forestal adulta.....	66
7.5.4.1 Estructura de la comunidad adulta.....	67
7.6 Relación de la composición de la comunidad de ‘regeneración de avanzada’ con las variables micro-ambientales y la comunidad de adultos.....	69
7.7 Relaciones florísticas entre la comunidad de adultos y la ‘regeneración de avanzada’ de cada uno de los hábitats	75
7.8 Nucleación en el matorral.....	75

8.- DISCUSIÓN.....	78
8.1 Descripción general del paisaje.....	78
8.1.1 Abundancia por hábitat.....	78
8.1.2 Riqueza por hábitat.....	79
8.1.3 Composición florística por hábitat.....	81
8.1.4 Relaciones florísticas de la ‘regeneración de avanzada’ entre hábitats.....	83
8.2 Descripción al interior de cada hábitat.....	84
8.3 Relación de la composición de la comunidad de ‘regeneración de avanzada’ con las variables micro-ambientales y la comunidad de adultos.....	88
8.4 Relaciones florísticas entre la comunidad de adultos y la ‘regeneración de avanzada’.....	89
8.5 Nucleación en el matorral.....	91
9.- CONCLUSIONES.....	93
10.- LITERATURA DE REFERENCIA	95
11.- ANEXOS.....	105

LISTA DE CUADROS

Cuadro 1. Número de especies y de individuos registrados en la ‘regeneración de avanzada’, mostrando las formas de crecimiento, tipología sucesional y familias más representativas para cada uno de los hábitats de estudio.....	39
Cuadro 2. Número de individuos en cada sitio y nivel taxonómico al que fueron identificados. Donde se desglosa en cada sitio cuantos no pudieron ser identificados (N/I) y los que fueron identificados hasta nivel de familia, género y especie.....	40
Cuadro 3. Número de individuos y frecuencia de aparición en los cuadros de cada hábitat (n = 30) de las 95 especies registradas. Área Basal (cm ²) total e Índice de Valor de Importancia (IVI) total para cada especie.....	41
Cuadro 4. Porcentajes de disimilitud florística entre los hábitats estudiados según los índices de Morisita y Jaccard.....	45
Cuadro 5. Riquezas promedio de cada hábitat (con desviación estándar). Los valores con letra distinta son significativamente diferentes, según la prueba de Tukey ($\alpha = 0.05$).....	46
Cuadro 6. Abundancias promedio (con desviación estándar) por cuadro (25 m ²) de cada hábitat. Los valores con letra diferente son significativamente diferentes, según la prueba de Tukey ($\alpha=0.05$).....	47
Cuadro 7. Número de especies y de individuos registrados de los adultos, mostrando las familias más representativas para cada uno de los hábitats de estudio.....	50
Cuadro 8. Valores de la correlación (Pearson) de las variables ambientales y de la comunidad de adultos con los ejes de ordenación. En negrita se resaltan los valores de las variables incluidas en el “biplot”.....	53

LISTA DE FIGURAS

Figura 1. Parcelas permanentes de 6 ha en cada uno de los hábitats de estudio. Imagen de Inegi (2007).....	1
Figura 2. Distribución de los puntos de muestreo en la parcela de selva (30 cuadros numerados del 1 al 30). Ver ubicación de esta parcela en Fig. 1.....	38
Figura 3. Distribución de los puntos de muestreo en la parcela de matorral (30 cuadros numerados del 31 al 60; los ubicados bajo la sombra de algún árbol o arbusto están subrayados – 14 –; y los otros corresponden a cuadros sin sombra – 16 –). Ver ubicación de la parcela en Fig. 1.....	39
Figura 4. Distribución de los puntos de muestreo en la parcela de acahual (30 cuadros, numerados del 61 al 90). Ver ubicación y orientación de la parcela en Fig. 1.....	40
Figura 5. Ejemplificación del marcaje de los individuos con cinchos de colores y la delimitación de los cuadros mediante estacas de PVC pintadas.....	42
Figura 6. Representación de los puntos en los cuales se tomaron los datos con el Digital Plant Canopy Imager CI-110 (fotografía digital con cámara con lente hemiesférico) para cada cuadro de 5 x 5 m.....	43
Figura 7. Representación de la acumulación de especies para cada uno de los tres sitios de estudio. Donde A) es Selva, B) Acahual y C) Matorral. La línea punteada en negrilla corresponde a la predicción de Chao para cada hábitat.....	50
Figura 8. Curvas de acumulación de especies por individuo de cada uno de los tres hábitats.....	51
Figura 9. Representación del rango-abundancia (escala logarítmica) de todas las morfoespecies para cada uno de los hábitats. Resaltándose en negrita el caso particular de <i>Brosimum alicastrum</i>	55

Figura 10. Representación del rango-abundancia (escala logarítmica) por hábitat de las 15 especies compartidas entre los tres sitios de estudio.....56

Figura 11. Variación de la riqueza por cuadro en cada uno de los tres sitios de estudio (n = 30 cuadros por sitio). Cada caja representa los dos cuartiles más cercanos a la mediana (línea horizontal que divide la caja), así como el cuartil superior y el inferior (bigotes). Se escriben con número los límites máximos y mínimos registrados en cada sitio. Igualmente están representados los cuadros con datos extremos (demasiado alejados de la mediana) y la riqueza promedio por cuadro para cada hábitat (cruz).....58

Figura 12. Abundancia por cuadro (i.e. número de individuos en 25 m²) en cada uno de los tres hábitats (n = 30 cuadros por sitio). Cada caja representa los dos cuartiles mas cercanos a la mediana (línea horizontal que divide la caja), así como el cuartil superior y el inferior (bigotes). Se escriben con número los límites máximos y mínimos registrados en cada sitio (n=30). Igualmente están representados los cuadros datos extremos (demasiado alejados de la mediana) y la abundancia promedio por cuadro para cada hábitat (cruz).....59

Figura 13. Clasificación de las unidades de muestreo para cada tipo de hábitat en las categorías de pendiente: Plano (1-13°), pendiente moderada (14-20°) y pendiente pronunciada (21-38°).....61

Figura 14. Cobertura del dosel de cada uno de los tres hábitats. Cada caja representa los dos cuartiles mas cercanos a la mediana (línea horizontal que divide la caja), así como el cuartil superior y el inferior (bigotes). Se escriben con número los límites máximos y mínimos registrados en cada sitio (n=30).....62

Figura 15. Variación del índice de área foliar (LAI, por sus siglas en inglés) en cada uno de los tres hábitats estudiados. Cada caja representa los dos cuartiles mas cercanos a la mediana (línea horizontal que divide la caja), así como el cuartil superior y el inferior

(bigotes). Se escriben con número los límites máximos y mínimos registrados en cada sitio (n=30 cuadros por hábitat).....	63
Figura 16. Representación del dosel para cada uno de los 30 cuadros de muestreo de la selva. En negrita se resaltan los cuadros con los datos de mayor (2 y 7) y menor (11 y 24) cobertura del dosel.....	64
Figura 17. Representación del dosel para cada uno de los 30 cuadros de muestreo de el acahual. En negrita se resaltan los cuadros con los datos de mayor (82 y 89) y menor (66 y 73) cobertura del dosel.....	65
Figura 18. Representación del dosel para cada uno de los 30 cuadros de muestreo de el matorral. En negrita se resaltan los cuadros con los datos de mayor (36 y 46) cobertura del dosel.....	65
Figura 19. Cobertura de pastos (A), herbáceas (B), suelo desnudo (C) y hojarasca (D) para cada uno de los tres hábitats. Se representan los límites máximos y mínimos registrados en cada sitio (n=30).....	67
Figura 20. Abundancia de la comunidad de adultos de cada uno de los tres hábitats. Cada caja representa los dos cuartiles mas cercanos a la mediana (línea horizontal que divide la caja), así como el cuartil superior y el inferior (bigotes). Se escriben con número los límites máximos y mínimos registrados en cada sitio (n=30).....	68
Figura 21. Riqueza por cuadro (100 m ²) de la comunidad de adultos de cada uno de los tres hábitats. Cada caja representa los dos cuartiles mas cercanos a la mediana (línea horizontal que divide la caja), así como el cuartil superior y el inferior (bigotes). Se escriben con número los límites máximos y mínimos registrados en cada sitio (n=30 cuadros por hábitat).....	69

Figura 22. Área basal por cuadro (100 m²) para la comunidad de adultos (individuos con DAP > 5cm) de cada uno de los tres hábitats. Cada caja representa los dos cuartiles mas cercanos a la mediana (línea horizontal que divide la caja), así como el cuartil superior y el inferior (bigotes). Se escriben con número los límites máximos y mínimos registrados en cada sitio (n=30 cuadros por hábitat).....70

Figura 23. Representación de la ordenación (PCA) de la composición de especies (cada eje con su porcentaje de explicación e la variación) y el “biplot” de las variables micro-ambientales con una correlación mayor o igual a 0.220 con las abundancias de los cuadros de muestreo (150 de aumento).....72

Figura 24. Abundancias y tendencias de las cuatro especies con mayor correlación con el eje de ordenación 1. Para cada especie se especifica su regresión lineal respecto a cada eje. El tamaño de los símbolos indica una mayor o menor abundancia.....75

Figura 25. Abundancias y tendencias de las cuatro especies con mayor correlación con el eje de ordenación 2. Para cada especie se especifica su regresión lineal respecto a cada eje. El tamaño de los símbolos indica una mayor o menor abundancia. No se incluyó *C. corymbosa* porque en la figura 23 se evidencia la relación con los dos ejes.....75

Figura 26. Promedio y desviación estándar de la abundancia (A), riqueza (B) y área basal (C) en los cuadros de sombra (n = 15) y abiertos del matorral (n = 15).....77

Resumen

Los ecosistemas tropicales se encuentran en constante transformación y pérdida de su vegetación primaria. Este cambio en la conformación de la vegetación lleva a continuos procesos de regeneración natural para recuperar la composición estructural y funcional de un sistema. Un elemento primordial de la regeneración es la denominada comunidad de ‘regeneración de avanzada’, la cual incluye a los individuos en estado inmaduro que han logrado germinar y establecerse (i.e. plántulas, brinzales y juveniles de especies leñosas). Se caracterizó la ‘regeneración de avanzada’ en tres hábitats contiguos en la estación biológica CICOLMA del INECOL, para lo cual se establecieron cuadros de 5x5m en 90 puntos al azar (30 en selva mediana sub-caducifolia, 30 en acahual de 17 años y 30 en matorral sobre duna costera) donde se midieron, identificaron y etiquetaron todos los individuos que superaban los 20 cm de altura con un diámetro de tallo menor a 5 cm. Se analizó la estructura y composición florística intra- e inter-parcelas de la ‘regeneración de avanzada’ y se relacionó con las condiciones micro-ambientales y la comunidad de plantas leñosas adultas.

Se etiquetaron un total de 3239 individuos en los 90 cuadros para un total de 2250 m² de superficie de muestreo. Se identificaron un total de 95 especies pertenecientes a 40 familias. *Brosimum alicastrum* se registró en los tres hábitats y fue la especie más abundante en la regeneración de avanzada, con un total de 1498 individuos. En el caso del acahual, aun cuando su comunidad de plantas adultas se encuentra dominada por especies secundarias, la comunidad de regeneración de avanzada da indicios de una sucesión encaminada a una vegetación característica de selva. Para el caso del matorral se evidenció una alta disimilitud (70%) entre su comunidad de adultos y su ‘regeneración de avanzada’, el proceso de nucleación esta facilitando la llegada de otras especies.

1. INTRODUCCIÓN

Los ecosistemas tropicales se encuentran en constante transformación y pérdida de su vegetación primaria. Esto puede estar dado por disturbios naturales como los huracanes o la dinámica de claros, así como por disturbios de origen antropogénico dados por la proliferación de actividades humanas de alto impacto e intensidad como la ganadería y la agricultura (Martínez-Ramos 1985, Capers *et al.* 2005, Martínez-Ramos y García-Orth 2007). Este cambio en la conformación de la vegetación lleva a continuos procesos de regeneración forestal. Estos procesos son los encargados de regresar la composición estructural y funcional de un sistema a un estado similar al que tenía antes del disturbio (Martínez-Ramos y García-Orth 2007). Un elemento primordial de la regeneración es la denominada ‘regeneración de avanzada’, comunidad que incluye a los individuos en estado inmaduro que han logrado germinar y establecerse (i.e. comunidad de plántulas, brinzales y juveniles de especies leñosas) (Vieira y Scariot 2006, Martínez-Ramos y García-Orth 2007). Esta comunidad puede entenderse como una medida de éxito del proceso de regeneración, pues los diferentes individuos han logrado superar diversas limitaciones para establecerse (Gerhardt y Hytteborn 1992, Norden *et al.* 2009).

Actualmente los diferentes paisajes en México presentan una composición heterogénea que reúne hábitats con diferentes características, diferentes orígenes y procesos de regeneración. Uno de estos ejemplos se observa en el mosaico de vegetación en “La Mancha” (Actopan, Veracruz). Este mosaico se encuentra compuesto por diferentes hábitats como selva mediana sub-caducifolia, dunas costeras, acahual, entre otros (Travieso-Bello y Campos 2006). Aun cuando se reconoce que existen procesos de regeneración en cada uno de ellos y una dinámica compleja, se desconoce de qué forma sus historias de vida han definido la regeneración en cada uno de estos hábitats y sus trayectorias sucesionales.

Por ello, surge la necesidad de estudiar la estructura y dinámica de la denominada ‘regeneración de avanzada’ y los procesos que determinan la estructura de toda la comunidad forestal. Se han reconocido dos filtros que catalizan la dinámica de regeneración de un paisaje, la limitación por dispersión de semillas y la limitación por la

disponibilidad de micrositios óptimos para el establecimiento (limitación por nicho; Norden *et al.* 2009a, Norden *et al.* 2009b). Para el caso particular del mosaico de ‘La Mancha’ se tiene una marcada limitación climática dada por la estacionalidad que se presenta en el sitio, la cual se caracteriza por una larga época de ‘secas’ (4-6 meses), lo cual representa un fuerte obstáculo para la germinación de semillas y el establecimiento de las plántulas. Sin embargo, se desconoce cómo este factor climático junto con otros factores (bióticos o abióticos) se encuentran interactuando con los diferentes elementos presentes en el mosaico para definir la comunidad de ‘regeneración de avanzada’.

Este trabajo tiene como objetivo caracterizar la ‘regeneración de avanzada’ en tres hábitats contiguos: selva mediana sub-caducifolia, achual y matorral sobre duna costera, incluidos en el Centro de Investigaciones Costeras La Mancha (CICOLMA) del Instituto de Ecología, A.C. (INECOL) (ver descripción en Métodos). Se analizó la estructura y composición florística intra- e inter-parcelas de la ‘regeneración de avanzada’ y se relacionó con las condiciones micro-ambientales y los atributos de la comunidad de plantas leñosas adultas. Esto permitió entender cuáles son los factores que tienen mayor o menor impacto en la dinámica de regeneración en este mosaico. Igualmente se realizó un primer acercamiento para entender la trayectoria sucesional potencial de cada hábitat estudiado. Asimismo, este trabajo al ser parte de un estudio a largo plazo; el proyecto “Estructura de la vegetación y dinámica de la regeneración forestal en un mosaico heterogéneo en el trópico seco del centro de Veracruz”, genera el primer paso (etiquetado, medición e identificación de individuos) o tiempo inicial que permitirá en un plazo de dos años y a futuro, estimar con precisión la supervivencia, crecimiento y reclutamiento de la ‘regeneración de avanzada’ en cada parcela y entender con mayor claridad la dinámica forestal del mosaico estudiado.

1. 1 Proceso de regeneración en selvas tropicales.

La regeneración es un proceso que ocurre de forma natural en los diferentes ecosistemas que han sufrido una pérdida o perturbación de su vegetación original (Chazdon *et al.* 2007, Almazón-Núñez *et al.* 2012). Este proceso consiste en la recuperación de las características funcionales y estructurales del sistema (Fonseca González y Morera Beita 2008, Janzen

2008, Almazón-Nuñez *et al.* 2012). Sin embargo, es importante resaltar que esta sucesión puede o no tener como resultado las condiciones originales del hábitat, pues se tienen numerosos elementos y factores involucrados que pueden variar en intensidad y frecuencia, generando cambios en la estructura y composición de especies que se establecen después del disturbio (Chazdon *et al.* 2007). A partir de esto se ha planteado que evaluar el establecimiento de plantas, en especial de los individuos inmaduros (comunidad ‘regeneración de avanzada’), después del disturbio permite entender la viabilidad de regeneración de un hábitat (Sánchez-Gallen *et al.* 2010).

Los diferentes elementos y procesos involucrados en la regeneración permiten diferenciar tres fases generales que se presentan en la regeneración forestal de las selvas tropicales posteriormente a un disturbio (Chazdon 2008, Hooper 2008). La primera fase se caracteriza por la dominancia de plantas herbáceas, trepadoras y arbustos (Chazdon 2008, Hooper 2008). En la primera década se presentan cambios drásticos pues se da el rápido crecimiento de las especies pioneras que ayudan a cerrar el dosel entre 5 a 10 años después del disturbio (van Breugel *et al.* 2007, Chazdon 2008, Hooper 2008). En esta fase la regeneración de especies leñosas se da gracias a la lluvia de semillas, al banco de semillas o al rebrote de tocones, raíces o restos que sobrevivieron al disturbio.

El cierre del dosel arbóreo es la señal de inicio de la segunda fase en la cual los árboles aumentan su área basal y altura, lo que lleva a una reducción de la luz en el sotobosque (van Breugel *et al.* 2007, Chazdon 2008, Hooper 2008). Esto trae como consecuencia un aumento de la mortalidad de plántulas y semillas de especies intolerantes a la sombra. Finalmente, en la tercera fase se da un intercambio gradual de las especies del dosel secundario o pionero por las especies sucesionales tardías y longevas que crecen lentamente desde el sotobosque, logrando que eventualmente estas últimas aumenten su dominancia (Chazdon 2008, Hooper 2008). Se ha planteado que no hay un “punto final” para la regeneración forestal, es decir que los hábitats están en constante regeneración, ya sea por procesos a gran o pequeña escala, lo que llevaría a ver todos las selvas como puntos sucesionales continuos (Chazdon 2008).

Se han identificado factores bióticos y abióticos que pueden definir la rapidez con la que se da la regeneración, así como también pueden representar limitaciones para el éxito del establecimiento de los nuevos individuos (De Cassia 2000, Benítez-Malvido y Martínez-Ramos 2003, Chazdon *et al.* 2007, Dupuy y Chazdon 2008, Hooper 2008).

Los factores bióticos pueden ser: las fuentes de regeneración (bancos de semillas, rebrotes, vegetación residual), la presencia de dispersores, las interacciones de las semillas y plántulas con depredadores, competencia por recursos, así como la invasión de especies exóticas como los pastos africanos (Chazdon *et al.* 2007, Dupuy y Chazdon 2008, Fonseca González y Morera Beita 2008, Hooper 2008).

En cuanto a las condiciones abióticas se destacan: las condiciones del suelo (fertilidad, erosión, nutrientes, humedad, etc.) y finalmente las condiciones climáticas, las cuales incluyen la incidencia solar, el nivel de precipitación, los vientos, la humedad del ambiente, la temperatura, entre otras (De Cassia 2000, Benítez-Malvido y Martínez-Ramos 2003, Fonseca González y Morera Beita 2008, Hooper 2008).

Todos estos factores pueden variar en su intensidad dependiendo de la fase en la que se encuentre el hábitat, un ejemplo de esto sería el efecto de la dispersión de semillas, la cual tendría mayor importancia en la fase sucesional inicial (Chazdon 2008, Hooper 2008). Otro ejemplo se tiene para el caso de la competencia por recursos como la luz, la cual tendría mayor impacto en las fases tardías cuando se da el cierre del dosel y este recurso es mas limitante para especies intolerantes a la sombra (Chazdon 2008, Hooper 2008).

Adicionalmente la trayectoria de la sucesión ecológica puede estar definida por el evento que origina el disturbio y sus características, pues se puede presentar un evento de manera natural como lo sería un huracán o podría ser un disturbio de origen antropogénico como lo son las actividades agropecuarias. El origen del disturbio y particularmente sus efectos sobre las fuentes de regeneración forestal (i.e. banco de semillas, lluvia de semillas, rebrote de vestigios, entre otros) es de importancia pues puede generar diferencias en la intensidad

y frecuencia de la perturbación y por tanto impactar diferencialmente la regeneración (Griscom *et al.* 2009, Sapkota *et al.* 2009, Buma y Wessman 2011).

1.1.1 Regeneración posterior a un evento natural

Existen eventos naturales que pueden ocasionar un disturbio en la vegetación primaria de un hábitat. Dentro de los que se han descrito se tienen los huracanes, los incendios (iniciados sin intervención humana) y la dinámica de claros por la caída o muerte natural de los árboles del dosel (Vílchez-Alvarado *et al.* 2008, Dupuy y Chazdon 2008, Middleton 2009, Quesada *et al.* 2009, De Cassia 2000). Estos disturbios pueden afectar la estructura de la vegetación original sin embargo no afectan fuertemente el inicio de la regeneración puesto que no se eliminan las fuentes como los bancos de semillas ni los nutrientes del suelo. Para el caso de la dinámica de claros se da inicio con la caída de árboles adultos que abren un claro en el dosel cerrado, lo cual genera un aumento en la disponibilidad de recursos como la luz y materia orgánica para el suelo (Martínez-Ramos 1985, Dickinson *et al.* 2000). Una vez que se abre el claro empieza la llegada y establecimiento de especies demandantes de luz y que generarán la sombra para que las especies tolerantes de sombra puedan establecerse (Dickinson *et al.* 2000, Martínez-Ramos 1985). Se ha planteado que la vegetación de los hábitats que continuamente se encuentran en riesgo de este tipo de disturbios presenta características peculiares en su composición florística que le permiten iniciar la regeneración rápidamente ya que la presión de selección constante ha seleccionado a este tipo de especies en tales hábitats (Dickinson *et al.* 2000, Middleton 2009). Un ejemplo de esto sería el caso de las selvas aledañas al golfo de México que constantemente son afectadas por huracanes.

1.1.2 Regeneración posterior a un disturbio antropogénico

Por otro lado se tienen los disturbios de origen antropogénico, que como se mencionó anteriormente se encuentran en su mayoría relacionados con actividades de alto impacto y proliferación como lo son la ganadería y la agricultura, así como también la tala. Como consecuencia la vegetación original pierde su continuidad estructural (fragmentación), su composición y riqueza de especies y además se generan bordes cuyo efecto alcanza mayor distancia hacia el interior de los bosques (Benítez-Malvido 1998, Benítez-Malvido y

Martínez-Ramos 2003, Almazón-Nuñez *et al.* 2012) . Este tipo de disturbios representan una alta amenaza para la capacidad de regeneración de los hábitats forestales pues afectan directamente la vegetación residual (rebrotos, árboles, arbustos, bancos de semillas, brinzales y plántulas) y afecta las condiciones del suelo, pues disminuye la concentración de nutrientes, hay compactación por el ganado o el arado, mayor desecación por la exposición a vientos y altas temperaturas, además afectan fuertemente a la fauna nativa y pueden favorecer a especies invasoras, con lo cual se alteran las interacciones bióticas entre plantas y animales que inciden en la regeneración forestal, tales como dispersión y depredación de semillas, herbivoría de plántulas, brinzales y juveniles (Chazdon *et al.* 2007, Martínez-Ramos y García-Orth 2007).

Adicionalmente se ha definido que la rapidez con la que inicia la regeneración de un hábitat bajo estas condiciones de disturbio está dada por la intensidad y frecuencia con la que se realizó la actividad agropecuaria, así como también el tiempo transcurrido desde el abandono del sitio (Kennard *et al.* 2002, Sapkota *et al.* 2009). Esto es de importancia pues la intensidad y frecuencia definen que tan fuerte puede ser el impacto sobre las condiciones del suelo, ya sea los nutrientes o inclusive que tan afectado sea el banco de semillas (Kennard *et al.* 2002, Sapkota *et al.* 2009, Martínez-Ramos *et al.* 2012), qué tan alejadas y de qué tamaño son las fuentes de semillas forestales que no fueron taladas (i.e. remanentes forestales). Por otro lado el tiempo transcurrido desde el abandono puede influir si el suelo ha tenido tiempo para recuperar sus condiciones óptimas, permitiendo a su vez el crecimiento de especies arbustivas que aumenten la posibilidad de que lleguen dispersores de semillas como aves que dispersan las semillas de especies arbóreas (Kennard *et al.* 2002, Sapkota *et al.* 2009).

1.2 Comunidad de ‘regeneración de avanzada’

1.2.1 Definición de la comunidad

Como se mencionó anteriormente un elemento útil para evaluar la capacidad de regeneración de un hábitat forestal son los individuos inmaduros de plantas leñosas que han logrado germinar y establecerse, estos individuos conforman la denominada comunidad de ‘regeneración de avanzada’ (i.e. plántulas, brinzales y juveniles). Aun cuando el término se

ha usado ampliamente por forestales, ecólogos y botánicos no se tiene una definición unificada. En el ámbito de los ingenieros forestales se define a la ‘regeneración de avanzada’ como la comunidad de plantas leñosas inmaduras cuyo estado de madurez aun no permite su aprovechamiento y que permanecerá en el sitio una vez que sean extraídos los adultos (Ferguson 1984) y se pueden tener dos clases: plántulas establecidas (10 cm – 1.3m de altura) y juveniles (con un DAP < a 7.5 cm) (Sapkota *et al.* 2009, Lewis 2011). Por otro lado, la definición precisa que hace cada ecólogo de ‘regeneración de avanzada’ esta íntimamente relacionada con aspectos prácticos del muestreo en campo y los objetivos del estudio, donde se puede tener en cuenta las características físicas (altura o diámetro máximo) o fisiológicas, como cuando solo se tienen en cuenta aquellos individuos que aun sean dependientes de los recursos de la semilla (Kennard *et al.* 2002, Dupuy y Chazdon 2008, Sánchez-Gallen *et al.* 2010). En general, en este estudio se considera a la ‘regeneración de avanzada’ en ecosistemas forestales como el conjunto de plantas leñosas inmaduras que han logrado germinar y establecerse, y que potencialmente podrían reemplazar a los actuales adultos en el futuro.

1.2.2 Limitaciones para el establecimiento de la regeneración avanzada

La ‘regeneración de avanzada’ presenta fuertes limitaciones para su germinación, establecimiento y supervivencia debido a su dependencia de interacciones ecológicas como la dispersión de semillas, así como también por las características fisiológicas y morfológicas de los individuos. En el caso de las plántulas, estas dependen de la reserva de las semillas para sobrevivir y adicionalmente tienen el recurso de luz limitado por el dosel cerrado y están expuestas a depredadores y daños mecánicos. Norden y colaboradores (2009a, 2009b) plantearon dos teorías o enfoques que describen estas limitaciones. El primero que incluye la interacción con los dispersores (limitación por dispersión) y el segundo que abarca las condiciones micro-ambientales a las cuales se enfrenta un nuevo individuo (limitaciones de nicho) (Norden *et al.* 2009a, 2009b).

1.2.2.1 Limitación por dispersión

Una de las relaciones mutualistas de importancia en aspectos de conservación y dinámica de comunidades, por su aporte a la regeneración de ambientes perturbados y fragmentados,

es la interacción planta-animal que se da en el proceso de dispersión de semillas (Link y Di Fiore 2006, Stevenson 2011). Este proceso se puede ver fuertemente afectado por el disturbio de la vegetación primaria de un hábitat, particularmente en el caso de disturbios antrópicos, pues los dispersores son desplazados de la zona y la distancia a la “fuente” de semillas de la zona perturbada empieza a tener un efecto importante para la llegada de especies de la vegetación original (Norden *et al.* 2009a, b, Pennington *et al.* 2009). En los trópicos la mayoría de especies leñosas de semilla relativamente grande son dispersadas por animales, lo cual puede representar una limitación para la llegada de especies zoócoras al sitio que fue perturbado (Martínez-Ramos y Soto-Castro 1993, Norden *et al.* 2009). Es por esto que las primeras especies en colonizar un lugar perturbado por el hombre suelen ser anemócoras (dispersadas por viento) y demandantes de luz (van Breugel 2007, Janzen 2008). La ausencia de algunas especies en sitios perturbados que están regenerándose podría deberse a que no han llegado aun sus semillas a colonizar el sitio (i.e. limitación por dispersión) y no debido a que las condiciones imperantes en el sitio y momento de la regeneración, sean desfavorables para ellas.

1.2.2.2 Limitación de nicho

La limitación por nicho incluye los factores micro-ambientales que pueden afectar el establecimiento y la supervivencia de los individuos de la comunidad de la ‘regeneración de avanzada’. Como se mencionó anteriormente para un individuo perteneciente a la regeneración de avanzada, las condiciones ambientales representan un mayor reto para su persistencia en comparación con los adultos, pues son muy susceptibles a los daños físicos y a las condiciones físicas extremas del ambiente como puede ser una alta incidencia solar, altas temperaturas, caída y cobertura de hojarasca, baja concentración de nutrientes en el suelo, depredación de semillas y plántulas, baja humedad del ambiente y del suelo, entre otras (Kitajima y Poorter 2008, Norden *et al.* 2009a, Almazón-Nuñez *et al.* 2012). Este tipo de limitación puede afectar fuertemente el inicio del proceso de regeneración pues aun cuando un hábitat perturbado reciba las semillas necesarias, si las condiciones micro-ambientales no son óptimas estas no podrán germinar ni establecerse (Norden *et al.* 2009a, Almazón-Nuñez *et al.* 2012). Es importante resaltar que este tipo de limitación esta fuertemente relacionada con los requerimientos de cada especie, pues variará la intensidad

del efecto que tengan las condiciones micro-ambientales (Norden *et al.* 2009a, Almazón-Núñez *et al.* 2012). Un ejemplo de esto sería una especie que sea tolerante a la sombra no podría prosperar en una zona donde la incidencia solar sea alta y esté expuesta a altas temperaturas. La limitación por nicho, supone que las especies más exitosas (i.e. más abundantes o más grandes) en un sitio o momento sucesional determinado, son aquellas que en tal lugar o momento encuentran las condiciones óptimas para su desarrollo y ello determinaría las principales diferencias estructurales y florísticas entre distintos sitios y fases de regeneración.

1.3 Mosaico de vegetación

Actualmente los paisajes en el mundo presentan una conformación heterogénea, ya sea producto de la fragmentación antrópica o por la naturaleza de los diferentes hábitats que los componen. La conformación de los paisajes influye sobre la trayectoria sucesional que puede tomar la regeneración, pues distintos arreglos o conformaciones surgen de diferencias en los tipos de disturbios que generan y mantienen la estructura y composición del paisaje, influyendo además sobre los tipos y cantidades de semillas que se dispersan, las condiciones micro-ambientales imperantes, así como sobre los grupos funcionales que se establecerán en los diferentes sitios en sucesión (Janzen 2008). Un ejemplo de esto sería como un proceso de sucesión natural de claros en un bosque maduro puede verse afectado si este bosque se encuentra rodeado de parches extensos dominados por especies secundarias, pues habrán mayores probabilidades que las primeras especies en llegar sean las de la sucesión secundaria y no las del bosque maduro (Janzen 2008).

Para el caso del paisaje que se presenta en ‘La Mancha’ se tienen numerosos tipos de vegetación colindando e interactuando entre sí, tales como: la selva baja caducifolia, la selva mediana sub-caducifolia, matorral sobre dunas costeras, manglares, entre otros. Para el caso particular de los intereses de este estudio se tuvieron en cuenta tres hábitats (selva mediana sub-caducifolia, matorral sobre duna costera y acahual de 17 años) que además de formar parte del mosaico, representan un gradiente sucesional.

1.3.1 Historias de vida que predominan en cada uno de los elementos

1.3.1.1 Selva mediana sub-caducifolia

El ecosistema de selva mediana sub-caducifolia de La Mancha crece sobre dunas costeras, donde se presentan características climáticas y físicas extremas, tales como altas temperaturas y escasez de nutrientes y pérdida de humedad del suelo muy rápida, lo que lo hace un ambiente de interés para el entendimiento de procesos como la regeneración forestal (Castillo-Campos 2006). En La Mancha la dinámica ecológica de este ecosistema se ha encontrado estrechamente ligada a los cangrejos rojos terrestres (*Gecarcinus lateralis*). Décadas antes las poblaciones de este cangrejo eran muy numerosas, lo que tenía un efecto marcado en el éxito del establecimiento de plántulas (Kellman y Delfosse 199; Capistrán-Barradas *et al.* 2003). Se ha reconocido que estos cangrejos son omnívoros forrajeadores principalmente de frutas, semillas, plántulas y hojarasca (Lindquist y Carrol 2004). Adicionalmente se pueden identificar otro tipo de dinámicas en esta selva como lo es la dinámica de claros, pues debido a la gran cantidad de elementos involucrados (variables ambientales, variables estructurales) la selva pueda presentar procesos de “mini-sucesiones” en respuesta a este tipo de disturbio cuya intensidad y duración son variables para cada caso (Begon *et al.* 2006).

1.3.1.2 Matorral sobre duna

Las dunas costeras constituyen un tipo de ecosistema formado a partir de la acumulación de arena por el viento. Estas son modeladas por procesos geomórficos como la acción del agua, del viento y procesos biológicos (Martínez *et al.* 2006, Moreno-Casasola y Travieso-Bello 2006, López-Ramírez 2007). Este es un ecosistema que presta numerosos servicios ambientales tales como: atrapar y almacenar arena (zona de amortiguamiento entre el mar y la tierra), proteger otros ecosistemas de las fuerzas de la naturaleza (vientos huracanados), entre otros (Moreno-Casasola y Travieso-Bello 2006). Debido a las características que presentan, las dunas exhiben una serie de gradientes relacionados con los factores ambientales que se presentan en cada una de sus zonas. Es por esto que se puede considerar que en cada uno de estos gradientes, las dunas presentan una serie de cambios sucesionales que pueden afectar su riqueza (Moreno-Casasola y Travieso-Bello 2006). Se ha observado que en algunas zonas se empiezan a tener coberturas vegetales abiertas compuestas de herbáceas y arbustos bajos, posteriormente se observa como se van transformando en

pastizales con algunos arbustos. Estos arbustos comienzan un proceso de nucleación que eventualmente formará matorrales (Martínez *et al.* 2006, Moreno-Casasola y Travieso-Bello 2006). Se considera que estos matorrales pueden crecer en tal medida que se encaminen a convertirse en una selva baja (Moreno-Casasola y Travieso-Bello 2006).

1.3.1.3 Acahual

En La Mancha se tienen diferentes parches de vegetación secundaria que se han clasificado en tres categorías: pastizal, matorral y bosque secundario (Travieso-Bello *et al.* 2006). Se considera que estos tipos de vegetación o usos del suelo reúnen a comunidades de plantas producto de transformaciones y perturbaciones antrópicas que sufrió la vegetación original. Generalmente este tipo de vegetación no se conserva como tal, sino que al detenerse el disturbio agropecuario que la generó se inician procesos sucesionales que dan lugar a comunidades con distinta estructura y composición florística (Travieso-Bello *et al.* 2006). En la estación de CICOLMA en 1995 se incorporó a sus terrenos un área de pastizal o potrero que durante 20 años fue dedicada a la cría de ganado, pero a partir de ese momento se incorporó a un proyecto de investigación a largo plazo, en el que se han monitoreado los cambios florísticos y el proceso sucesional a partir de que se removió al ganado del sitio y se dejó de manejar el potrero. Actualmente, a 17 años de haber detenido el disturbio antrópico, se tiene un acahual con dosel arbóreo de entre 4 y 10 m de altura, que en algunos sitios está cerrado y en otros aun no se ha cerrado en su totalidad, por lo que se hace necesario entender qué dirección está tomando o tomó su proceso sucesional.

2. ANTECEDENTES

2.1 Estudios de la comunidad de ‘regeneración de avanzada’ en ecosistemas tropicales mexicanos

Como se mencionó anteriormente la ‘regeneración de avanzada’ es uno de los elementos más útiles para evaluar la capacidad de regeneración de un hábitat y para determinar la trayectoria sucesional potencial de éste. Actualmente los ecosistemas en México se encuentran fuertemente afectados y degradados, lo que ha llevado a que diferentes estudios se enfoquen en reconocer y entender qué factores tienen mayor importancia para que el proceso de regeneración pueda darse de manera natural o artificial (restauración). Al igual que estudios en otros temas, los estudios sobre los procesos de regeneración y en particular de la ‘regeneración de avanzada’ se han centrado en los bosques húmedos tropicales (Martínez-Ramos y García-Orth 2007, Martínez-Ramos *et al.* 2012, Sánchez-Gallen *et al.* 2010).

Entre las zonas más estudiadas se tienen a la selva Lacandona y a la de Los Tuxtlas, los estudios en estas zonas han evaluado el efecto que tiene el aumento de las presiones antropogénicas en la estructura y composición de las selvas (Martínez-Ramos y García-Orth 2007, Martínez-Ramos *et al.* 2012, Sánchez-Gallen *et al.* 2010). Los resultados de estos trabajos han permitido reconocer que entre las fuentes de regeneración más afectadas por los disturbios se encuentran los bancos de semillas y de plántulas, así como también han identificado que las características del suelo pueden determinar la composición vegetal en sucesión y que son las especies pioneras y exóticas las que se favorecen por las nuevas condiciones (Martínez-Ramos y García-Orth 2007, Martínez-Ramos *et al.* 2012, Sánchez-Gallen *et al.* 2010).

Esto último es una generalidad para los ecosistemas tropicales, sin embargo para el caso de los bosques secos tropicales se presentan más factores limitantes que en los bosques húmedos pues los individuos de la comunidad de la ‘regeneración de avanzada’ en estos hábitats tienen periodos más largos de estrés hídrico, así como también mayor incidencia solar durante este periodo del año cuando los árboles pierden su follaje (Quesada *et al.* 2009, Williams-Linera y Lorea 2009, Álvarez-Aquino y Williams-Linera 2012, Martínez-

Ramos *et al.* 2012). Adicionalmente, la conservación y regeneración de estos ecosistemas son prioridad a nivel mundial pues es el ecosistema tropical más amenazado (Janzen 2008, Espírito-Santo *et al.* 2009, Quesada *et al.* 2009). Los estudios que se han realizado en este tipo de ecosistemas en México se han centrado en las zonas de Chamela (Jalisco) (Martínez-Ramos *et al.* 2012), en la parte norte de Yucatán (Dickinson *et al.* 2000), en el estado de Oaxaca y en la zona centro de Veracruz (Williams-Linera y Lorea 2009, Williams-Linera *et al.* 2011, Álvarez-Aquino y Williams-Linera 2012). En estos estudios se resalta la importancia de poder tener vegetación remanente que “facilite” la llegada y el establecimiento de las semillas, pues estos núcleos de vegetación ayudan a evitar las condiciones climáticas extremas que se presentan (altas temperaturas, periodos largos de desecación) (Williams-Linera y Lorea 2009, Williams-Linera *et al.* 2011, Álvarez-Aquino y Williams-Linera 2012). Estos trabajos encuentran que la recuperación funcional del sistema tomaría más tiempo que en el caso de zonas del trópico húmedo dependiendo de la intensidad que tuvo el disturbio (Williams-Linera y Lorea 2009, Williams-Linera *et al.* 2011, Álvarez-Aquino y Williams-Linera 2012). Sin embargo, vale la pena mencionar que contrario a lo anterior, también se ha planteado que la regeneración y sucesión secundaria de los bosques secos tropicales podría ser más rápida que en hábitats de mayor humedad pues los ciclos del uso del suelo suelen ser más cortos en las regiones secas (Martínez-Ramos *et al.* 2012).

2.2 Importancia del estudio de la ‘regeneración de avanzada’ para el desarrollo de planes de conservación y restauración

La ‘regeneración de avanzada’ constituye un elemento crucial para el desarrollo de planes de restauración forestal pues incluye a los individuos que logran establecerse y sobrevivir para dar inicio a los procesos de recuperación de las características funcionales y estructurales de un hábitat. Los disturbios que generan la perturbación de la vegetación de una zona pueden ser de alta intensidad, causando daños severos a las fuentes de regeneración, tales como bancos de semillas y plántulas (Martínez-Ramos y García-Orth 2007, Peláez 2008, Williams-Linera y Lorea 2009, Williams-Linera *et al.* 2011, Álvarez-Aquino y Williams-Linera 2012). Esto ocasiona que la regeneración no pueda iniciar naturalmente o sea demasiado lenta y en estos casos es necesario tomar medidas para que el

proceso empiece mediante la restauración (Williams-Linera y Lorea 2009, Williams-Linera *et al.* 2011, Álvarez-Aquino y Williams-Linera 2012). La ‘regeneración de avanzada’ es uno de los elementos más usados para este fin pues usar individuos que ya han logrado germinar evita las limitaciones que se pueden presentar por la desecación y depredación de las semillas (Martínez-Ramos y García-Orth 2007, Williams-Linera y Lorea 2009, Williams-Linera *et al.* 2011, Álvarez-Aquino y Williams-Linera 2012). Para poder tener una restauración exitosa de la vegetación es necesario que la selección de las especies de plantas que se van a usar tenga en cuenta atributos como: estatus sucesional, resistencia a fuegos e inundaciones, así como también rápido crecimiento. El uso de especies nativas es requerido para acelerar la regeneración, pues son especies con las condiciones morfológicas y fisiológicas para sobrevivir en las condiciones ambientales de la zona perturbada, además porque con la restauración se pretende mejorar las posibilidades de conservar las poblaciones nativas (Williams-Linera y Lorea 2009, Williams-Linera *et al.* 2011, Álvarez-Aquino y Williams-Linera 2012). Se ha encontrado que usar la vegetación remanente como: arbustos o franjas forestales ayuda para la supervivencia de los individuos pues proporciona sombra y evita que las condiciones sean tan extremas (Williams-Linera *et al.* 2011, Álvarez-Aquino y Williams-Linera 2012). Finalmente, para evaluar el éxito de la restauración e identificar la semejanza de los bosques secundarios con el bosque maduro se han planteado parámetros como: el área basal de los individuos, la altura máxima del dosel, producción de hojarasca, densidad de lianas y densidad de árboles vivos y muertos (Martínez-Ramos y García-Orth 2007, Williams-Linera *et al.* 2011, Álvarez-Aquino y Williams-Linera 2012). Estos parámetros pretenden medir la biomasa, productividad y fisionomía o aspecto estructural de la vegetación que ha logrado recuperarse.

3. OBJETIVOS

El objetivo general de este trabajo fue describir los atributos de la comunidad de la ‘regeneración de avanzada’ (plántulas, brinzales y juveniles) asociada a la dinámica de regeneración de tres hábitats adyacentes (selva mediana sub-caducifolia no perturbada, acahual de 17 años y matorral sobre duna) que forman parte de un mosaico de vegetación forestal de la reserva protegida Centro de Investigaciones Costeras La Mancha (CICOLMA), Veracruz, México.

Para ello se propuso:

I. Caracterizar la estructura de la comunidad y composición florística de la ‘regeneración de avanzada’ de los tres hábitats estudiados y determinar la variación espacial entre hábitats y al interior de cada uno.

II. Identificar las principales variables micro-ambientales (pendiente del terreno y ambiente lumínico) y características de la vegetación adulta que influyen en los atributos de la comunidad de la ‘regeneración de avanzada’ y su variación espacial.

III. Determinar el grado de similitud o disimilitud entre la vegetación existente de plantas leñosas adultas y la comunidad de ‘regeneración de avanzada’ en los tres hábitats, para así reconocer de qué forma se está dando la trayectoria sucesional en el mosaico forestal.

IV. Reconocer de qué forma y en qué grado los árboles o arbustos adultos ya establecidos en el matorral sobre duna influyen en la regeneración forestal de este hábitat.

4. HIPÓTESIS

- La menor variación espacial se tiene en la selva, donde se espera que la riqueza y abundancia de su ‘regeneración de avanzada’ sean mas homogéneas a lo largo del hábitat. En contraste con la alta variación en riqueza y abundancia que se esperaría para el acahual y el matorral, al estar estos hábitats en procesos de sucesión secundaria y primaria, respectivamente.
- La selva, al representar el bosque maduro en este gradiente sucesional, tendrá una composición de especies representada en su mayoría por especies primarias arbóreas en su comunidad de ‘regeneración de avanzada’. Es por esto que se esperaría que no se presenten grandes diferencias en la fisionomía y composición florística de los individuos que logren establecerse y los adultos actuales.
- La ‘regeneración de avanzada’ en el acahual de 17 años presentará individuos de especies características de la selva mediana sub-caducifolia los cuales podrían formar parte del dosel en un futuro, reemplazando a los adultos ahora presentes; evidenciando que la trayectoria sucesional que tiene el acahual se dé hacia este último hábitat.
- Las plantas leñosas adultas del matorral facilitan el establecimiento de especies características de la selva mediana sub-caducifolia en su regeneración de avanzada, evidenciando un proceso de sucesión por nucleación.

5. SITIO DE ESTUDIO

El trabajo de campo se llevó a cabo en tres hábitats: selva mediana sub-caducifolia, matorral sobre dunas y acahual de 17 años, los cuales se encuentran dentro de los terrenos de la estación de investigación CICOLMA que es administrado por el Instituto de Ecología A.C. (INECOL) en Veracruz, México.

5.1 Área de estudio

La estación (CICOLMA) del INECOL se encuentra a 19° 35' lat. N y 96° 22' long. W, sobre la planicie costera del Golfo de México al centro de Veracruz, 25 km al N de Ciudad José Cardel, en el municipio de Actopan. El clima de la región se caracteriza por ser estacional, con una temperatura anual promedio que puede variar entre los 22 y 26°C y su precipitación promedio anual es aproximadamente de 1,200mm – 1,500mm. Los registros de precipitación y temperatura que se tienen para la estación permiten reconocer claramente dos épocas, la primera corresponde al periodo de lluvias que se presenta entre junio y septiembre, donde se tiene una precipitación total anual del 78%, y la segunda es la época seca que se registra entre los meses de octubre a mayo (Travieso-Bello y Campos, 2006). Adicionalmente la región de La Mancha se encuentra influenciada por vientos provenientes del noreste y norte, siendo estos últimos los que permiten diferenciar una tercera época (“nortes”) con vientos muy fuertes y húmedos que aportan un porcentaje importante de la precipitación anual en los meses de noviembre a febrero (Travieso-Bello y Campos, 2006).

El área natural protegida de CICOLMA ocupa un total de 70 ha, donde 20 ha han sido dedicadas para experimentación, 2 ha están ocupadas por las instalaciones de la estación y 48 ha corresponden a un área de conservación con diferentes componentes como: selva mediana sub-caducifolia, selva baja caducifolia, acahuales (vegetación secundaria en distintas fases de sucesión), dunas costeras, entre otros que forman un mosaico de vegetación en el paisaje (Travieso-Bello y Campos, 2006). Este mosaico se caracteriza por albergar una alta diversidad de especies de flora y fauna, donde se pueden encontrar los últimos relictos de selva mediana sub-caducifolia desarrollada sobre suelos arenosos en la costa del Golfo de México.

La riqueza florística del mosaico descrito se concentra en la vegetación de la selva baja caducifolia, las dunas costeras, la selva mediana sub-caducifolia y en los acahuales (Castillo-Campos y Travieso-Bello, 2006). La riqueza de plantas registrada para la zona consiste en un total de 118 familias con 465 géneros y 837 especies (Castillo-Campos y Travieso-Bello, 2006). Aun cuando la riqueza para cada hábitat es muy variable se reconoce que la selva baja caducifolia se destaca por tener más del 50% de las especies, seguido por la riqueza en las dunas costeras con aproximadamente 25% y por la selva mediana sub-caducifolia, con el 25% cada hábitat (Castillo-Campos y Travieso-Bello, 2006). En la selva baja caducifolia de la zona, destacan las siguientes especies características de este hábitat: *Bursera simaruba*, *Coccoloba barbadensis*, *Karwinskia humboldtiana*, *Elaeodendron trichotomum*, entre otras (Castillo-Campos, 2006). Igualmente se puede añadir que se han encontrado géneros cuyas especies son típicamente perennifolias como: *Ocotea*, *Gymnanthes* y *Schaefferia*, que son característicos de la selva mediana sub-caducifolia (Castillo-Campos, 2006). Adicionalmente el estrato arbustivo de la selva baja se caracteriza por especies como: *Crossopetalum uragoga*, *Chiococca alba*, *Eugenia capulí* y *Psychotria erythrocarpa*, las cuales son las de mayor frecuencia y cobertura en la comunidad (Castillo-Campos, 2006). Por otro lado, para el caso de la selva mediana sub-caducifolia se pueden mencionar especies arbóreas como: *Brosimum alicastrum*, *Bursera simaruba*, *Ficus cotinifolia*, *F. obtusifolia*, *Cedrela odorata*, *Enterolobium cyclocarpum*, *Tabebuia rosea*, entre otras (Castillo-Campos, 2006). En este hábitat también son muy frecuentes las lianas y bejucos que regularmente llegan hasta el estrato arbóreo (Castillo-Campos, 2006).

Para el caso de las dunas, donde se presenta una mayor heterogeneidad de ambientes se encuentran especies pioneras que inician el proceso de regeneración como: *Randia laetevirens* y *Opuntia stricta*, las cuales son dispersadas por aves y *Diphysa robinoides*, especie dispersada por el viento (Moreno-Casasola y Travieso-Bello, 2006). Estas son las especies capaces de establecerse en dunas abiertas con arena móvil o semi-móvil y una vez establecidos suelen facilitar el establecimiento de otras especies incapaces de crecer en la duna desnuda, dando lugar a un proceso de nucleación donde inicialmente es pobre en especies y lentamente se va enriqueciendo con especies arbustivas o arbóreas como

Pluchea odorata, *Verbesina persicifolia*, *Bursera simaruba*, *Psidium guajava*, *Chiococca alba*, entre otras (Moreno-Casasola y Travieso-Bello, 2006). Estas especies permiten que las condiciones bajo su sombra no sean tan extremas por lo que se facilita la llegada y establecimiento de especies leñosas (Martínez 2003). El aumento de la extensión de la vegetación puede llegar a cubrir la duna, convirtiéndose eventualmente en selva baja o mediana (Martínez 2003).

En cuanto a los tipos de suelo que se encuentran en los terrenos de la CICOLMA, según la clasificación establecida por FAO/UNESCO, vale la pena resaltar que corresponden a los tipos: arenosol cámbico, arenosol lúvico, arenosol calcárico poco humificado y arenosol calcárico ligeramente humificado (Travieso-Bello y Campos, 2006). Esto permite reconocer que los suelos de la zona son principalmente arenosos y pueden variar en su permeabilidad, fertilidad y concentración de materia orgánica dependiendo de la topografía de los terrenos.

Adicionalmente cabe mencionar que en cuanto a la fauna registrada para la zona se tiene un listado de 100 especies de vertebrados de las cuales 12 son anfibios, 36 reptiles y 52 mamíferos (González-Romero y Lara-López, 2006). En cuanto a la fauna que puede afectar o interactuar con la ‘regeneración de avanzada’, ya sea por herbivoría o remoción de las semillas evitando el establecimiento de plántulas, se tienen roedores como *Mus musculus*, *Rattus norvegicus*, así como *Bassariscus astutus* (González-Romero y Lara-López, 2006). Igualmente se tienen registros ocasionales del venado *Odocoileus virginianus*, aun cuando no se presentan poblaciones establecidas en los terrenos de CICOLMA (González-Romero y Lara-López, 2006). Otro componente de la fauna local que afecta de manera directa a la ‘regeneración de avanzada’ son los cangrejos rojos terrestres (*Gecarcinus lateralis*), cuyas poblaciones actualmente han decrecido sustancialmente (Com pers Laborde 2013), sin embargo se tiene registro de su impacto en los procesos de regeneración en la selva mediana del sitio (Kellman y Delfosse 1990; Capistrán-Barradas *et al.* 2006).

5.2 Descripción de los hábitats seleccionados para el estudio

Este trabajo se centró en el mosaico de vegetación compuesto por la selva mediana sub-caducifolia, acahual (17 años) y matorral sobre duna costera, todos incluidos dentro de los terrenos pertenecientes a CICOLMA. Para el desarrollo y cumplimiento de los objetivos planteados se estableció una parcela de 6 ha en cada uno de los tres hábitats mencionados (Fig. 1). Estas parcelas forman parte de un estudio a largo plazo de la vegetación y dinámica de regeneración del paisaje, dentro del proyecto: “Estructura de la vegetación y dinámica de la regeneración forestal en un mosaico heterogéneo en el trópico seco del centro de Veracruz” (CONACyT CB2010/152457) dirigido por el Dr. Javier Laborde del INECOL.



Figura 1. Parcelas permanentes de 6 ha en cada uno de los hábitats de estudio. Imagen de Inegi (2007).

5.2.1 Parcela de selva mediana sub-caducifolia:

El fragmento de selva mediana sub-caducifolia (de aquí en adelante se denominará simplemente como: selva) incluido en CICOLMA es considerado un bosque tropical maduro con árboles que pueden alcanzar los 200 años y crece directamente sobre viejas dunas costeras (Kellmann y Delfosse 1990; Moreno-Casasola *et al.* 2006). Presenta tres

estratos: el arbóreo que puede tener individuos que sobrepasan los 20 m, el estrato medio con una altura entre los 6 – 15 m y el estrato arbustivo (Castillo-Campos 2006) o sotobosque. Ocasionalmente se puede presentar un estrato herbáceo en algunas zonas de esta selva. Aun cuando no se tiene registro histórico que confirme explotación de esta selva en la antigüedad, se sabe por los pobladores de la zona que se extraía madera hace más de 50 años, sin embargo estas prácticas quedaron completamente suspendidas en 1977 cuando fue decretada como área protegida.

5.2.2 Matorral sobre dunas costeras (de aquí en adelante: Matorral):

Las dunas del sitio de estudio y sus alrededores tienen una orientación norte - sur y en general para las dunas de arena se han delimitado cinco zonas topográficas: los brazos, la cima, pendientes internas (barlovento), pendientes externas (sotavento) y hondonadas (i.e. húmedas e inundables; Moreno-Casasola y Travieso-Bello 2006, Moreno-Casasola y Vásquez 2006), mismas que representan sub-hábitats o micro-hábitats claramente diferenciables para las especies de plantas y por tanto presentan asociaciones vegetales distintas. Dentro de los terrenos de CICOLMA la vegetación de matorral sobre dunas ocupa aproximadamente 24.5 hectáreas y corresponde a matorral sobre dunas semi-móviles que actualmente presentan una amplia cobertura de pastos casi sin porciones de arena desnuda, en donde encontramos manchones leñosos que van desde un solo individuo aislado (arbusto o árbol; generalmente del género *Diphysa* o *Randia*) hasta manchones densos de matorral con algunos árboles mezclados (Moreno-Casasola y Travieso-Bello 2006).

5.2.3 Acahual

Por último, el acahual de ubicado dentro de los terrenos de CICOLMA corresponde a un terreno de aproximadamente 6 ha (Fig. 1) que estuvo dedicado a la cría de ganado bovino durante más de 20 años (Laborde *et al.* 2005) y el cual fue abandonado desde 1995, fecha en la que se incorporó a CICOLMA. Este terreno representa un sitio único para entender el proceso de regeneración en un bosque secundario, pues en la zona no se cuentan con potreros abandonados por más de 5 o 10 años. El potrero estaba dominado por el pasto africano *Panicum maximum* y contaba con 10 árboles aislados, así como también con perchas artificiales de 3 m de altura (20 colocadas al azar), que favorecieron la

regeneración natural de la vegetación leñosa dando lugar a la vegetación secundaria que se observa actualmente, misma que presenta un dosel arbóreo cerrado y muy denso en algunas partes, llegando a superar los 10 m de altura (Laborde y Corrales 2012).

6. MATERIALES Y MÉTODOS

6.1 Sujeto de estudio

Los objetivos planteados para este trabajo se basaron en la ‘regeneración de avanzada’. Este componente de las comunidades forestales, como se mencionó anteriormente (ver Introducción), es un elemento involucrado en diferentes procesos ecológicos y puede ser indicador del éxito de regeneración de un bosque. Para el caso particular de este estudio se consideró como ‘regeneración de avanzada’ a las plantas leñosas con un DAP < 5.0 cm y con altura mayor o igual a 20 cm (i.e. se excluyeron plántulas muy recientes y pequeñas).

6.2 Fase de campo

Para el desarrollo de la fase de campo se tuvieron en cuenta dos componentes que permitirán entender la estructura, la composición de la ‘regeneración de avanzada’ y su variación espacial, en cada uno de los elementos del mosaico. El primer componente es el conjunto de variables que permitirán describir los micro-hábitats a los cuales las semillas e individuos jóvenes deben enfrentarse para germinar, establecerse y asegurar su supervivencia. El segundo, corresponde a la estructura y composición de la vegetación leñosa reproductiva (i.e. adultos con DAP > 5 cm), que incluye la descripción de los atributos estructurales de la vegetación forestal bajo la cual se establece la regeneración de avanzada, lo cual permitirá identificar aquellas especies ya establecidas y poder reconocer si el aporte de semillas y juveniles se da directamente desde el dosel adulto por encima del sitio muestreado, desde el interior de cada uno de los hábitats estudiados (i.e. parcelas de 6 ha) o si esta ocurriendo un intercambio de especies entre los distintos hábitats estudiados.

6.2.1 Registro de la comunidad de regeneración de avanzada

Durante los meses de agosto a noviembre del 2012 se trazaron al interior de cada una de las parcelas cuadros de 5 x 5 m colocados al azar de manera estratificada, con base en el siguiente criterio: cada parcela de 6 ha fue subdividida en seis cuadros de 1 ha, y dentro de estas subdivisiones se colocaron al azar cinco cuadros de 5x5m, para un total de 30 cuadros por parcela (Figuras 2, 3 y 4). Para el caso de la parcela de matorral las sub-división de 1 ha correspondiente a la esquina NW no pudo muestrearse por su alta densidad de arbustos espinosos que impedían el paso y que se extendían en toda la sub-parcela, lo cual obligó a colocarla directamente al norte de la esquina NE. En todo caso la esquina NW que no se

muestreó es bastante atípica y diferente del resto del matorral sobre duna, en donde predominan áreas abiertas en las que se encuentran manchones de matorral relativamente pequeños. De igual forma de los 30 cuadros del matorral 14 fueron forzados a colocarse bajo el arbusto o árbol adulto más cercano al punto al azar correspondiente y para los 16 restantes se colocó el cuadro en sitio abierto sin sombra de leñosas, ya que este hábitat tiene dos fases (i.e. bajo sombra de matorral y en espacios abiertos).

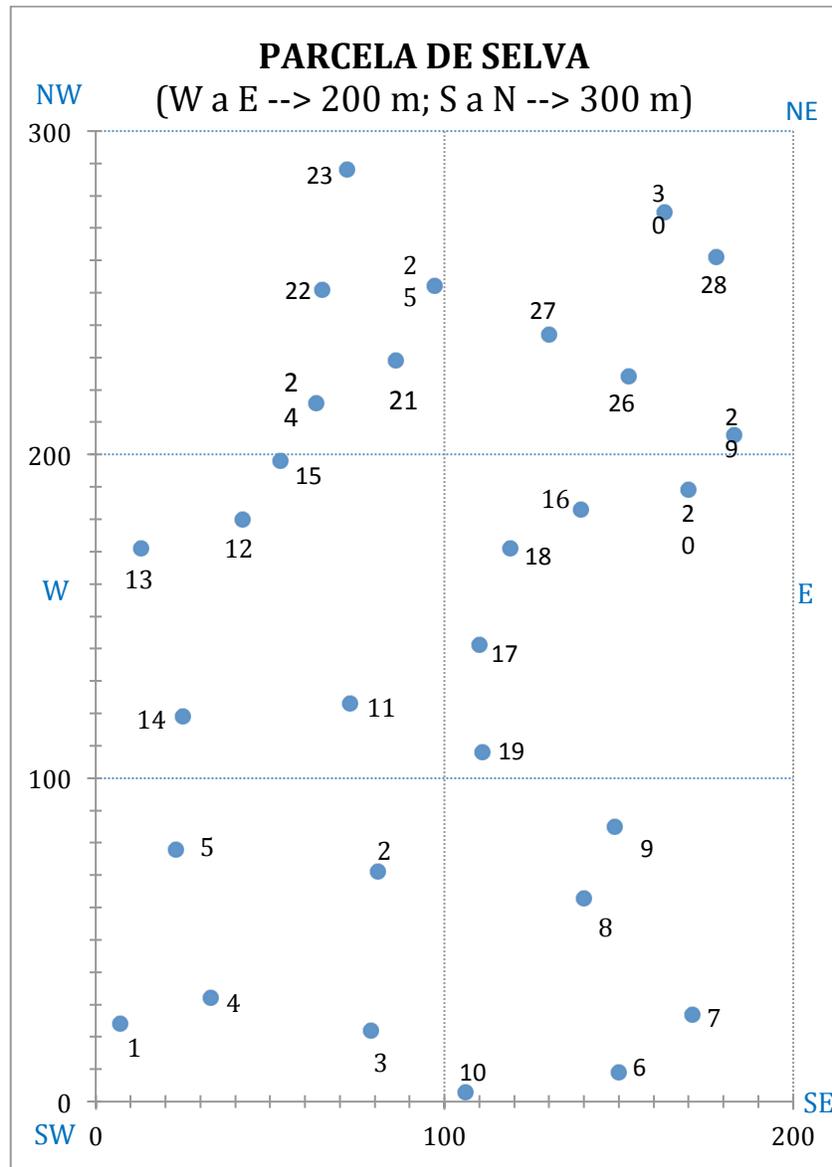


Figura 2. Distribución de los puntos de muestreo en la parcela de selva (30 cuadros numerados del 1 al 30). Ver ubicación de esta parcela en Fig. 1.

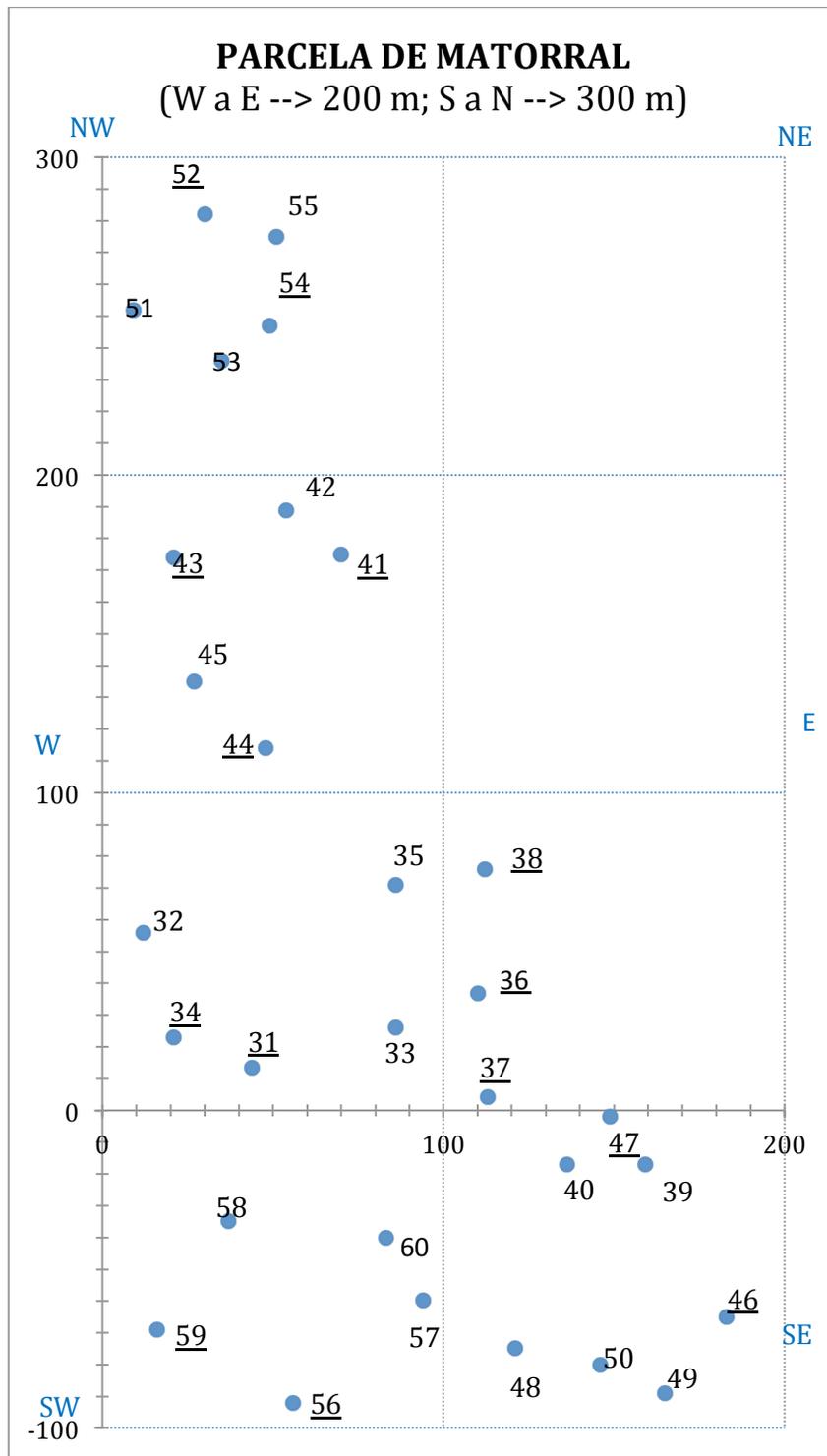


Figura 3. Distribución de los puntos de muestreo en la parcela de matorral (30 cuadros numerados del 31 al 60; los ubicados bajo la sombra de algún árbol o arbusto están subrayados – 14 –; y los otros corresponden a cuadros sin sombra – 16 –). Ver ubicación de la parcela en Fig. 1.

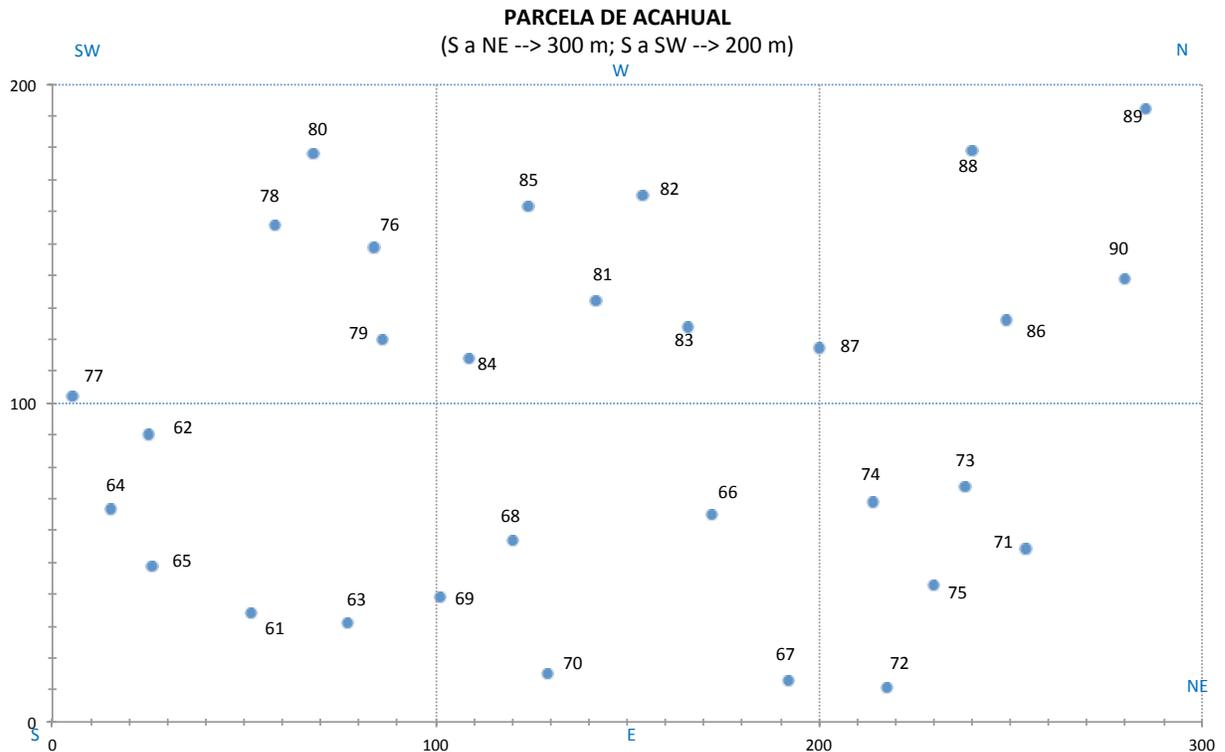


Figura 4. Distribución de los puntos de muestreo en la parcela de acahual (30 cuadros, numerados del 61 al 90). Ver ubicación y orientación de la parcela en Fig. 1.

Dentro de cada cuadro de 5 x 5 m toda planta leñosa enraizada que cumplía con las características definidas anteriormente para la comunidad de ‘regeneración de avanzada’ se registró e identificó. Para cada uno de los individuos se midió su altura (hasta el meristemo terminal), el diámetro del tronco o tallo a tres diferentes alturas, según el tamaño de la planta; a 3 cm del suelo para aquellas plantas cuyo diámetro de tronco no superara los 5 mm, a 30 cm del suelo para aquellas plantas cuyo diámetro midiera entre 0.51 y 1.0 cm y aquellos individuos con un diámetro mayor a 1.0 cm a 30 cm del suelo se les midió su diámetro de tronco a 1.30 m de altura (DAP). Para aquellos individuos que no cumplieran con estas condiciones se especificó a que altura se midió el diámetro de su tallo. Para identificar las especies de plantas de los individuos registrados se contó con la ayuda del eco-guía David Díaz Romero habitante de la zona, quien proporcionó los nombres (comunes o científicos) que después fueron verificados con el botánico del proyecto y actual editor en jefe de la Flora de Veracruz; el Dr. Gonzalo Castillo, consultándose además su libro sobre los árboles y arbustos de la reserva (Castillo-Campos y Medina 2005).

Cuando no fue posible identificar la planta en campo, se colectó un ejemplar por fuera del cuadro muestreado, cuya identificación también se hizo con el apoyo del Dr. Castillo. La nomenclatura de las especies se basa en Castillo-Campos y Medina 2005 y en I.P.N.I (www.ipni.org). Para cada una de las especies identificadas se asignó su forma de crecimiento (árbol, arbusto, liana, etc.) de acuerdo a lo descrito por el Dr. Castillo (Castillo-Campos y Medina 2005, Castillo-Campos y Travieso-Bello, 2006). Para su tipología sucesional, con base en los muestreos y registros florísticos de la zona, se asignó como “primaria de selva” cuando la especie ha sido registrada solo para selvas, “secundaria” cuando la especie se ha encontrado en acahuales, pastizales y vegetación ruderal, y “generalista” cuando se ha encontrado diferentes hábitats con condiciones contrastantes como selva y pastizal (Castillo-Campos y Medina 2005, Castillo-Campos y Travieso-Bello, 2006).

Cada uno de los individuos registrados dentro del cuadro fue etiquetado con cinchos de plástico de colores que tienen un código numérico único, el cual permitió generar una base de datos con la información del individuo, además de los datos referentes a su ubicación dentro de la parcela de 6 ha correspondiente. Las esquinas de cada cuadro fueron marcadas con estacas fijas de plástico (PVC) de 50 cm, enterradas hasta 20 cm en el suelo y con su punta pintada de color naranja para su fácil localización, además se colocó un hilo de plástico alrededor de las estacas para delimitar el cuadro (Fig. 5). La demarcación de estos cuadros, así como el marcaje de los individuos tiene como propósito realizar la descripción inicial de ‘regeneración de avanzada’ asociada a la dinámica de regeneración del mosaico de vegetación forestal de CICOLMA que es el objetivo de esta tesis, sin embargo es necesario aclarar que el muestreo realizado en esta tesis constituye el primer muestreo del proyecto a largo plazo dirigido por el Dr. Javier Laborde, en el que se realizará un remuestreo en 2 años y subsecuentemente cada 5 años, para evaluar el crecimiento, supervivencia y reclutamiento de individuos en la regeneración de avanzada, y es por ello que cada cuadro y cada individuo registrado en esta tesis fue claramente marcado y etiquetado.



Figura 5. Ejemplificación del marcaje de los individuos con cinchos de colores y la delimitación de los cuadros mediante estacas de PVC pintadas.

6.2.2 Registro de variables micro-ambientales

En cada cuadro de 5 x 5 m se registró el porcentaje de apertura del dosel arbóreo que estaba directamente encima de cada cuadro, empleando el aparato: Digital Plant Canopy Imager CI-110 (ver: <http://www.cid-inc.com/ci-110.php>) que incluye una cámara digital con lente hemisférico de ojo de pescado y con la cual se tomaron fotografías en dos de las esquinas del cuadro y en el centro, completando una diagonal (3 fotos por cuadro; Fig. 6), a una altura de 1 m en todos los puntos y apuntando directamente hacia arriba (i.e. zenith). La cámara cuenta con un filtro y software de procesamiento de imágenes integrado, los cuales de acuerdo al manual del fabricante, permiten que la hora de la toma de la foto y condiciones de nubosidad no influyan sobre la calidad de la imagen capturada ni la información digital que contiene, ya que permite manipular la imagen antes de procesarla, distinguiendo las áreas de luz (sin hojas) de las del follaje claramente. Dichas fotografías permiten estimar y comparar la disponibilidad de luz que penetra bajo el dosel arbóreo y llega a la altura de las plantas del sotobosque en distintos sitios, y esta metodología es cada vez más empleada en diversos estudios forestales (Monnier *et al.* 2011). Para cada cuadro se tomaron estas fotografías para estimar el porcentaje de cobertura del dosel durante la

época de lluvias con el dosel cerrado (máxima densidad de follaje verde en las copas), que corresponde al periodo durante el cual se realizó el marcaje, conteo e identificación de los individuos. Adicionalmente el software del aparato usado calcula el índice de área foliar (LAI por sus siglas en inglés) teniendo en cuenta el coeficiente de extinción y el ángulo de las hojas (CID Bio-Science Inc).

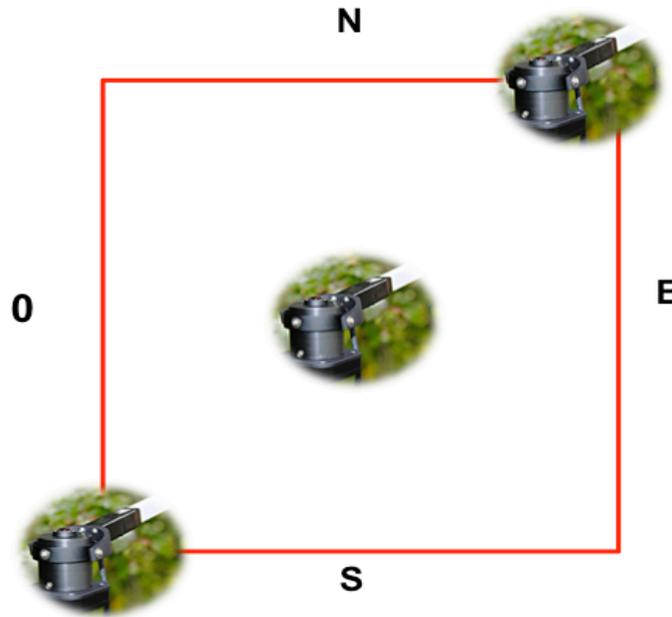


Figura 6. Representación de los puntos en los cuales se tomaron los datos con el Digital Plant Canopy Imager CI-110 (fotografía digital con cámara con lente hemisférico) para cada cuadro de 5 x 5 m.

También se midió la pendiente del terreno estableciendo tres intervalos o categorías que permitieran describir la topografía del terreno. Para crear estas categorías se empleó un clinómetro (marca Suunto; con resolución de 0.5°) en cada uno de los 90 cuadros tomando como referencia las dos esquinas que representaran la mayor inclinación o desnivel del cuadro. Las categorías empleadas fueron: plano ($1 - 13^\circ$), pendiente moderada ($14 - 20^\circ$) y pendiente pronunciada ($21 - 38^\circ$). Adicionalmente se registraron los porcentajes absolutos de cobertura de suelo desnudo, de suelo cubierto por hojarasca, de cobertura de pastos y plantas herbáceas para cada uno de los cuadros.

6.2.3 Registro de la vegetación leñosa adulta

Se establecieron cuadros de 10 x 10 m que contenían el cuadro de 5 x 5 m en su centro. Dentro los cuadros de 10 x 10 m se registraron todos los individuos con un DAP > 5 cm, los cuales fueron etiquetados con un código único. Con esta información se elaboró una base de datos que contiene la información de todo individuo registrado así como las especies, sus abundancias y área basal de cada una registradas en cada uno de los 90 cuadros muestreados. Adicionalmente se registraron aquellos árboles que aun cuando no se encontraban enraizados dentro del cuadro de 10 x 10 m, tenían ramas o parte de su copa directamente por encima del cuadro de 5 x 5 m. Esta fase del trabajo fue realizada por todo el equipo del proyecto dirigido por el Dr. Laborde y cada uno de los individuos fue identificado por el Dr. Gonzalo Castillo.

6.3 Análisis de datos

6.3.1 Descripción de la comunidad de regeneración de avanzada

En cuanto a la descripción general del estudio se obtuvieron, para cada uno de los hábitats (selva, matorral y acahual), los valores de riqueza y abundancia por cuadro y por parcela. También se determinó la abundancia relativa de cada especie, género, familia o morfoespecie registrada en cada hábitat. Para la comparación de la diversidad se realizaron curvas de acumulación de especies por hábitat y sus riquezas esperadas mediante el estimador Chao 1 en el programa EstimateS (Colwell 2006), lo cual permitió además reconocer la representatividad del muestreo teniendo en cuenta las especies representadas por un solo individuo (Moreno 2001).

Para evaluar la similitud en la composición florística de la ‘regeneración de avanzada’, se realizó una comparación entre los tres hábitats mediante los índices de Morisita (que toma en cuenta la abundancia de las especies) y el de Jaccard (que solo analiza datos de ausencia/presencia). Para esto se tomaron en cuenta el total de especies y sus abundancias por hábitat, es decir se sumaron los 30 cuadros de cada parcela. Además, se hicieron curvas de rango-abundancia por hábitat para todas las especies registradas, así como curvas de rango-abundancia para el sub-conjunto de especies que fueron registradas en las tres parcelas, con el fin de visualizar puntualmente la variación entre parcelas de cada una de estas especies generalistas.

Para la descripción de la variación de la comunidad al interior de las parcelas se empleó análisis exploratorio de datos, mediante gráficas denominadas de “cajas y bigotes” mostrando la mediana e intervalo de variación de las variables en cuartiles, así como la media. Las variables analizadas por cuadro de 5 x 5 m fueron riqueza y abundancia. Igualmente se estimó la diversidad por cuadro mediante el índice de diversidad de Simpson (Moreno 2001). Adicionalmente, se realizaron pruebas de ANOVA para determinar si las diferencias que se observaron entre la riqueza por cuadro así como la abundancia por cuadro son estadísticamente diferentes entre los tres hábitats. Para esto se realizó una transformación ($\log+1$) de los datos de riqueza y abundancia con el fin de cumplir los supuestos de homocedasticidad y normalidad. En caso de detectar diferencias significativas, se realizó una prueba de contrastes (Tukey) para identificar entre qué hábitats se presentaban estas diferencias. Los análisis estadísticos se realizaron en R versión 2.14.1 (2011 The R Foundation for Statistical Computing)

6.3.2 Descripción de la variación micro-ambiental y la comunidad de adultos

En cuanto a la descripción de la variación de las variables micro-ambientales y de la comunidad de adultos al interior de las parcelas y entre ellas, se realizaron gráficas de “cajas y bigotes” que permitieron reconocer de qué forma se comportaron estas variables. Para el caso de las variables micro-ambientales se realizaron las gráficas para el porcentaje de cobertura del dosel y el LAI, mientras que para la comunidad de adultos se representaron la abundancia, área basal y la riqueza de éstos.

6.3.3 Relación de la comunidad de ‘regeneración de avanzada’ con la comunidad adulta leñosa

En cuanto a la comunidad de adultos se evaluó la similitud con la ‘regeneración de avanzada’. Para esto se empleó el índice de Jaccard (presencia/ausencia de las especies), lo cual permitió reconocer en qué medida la composición de especies de la ‘regeneración de avanzada’ se parece a los adultos leñosos y hacer una aproximación respecto a la potencial dirección que esta tomando la trayectoria sucesional en cada uno de los hábitats.

6.3.4 Análisis multivariados

Finalmente para reconocer si existen diferencias en la composición de especies de la ‘regeneración de avanzada’ al interior de cada uno de los tres hábitats y entre ellos, se elaboraron análisis multivariados de ordenación mediante el programa Pc-Ord ver. 6 (McCune y Grace 2002; Peck 2010), en donde se ejecutó un análisis de componentes principales (PCA por sus siglas en inglés). Para optimizar el análisis en PCA se omitieron los cuadros que estuvieron vacíos (i.e. solo contenían ceros), siendo 12 cuadros del matorral. Para obtener la matriz de productos cruzados se seleccionó la opción “Varianza/Covarianza” del programa que permite darle un mayor énfasis a la variación entre cuadros en su composición florística. Los valores de abundancia de las especies en cada cuadro fueron transformados mediante logaritmo, quedando una matriz de 95 especies y 77 cuadros (sin los 12 vacíos).

Estos análisis fueron complementados por el análisis multivariado de las variables micro-ambientales (pendiente, apertura del dosel, LAI y coberturas de pastos, suelo desnudo, hojarasca y plantas herbáceas) de cada uno de los cuadros, así como de las variables de la comunidad de adultos (área basal, abundancia y riqueza). Estas variables fueron inicialmente analizadas con PCA, lo que permitió identificar qué componente aportaba mayor explicación a la variación en la composición florística de la ‘regeneración de avanzada’. Una vez que se realizó este análisis se exploraron las relaciones mediante regresiones lineales de los valores de cada cuadro muestreado obtenidos en el PCA, para cada uno de los dos ejes de la ordenación de las especies vs. los componentes de las variables micro-ambientales y de la estructura de la vegetación de adultos del cuadro respectivo. El criterio de ingreso de la variable al modelo en PCOrd fue una $r^2 > 0.22$ de las variables micro-ambientales y de la comunidad de adultos con los valores que cada cuadro tuvo con los dos ejes (McCune y Grace 2002; Peck 2010).

6.4 Análisis de la nucleación del matorral

Se realizaron pruebas de Wilcoxon para determinar si había diferencias significativas entre los cuadros bajo la sombra de un árbol contra aquellos cuadros ubicados en espacios abiertos.

Esta prueba se aplicó a la abundancia, riqueza y área basal por cuadro (i.e. en 25 m²) de la ‘regeneración de avanzada’ comparando los sitios bajo sombra vs. los totalmente abiertos.

7. RESULTADOS

Se etiquetaron un total de 3239 individuos en los 90 cuadros para un total de 2250 m² de superficie de muestreo. Se identificaron un total de 95 especies correspondientes a 40 familias (Anexo 1). Las familias mejor representadas para la selva fueron Rubiaceae, Celastraceae, Flacourtiaceae y Verbenaceae, mientras que para el acahual fueron Fabaceae, Flacourtiaceae, Celastraceae y Rubiaceae. Para matorral las familias con más especies fueron Rubiaceae, Celastraceae, Myrtaceae y Bignoniaceae (Cuadro 1).

La mayoría de las especies registradas en la regeneración de avanzada fueron arbustos, seguidas por árboles y un porcentaje menor de la riqueza y abundancia total general fueron otros tipos de crecimiento como trepadoras (Cuadro 1). Sin embargo, hay que señalar que varias especies pueden variar en su tipo de crecimiento, pues dependiendo de las condiciones ambientales y las fases de su ciclo de vida pueden presentar características de árboles o arbustos, arbustos o hierbas. No obstante, la mayoría de los individuos registrados fueron árboles. En cuanto a la tipología sucesional de la selva se observó que la mayor riqueza y abundancia corresponde a especies primarias de selva y en segundo lugar para las especies secundarias, mientras que para el acahual y el matorral las especies más representadas fueron las especies secundarias (Cuadro 1).

Cuadro 1. Número de especies y de individuos registrados en la 'regeneración de avanzada', mostrando las formas de crecimiento, tipología sucesional y familias más representativas para cada uno de los hábitats de estudio.

	Selva		Acahual		Matorral		Total spp.	
	No. Especies	No. Individuos	No. Especies	No. Individuos	No. Especies	No. Individuos		
Forma de crecimiento	Árbol	11	1687	17	224	7	23	21
	Arbusto	23	271	30	549	11	175	37
	Árbol ó Arbusto	11	62	12	159	6	16	18
	Arbusto o Trepadora	2	16	1	3	-	-	3
	Arbusto o hierba	1	2	-	-	2	13	2
	Trepadora	1	2	-	-	-	-	1
	Desconocido	6	13	6	20	1	2	13
Tipología	Primaria de selva	23	1538	26	286	9	51	37
	Secundaria	19	238	23	438	13	163	33
	Generalista	6	481	10	207	4	13	11
	Desconocida	7	28	8	26	1	2	14
Familias mas ricas		Rubiaceae (6 spp / 68 ind)		Fabaceae (8 spp / 122 ind)		Rubiaceae (2 spp / 78 ind)		
		Celastraceae (4 spp / 96 ind)		Flacourtiaceae (4 spp / 122 ind)		Celastraceae (2 spp / 43 ind)		
		Flacourtiaceae (4 spp / 11 ind)		Celastraceae (4 spp / 112 ind)		Myrtaceae (2 spp / 10 ind)		
		Verbenaceae (3 spp / 18 ind)		Rubiaceae (4 spp / 65 ind)		Bignoniaceae (2 spp / 5 ind)		

Del total de morfo-especies distintas solo diez no pudieron ser identificadas ni siquiera a nivel de familia (N/I), tres se identificaron a nivel de familia, seis a nivel de género y 76 a nivel de especie. Las 76 especies que fueron identificadas corresponden a más del 98% del total de individuos registrados durante el estudio (Cuadro 2).

Cuadro 2. Número de individuos en cada sitio y nivel taxonómico al que fueron identificados. Donde se desglosa en cada sitio cuantos no pudieron ser identificados (N/I) y los que fueron identificados hasta nivel de familia, género y especie.

Nivel de identificación	Tipo de hábitat			Total	% de identificación
	Selva	Acahual	Matorral		
N/I	12	22	2	36	1.11
a nivel de Especie	2032	932	227	3191	98.52
A nivel de Genero	8	1	0	9	0.28
A nivel de Familia	1	2	0	3	0.09
Total individuos	2053	957	229	3239	100.00

7.1 Riqueza por hábitat

El mayor número de especies en la regeneración de avanzada se presentó en el acahual con un total de 67 especies, seguido por la selva con 55 y por último el matorral con 27 (Anexo 1, Cuadro 1). Para el caso de la selva se puede apreciar en la Figura 7A que al tomar como parámetro el estimador Chao 1, la representatividad del muestreo fue de 55% a pesar de que tiene el mayor número de individuos (2053 individuos) entre los hábitats, pues este parámetro estimó que se deberían haber registrado un total de 99 especies en este hábitat, en vez de las 55 que se registraron. Por otro lado se puede observar que al comparar el total de especies esperadas por Chao 1 para el acahual (109) con las observadas (67) da como resultado una representatividad del 61% con un total de 957 individuos registrados (Fig. 7B). En matorral (Fig. 7C), para un total de 229 individuos registrados en la parcela se alcanzó una representatividad del 88%, según el estimador Chao 1, que en este hábitat estimó un total de 30 especies y se registraron 27.

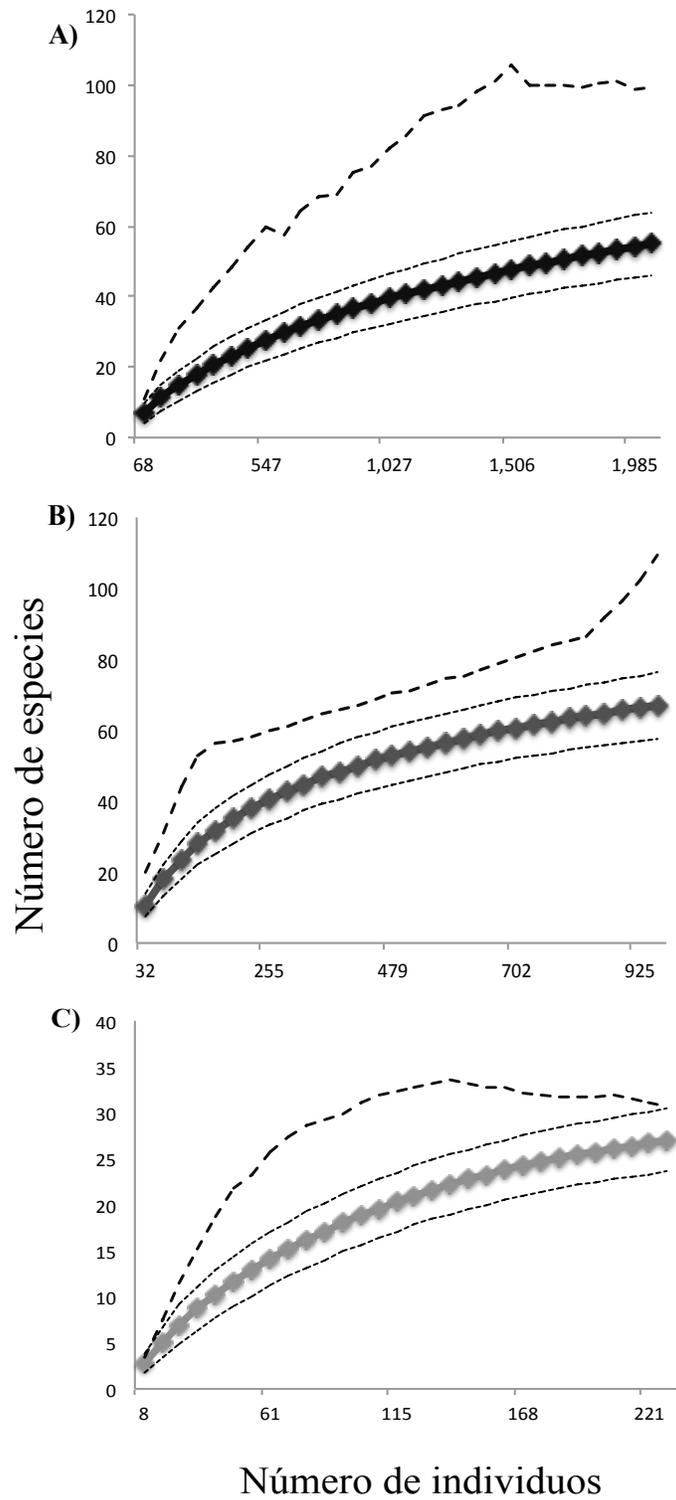


Figura 7. Representación de la acumulación de especies para cada uno de los tres sitios de estudio. Donde A) es Selva, B) Acahual y C) Matorral. La línea gruesa punteada corresponde a la predicción de Chao para cada hábitat.

Las curvas de acumulación de especies de los tres sitios se integraron en una sola figura (Fig. 8) para poder comparar gráficamente la riqueza de las tres parcelas en función del número de individuos registrado en cada una. Se puede observar que la acumulación de especies fue más rápida y alta en el acahual. La gráfica muestra que la acumulación del matorral se encuentra inicialmente por encima de la selva, debido principalmente al escaso número de individuos registrados en matorral y a que la acumulación de especies por individuo muestreado fue más acelerada aquí (i.e. por cada nuevo individuo registrado, se esperaba que fuera de una especie distinta a la del anterior individuo registrado) e igualmente para la selva se tuvieron bancos de plántulas de *Brosimum alicastrum* lo cual tuvo como efecto que la curva iniciara de forma más lenta. Sin embargo, como se muestra en la figura anterior (Fig. 7C) la riqueza registrada en matorral es casi el total de la esperada para este hábitat, lo cual no sucedió con la selva (Fig. 7A) ni en el acahual (Fig. 7B).

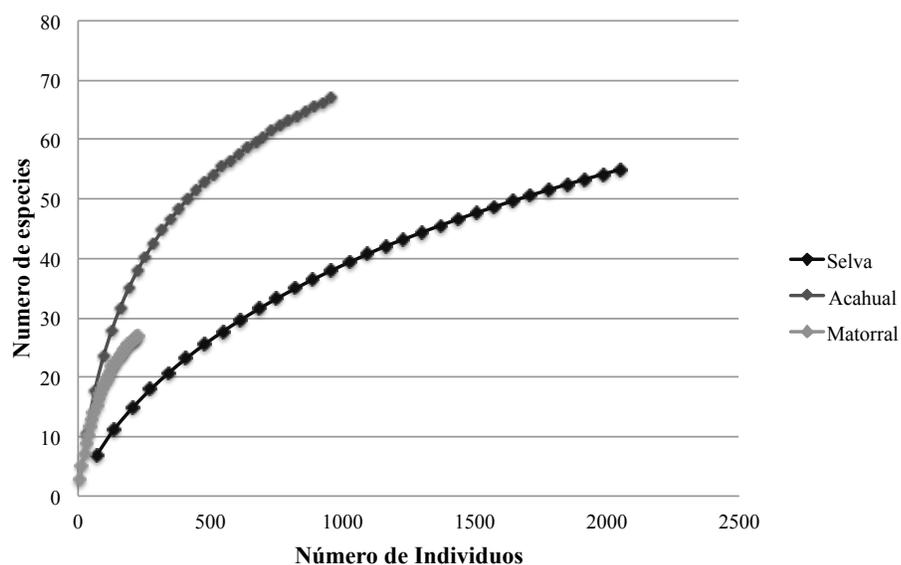


Figura 8. Curvas de acumulación de especies por individuo de cada uno de los tres hábitats.

7.2 Composición florística por hábitat

La especie más abundante de todo el estudio fue *Brosimum alicastrum*, la cual se registró en los tres hábitats y tuvo la mayor área basal y el mayor IVI (Cuadro 3). De igual forma vale la pena resaltar que también fue la especie con mayor frecuencia (37) en los 90

cuadros del estudio. En cuanto a las especies compartidas entre la selva y el acahual *Piper amalago* tuvo el mayor IVI, mientras que entre la selva y el matorral solamente la especie *Lantana camara* fue compartida entre estos dos hábitats con abundancia muy baja. *Randia laetevirens* fue la especie con mayor valor de importancia de las compartidas entre acahual y matorral. En cuanto a las especies que ocurrieron en solo uno de los tres hábitats, las que presentaron mayor IVI fueron *Elaeodendron trichotomum* para la selva, *Leucaena leucocephala* en el acahual y *Erythroxylum aerolatum* para el matorral.

Cuadro 3. Número de individuos y frecuencia de aparición en los cuadros de cada hábitat (n = 30) de las 95 especies registradas. Área Basal (cm²) total e Índice de Valor de Importancia (IVI) total para cada especie.

Especie	Selva		Acahual		Matorral		Total	
Compartidas entre los tres hábitats								
	Abun	Frec	Abun	Frec	Abun	Frec	AreaBasal	IVI
<i>Brosimum alicastrum</i>	1435	24	61	11	2	2	2083.50	71.0456
<i>Crossopetalum uragoga</i>	76	19	108	19	40	9	1793.06	67.3635
<i>Nectandra salicifolia</i>	232	29	10	7	7	2	6952.50	61.4552
<i>Casearia corymbosa</i>	3	3	116	23	19	7	1781.36	47.9636
<i>Psychotria erythrocarpa</i>	48	9	44	14	26	5	495.04	38.5854
<i>Bursera simaruba</i>	7	3	57	16	9	4	825.22	31.4948
<i>Eugenia capuli</i>	26	10	10	4	9	4	499.04	23.6369
<i>Diospyros verae crucis</i>	7	4	30	11	2	2	527.47	21.4326
<i>Stemmadenia obovata</i>	2	2	18	11	4	3	200.43	19.4411
<i>Schaefferia frutescens</i>	11	6	3	3	3	2	300.57	13.5812
<i>Celtis caudata</i>	9	4	8	6	5	1	82.39	13.5258
<i>Coccoloba humboldtii</i>	15	7	1	1	1	1	440.37	11.4170
<i>Acacia cornigera</i>	1	1	7	4	2	2	302.85	8.8269
<i>Trichilia hirta</i>	1	1	8	5	1	1	133.36	8.4521
<i>Tabebuia rosea</i>	1	1	1	1	1	1	9.58	3.5496
Compartidas entre Selva y Acahual								
<i>Piper amalago</i>	35	11	56	14	-	-	6071.60	41.6911
<i>Jacquinia macrocarpa</i>	10	4	73	20	-	-	4667.31	37.2180
<i>Malpighia glabra</i>	9	2	34	9	-	-	3386.79	20.1203
<i>Capparis baduoca</i>	9	5	12	5	-	-	325.55	12.2181
<i>Celtis iguanaea</i>	1	1	7	6	-	-	62.83	8.1398
<i>Hippocratea celastroides</i>	15	4	4	2	-	-	444.30	7.9564
<i>Randia monantha</i>	5	3	4	3	-	-	135.64	7.1545
<i>Sapranthus microcarpus</i>	2	2	5	4	-	-	8.87	6.8887

<i>Capparis verrucosa</i>	9	1	7	2	-	-	113.88	3.9075
<i>Achatocarpus nigricans</i>	1	1	5	3	-	-	278.97	5.0848
<i>Coccoloba barbadensis</i>	1	1	3	3	-	-	152.92	4.8751
<i>Randia aculeata</i>	3	2	6	2	-	-	41.08	4.7728
<i>Malpighia</i> sp.	4	4	6	1	-	-	186.22	6.1757
<i>Casearia aculeata</i>	3	1	1	1	-	-	412.49	3.0259
<i>Xylosma panamense</i>	4	1	1	1	-	-	106.26	2.5392
<i>Dendropanax arboreus</i>	1	1	1	1	-	-	46.81	2.3554
Compartidas entre Selva y Matorral								
<i>Lantana camara</i>	2	1	-	-	5	3	116.55	5.7775
Compartidas entre Acahual y Matorral								
<i>Randia laetevirens</i>	-	-	11	3	52	15	3971.13	46.7403
<i>Tecoma stans</i>	-	-	11	7	4	3	556.85	13.1083
<i>Cedrela odorata</i>	-	-	9	7	1	1	131.63	9.5610
<i>Karwinskia humboldtiana</i>	-	-	5	4	3	2	163.60	7.6939
<i>Verbesina persicifolia</i>	-	-	5	2	8	1	558.73	7.4232
N/I_9	-	-	6	4	2	2	82.15	7.3184
<i>Cordia diversifolia</i>	-	-	2	2	2	2	123.46	5.4353
Exclusivas de Selva								
<i>Elaeodendron trichotomum</i>	8	6	-	-	-	-	58.04	6.9155
N/I_10	5	3	-	-	-	-	199.88	3.8240
<i>Coccoloba liebmannii</i>	6	3	-	-	-	-	159.83	3.7582
<i>Exostema mexicanum</i>	6	3	-	-	-	-	27.65	3.4874
<i>Petrea volubilis</i>	15	2	-	-	-	-	33.14	2.5337
<i>Capparis</i> sp.	1	1	-	-	-	-	98.17	2.4396
N/I_2	4	2	-	-	-	-	5.34	2.2981
<i>Heliocarpus pallidus</i>	2	2	-	-	-	-	9.82	2.2748
<i>Rourea glabra</i>	2	2	-	-	-	-	4.08	2.2631
N/I_3	1	1	-	-	-	-	152.05	1.4389
<i>Cupania dentata</i>	1	1	-	-	-	-	1.26	1.1965
<i>Celtis</i> sp.	3	1	-	-	-	-	16.18	1.1930
<i>Dalbergia brownei</i>	1	1	-	-	-	-	7.85	1.1434
N/I_1	1	1	-	-	-	-	7.85	1.1434
<i>Citrus</i> sp.	1	1	-	-	-	-	5.03	1.1376
N/I_4	1	1	-	-	-	-	4.79	1.1372
<i>Chiococca alba</i>	1	1	-	-	-	-	4.08	1.1357
<i>Callicarpa</i> sp.	1	1	-	-	-	-	2.83	1.1331
<i>Celastraceae</i>	1	1	-	-	-	-	1.96	1.1314
<i>Casearia</i> sp.	1	1	-	-	-	-	1.26	1.1299
<i>Eugenia</i> sp.	1	1	-	-	-	-	1.26	1.1299
<i>Piper auritum</i>	1	1	-	-	-	-	0.71	1.1288
<i>Carica papaya</i>	1	1	-	-	-	-	3.14	1.1280

Exclusivas de Acahual								
<i>Leucaena leucocephala</i>	-	-	48	12	-	-	904.39	16.4612
<i>Callicarpa acuminata</i>	-	-	8	6	-	-	434.09	7.6442
<i>Rocheffortia lundellii</i>	-	-	16	6	-	-	109.33	7.4000
<i>Diphysa robinoides</i>	-	-	6	5	-	-	734.58	6.9472
<i>Bumelia celastrina</i>	-	-	9	5	-	-	123.62	6.0681
<i>Bauhinia divaricata</i>	-	-	53	3	-	-	434.33	5.8786
<i>Cestrum dumetorum</i>	-	-	7	4	-	-	121.27	4.8835
<i>Maclura tinctoria</i>	-	-	6	4	-	-	20.89	4.6871
N/I_8	-	-	3	3	-	-	55.37	3.5270
<i>Desmopsis trunciflora</i>	-	-	4	3	-	-	13.67	3.4947
N/I_7	-	-	6	2	-	-	13.27	2.4526
<i>Pithecellobium insigne</i>	-	-	5	2	-	-	3.22	2.4016
<i>Pisonia aculeata</i>	-	-	3	2	-	-	5.11	2.3349
<i>Gliricidia sepium</i>	-	-	1	1	-	-	180.96	1.4373
<i>Solanum diphyllum</i>	-	-	5	1	-	-	88.51	1.4278
<i>Casearia guevarana</i>	-	-	4	1	-	-	91.34	1.3975
<i>Cordia dentata</i>	-	-	1	1	-	-	31.42	1.1965
<i>Erythroxylum havanense</i>	-	-	2	1	-	-	8.17	1.1939
Apocynaceae	-	-	2	1	-	-	6.28	1.1909
<i>Piscidia piscipula</i>	-	-	1	1	-	-	9.50	1.1612
<i>Malvaviscus arboreus</i>	-	-	1	1	-	-	7.85	1.1586
N/I_5	-	-	1	1	-	-	5.97	1.1556
<i>Anacardium occidentale</i>	-	-	1	1	-	-	5.03	1.1540
Oleaceae	-	-	1	1	-	-	3.85	1.1521
<i>Ehretia tinifolia</i>	-	-	1	1	-	-	2.83	1.1505
<i>Adelia</i> sp.	-	-	1	1	-	-	1.96	1.1491
<i>Myginda gaumeri</i>	-	-	1	1	-	-	1.96	1.1491
<i>Pithecellobium dulce</i>	-	-	1	1	-	-	0.08	1.1461
N/I_6	-	-	1	1	-	-	0.0000	1.2281
Exclusivas de Matorral								
<i>Erythroxylum areolatum</i>	-	-	-	-	11	4	265.70	7.4389
<i>Turnera diffusa</i>	-	-	-	-	8	2	66.21	3.7339
<i>Mimosa tricephala</i>	-	-	-	-	1	1	105.87	1.8118
<i>Psidium guajava</i>	-	-	-	-	1	1	90.79	1.7328

Como se mencionó anteriormente la especie más abundante y registrada en los tres hábitats fue *B. alicastrum*, pero su abundancia fue notablemente mayor en la selva (1435 individuos, siendo además la más abundante para este hábitat) en donde también tuvo su frecuencia más alta, siendo mucho más rara en el matorral (2 individuos; Fig. 9). Destaca en la selva también *Nectandra salicifolia* por su abundancia, pero particularmente porque

fue registrada en 29 de los 30 cuadros de este hábitat. Igualmente vale la pena resaltar que la especie más abundante y frecuente (registrada en 23 cuadros) en el acahual fue *Casearia corymbosa* y en el matorral fue *Randia laetevirens*. Esta última fue registrada en 15 cuadros, lo que corresponde casi a la totalidad de cuadros de este hábitat con especies leñosas adultas establecidas (ver Métodos).

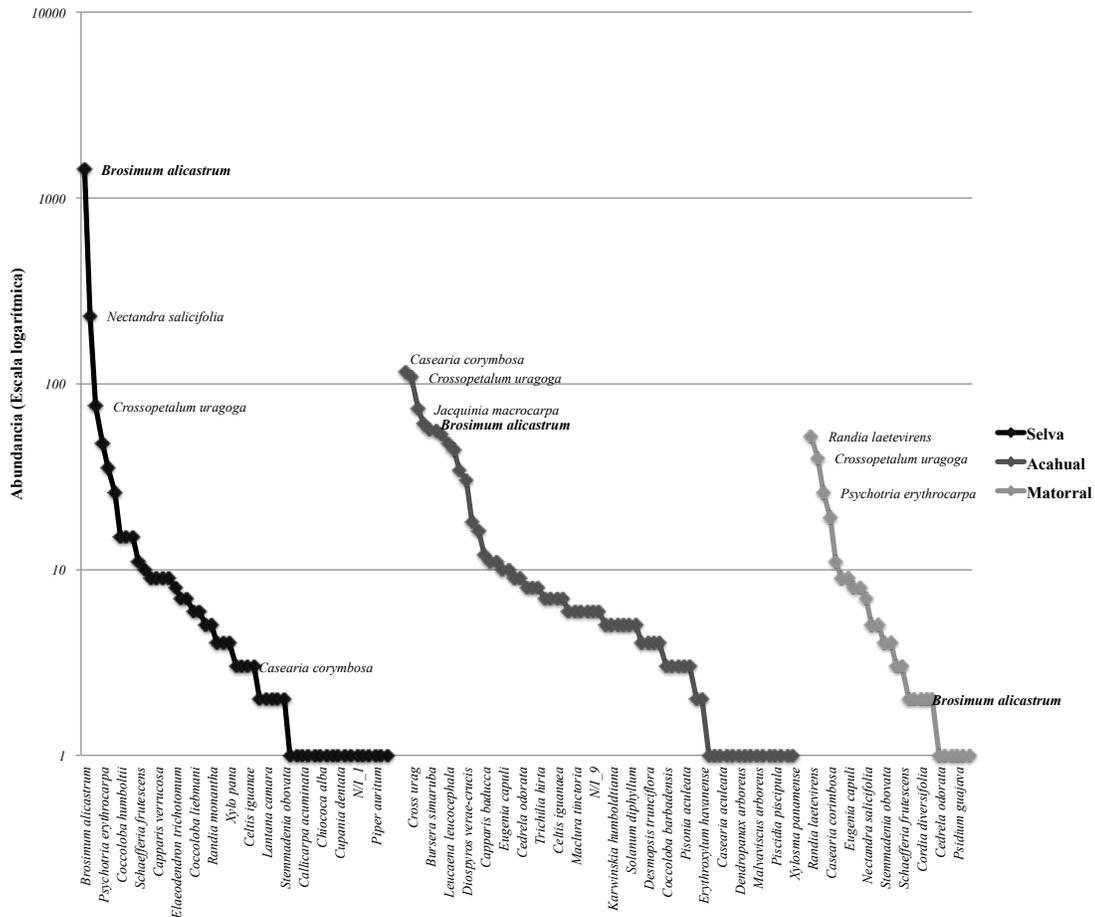


Figura 9. Representación del rango-abundancia (escala logarítmica) de todas las morfoespecies para cada uno de los hábitats. Resaltándose en negrita el caso particular de *Brosimum alicastrum*.

Del total de especies registradas en este estudio, solamente 15 (15.8% de la riqueza total) fueron registradas en los tres hábitats. Aunque aparecieron en los tres hábitats, estas especies presentan marcadas diferencias en cuanto a sus abundancias en cada hábitat (Fig. 10). Vale la pena resaltar que estas especies se caracterizan por ser dispersadas por aves

frugívoras (especies ornitócoras), con la excepción de *Tabebuia rosea* que es dispersada por viento (anemócora). Destaca el caso de *Crossopetalum uragoga* que se puede considerar como común en el mosaico de vegetación estudiado, pues su abundancia es relativamente alta para los tres hábitats estudiados (Cuadro 3 y Fig. 10). Sin embargo también se encuentran casos como *Casearia corymbosa* la cual fue la especie más abundante en el acahual (116 individuos), la tercera en el matorral (19 ind.), pero para la selva se encuentra entre las especies menos abundantes (3 ind.).

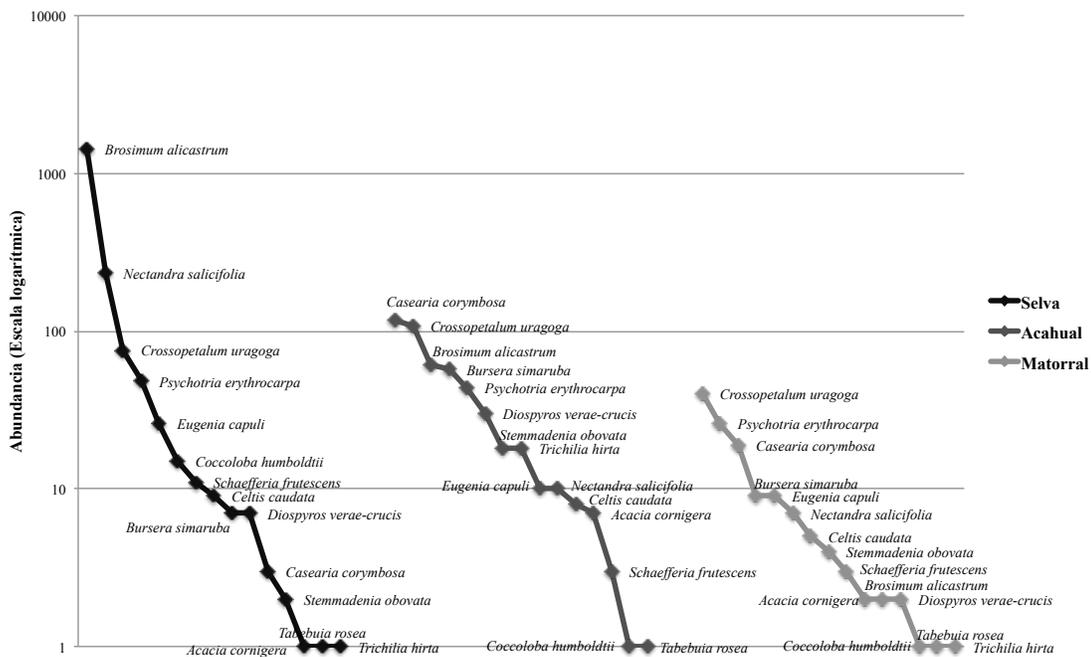


Figura 10. Representación del rango-abundancia (escala logarítmica) por hábitat de las 15 especies compartidas entre los tres sitios de estudio.

7.3 Relaciones florísticas de la ‘regeneración de avanzada’ entre hábitats

Al comparar la similitud florística entre hábitats, mediante el índice de Morisita (el cual es virtualmente independiente del tamaño de muestra) se encontró que la mayor disimilitud se presentó entre la selva y el matorral, con una diferencia del 93% en su composición de especies (Cuadro 4). La disimilitud entre el matorral y el acahual fue comparativamente menor, compartiendo alrededor del 50% de sus especies.

Para lo obtenido con el índice de Jaccard se puede ver que son menos disímiles en composición la selva y el acahual (Cuadro 4). Igualmente se evidencia una similitud relativamente baja entre los hábitats; con solamente un tercio (aprox. 30%) de especies compartidas entre pares de ellos (Cuadro 4). Se puede evidenciar que a diferencia de Jaccard, los resultados obtenidos con Morisita se encuentran influenciados por las abundancias registradas en cada hábitat y particularmente por especies con altos y contrastantes valores de abundancias entre hábitats como es el caso de *Brosimum alicastrum*.

Cuadro 4. Porcentajes de disimilitud florística entre los hábitats estudiados según los índices de Morisita y Jaccard.

	Morisita	Jaccard
Selva – Acahual	80	66
Selva - Matorral	93	76
Acahual - Matorral	48	69

7.4 Descripción al interior de cada hábitat y entre hábitats

7.4.1 Variación intra- e inter- parcela de la riqueza

En cuanto a la variación observada al interior de cada uno de los hábitats, se puede observar en la figura 11 que la riqueza promedio por cuadro ($n = 30$) en el matorral (2.8 especies por cuadro o en 25 m²) es semejante al valor de riqueza por cuadro más bajo encontrado en la selva (2 especies), siendo este hábitat el más pobre en especies por cuadro en comparación con los otros dos hábitats. El acahual es el hábitat que mostró el intervalo de variación más amplio para la riqueza por cuadro. Adicionalmente se puede evidenciar que la cuarta parte más rica de los cuadros de acahual (cuartil superior) es notablemente rica, puesto que estos cuadros tienen riquezas mayores a las registradas en el 75% de los cuadros de selva (Fig. 11). El cuadro más rico en matorral tuvo 12 especies, siendo un cuadro atípico (dato extremo, i.e. ‘outlier’) para este hábitat, que por cierto tuvo una riqueza similar al cuadro más rico de la selva (14 especies).

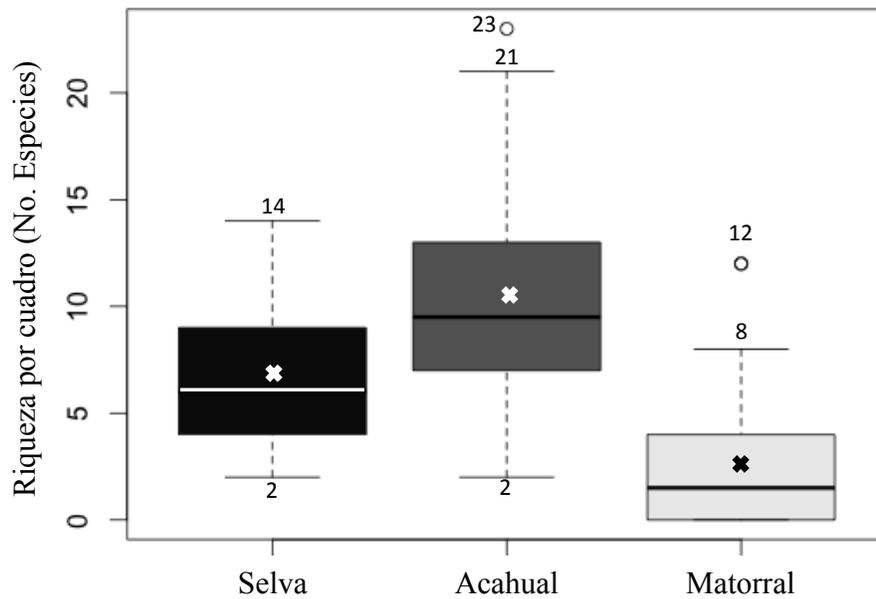


Figura 11. Variación de la riqueza por cuadro en cada uno de los tres sitios de estudio (n = 30 cuadros por sitio). Cada caja representa los dos cuartiles más cercanos a la mediana (línea horizontal que divide la caja), así como el cuartil superior y el inferior (bigotes). Se escriben con número los límites máximos y mínimos registrados en cada sitio. Igualmente están representados los cuadros con datos extremos (demasiado alejados de la mediana) y la riqueza promedio por cuadro para cada hábitat (cruz).

La riqueza promedio por cuadro fue significativamente distinta ($F_{(2,87)} = 36.2$; $p < 0.005$) entre los hábitats, siendo significativamente menor la riqueza del matorral en comparación con la del acahual y la selva, pero no entre estos dos últimos hábitats (Cuadro 5).

Cuadro 5. Riquezas promedio de cada hábitat (con desviación estándar). Los valores con letra distinta son significativamente diferentes, según la prueba de Tukey ($\alpha = 0.05$).

	Riqueza promedio
Selva	6.8 +/- 3.2 a
Acahual	10.3 +/- 4.9 a
Matorral	2.8 +/- 3.5 b

7.4.2 Variación intra- e inter- parcela para la abundancia por cuadro

Se registró un total de 2053 individuos en la selva, seguido por el acahual con 957 y finalmente el matorral con 229. En este caso la densidad tuvo su mayor variación en la selva (intervalo considerablemente mayor a los otros dos hábitats). Al observar la abundancia por cuadro en los tres hábitats se evidencia una clara diferencia del matorral con respecto al acahual y la selva. El valor máximo del matorral (22 individuos en 25 m²) es inferior a la mediana de la selva (28.5) y la del acahual (27), es decir que la mitad más densa de los cuadros de selva y de acahual fueron mucho más densos que cualquier cuadro del matorral (Fig. 12). A pesar de esto, se tiene un valor extremo donde uno de los cuadros de matorral tuvo un total de 57 individuos, valor cercano al cuartil superior de la selva (55 individuos). También se observa que los cuadros menos abundantes tanto en selva como en acahual tuvieron valores similares; 8 y 7 individuos, respectivamente. Sin embargo, hay que destacar que para la selva se registraron cuadros con abundancias extremas de 159, 162, 237 y 713 individuos, mientras que la máxima abundancia por cuadro registrada en acahual fue de 84 individuos (Fig. 12), y ello explica el porqué a pesar de que las medianas de selva y acahual son similares, sus valores promedio por cuadro no lo son.

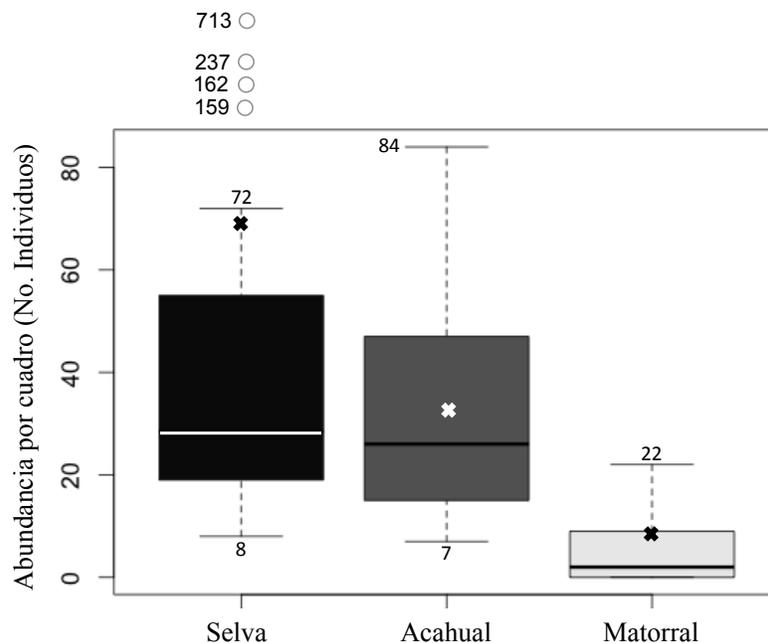


Figura 12. Abundancia por cuadro (i.e. número de individuos en 25 m²) en cada uno de los tres hábitats (n = 30 cuadros por sitio). Cada caja representa los dos cuartiles más cercanos a la mediana (línea horizontal que divide la caja), así como el cuartil superior y el inferior

(bigotes). Se escriben con número los límites máximos y mínimos registrados en cada sitio (n=30). Igualmente están representados los cuadros datos extremos (demasiado alejados de la mediana) y la abundancia promedio por cuadro para cada hábitat (cruz).

Se encontraron diferencias significativas en la abundancia promedio por cuadro entre los tres sitios ($F_{(2,75)} = 15.9$; $p < 0.05$), las pruebas de comparación de medias (Tukey) mostraron que el matorral tuvo una abundancia promedio por cuadro significativamente menor a los otros dos hábitats (selva y acahual) pero no hubo diferencias entre estos dos últimos (Cuadro 6).

Cuadro 6. Abundancias promedio (con desviación estándar) por cuadro (25 m²) de cada hábitat. Los valores con letra diferente son significativamente diferentes, según la prueba de Tukey ($\alpha=0.05$).

	Abundancia promedio
Selva	68.4 +/- 132.3 a
Acahual	31.9 +/- 21.2 a
Matorral	7.6 +/- 12.6 b

7.5 Caracterización micro-ambiental y de la vegetación adulta

7.5.1 Pendiente del terreno

Para el componente de la topografía del terreno se evidenció que la mayoría de cuadros en la selva se encuentran en terreno plano (22 cuadros) y solo tres en una pendiente pronunciada (Fig. 13). Para el acahual la totalidad de los cuadros se encontraron en terreno plano, a pesar de que el acahual presenta una zona más alta que otra, no se percibe en la inclinación de los cuadros (Fig. 13). Finalmente la mayor heterogeneidad topográfica se presentó en el matorral, en donde siete cuadros tuvieron una pendiente pronunciada, sin embargo también en matorral la mayoría de sus cuadros están en una pendiente plana (Fig. 13), ya sea en hondonadas o en las cimas de las dunas.

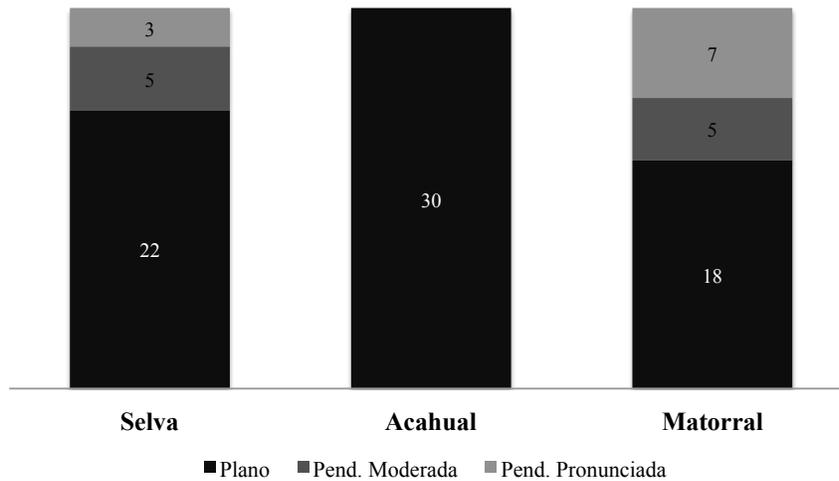


Figura 13. Clasificación de las unidades de muestreo para cada tipo de hábitat en las categorías de pendiente: Plano (1-13°), pendiente moderada (14-20°) y pendiente pronunciada (21-38°).

7.5.2 Ambiente lumínico

En cuanto al componente del ambiente lumínico, el porcentaje de cobertura del dosel arbóreo (i.e. follaje) fue mayor en los cuadros de selva y de acahual, en donde todos sus cuadros tuvieron valores mayores a 70% de cobertura y más de la mitad de los cuadros de ambos hábitats tuvieron coberturas mayores al 90% (Fig. 14). En el matorral se detectó la mayor variación y los valores más bajos de cobertura del dosel, pues con la excepción de un cuadro atípico (con cobertura del dosel de 96%) el resto tuvo valores menores a 60% y tres cuartas partes de los cuadros de este hábitat no superaron el 40% de cobertura o sombra arbórea (Fig. 14).

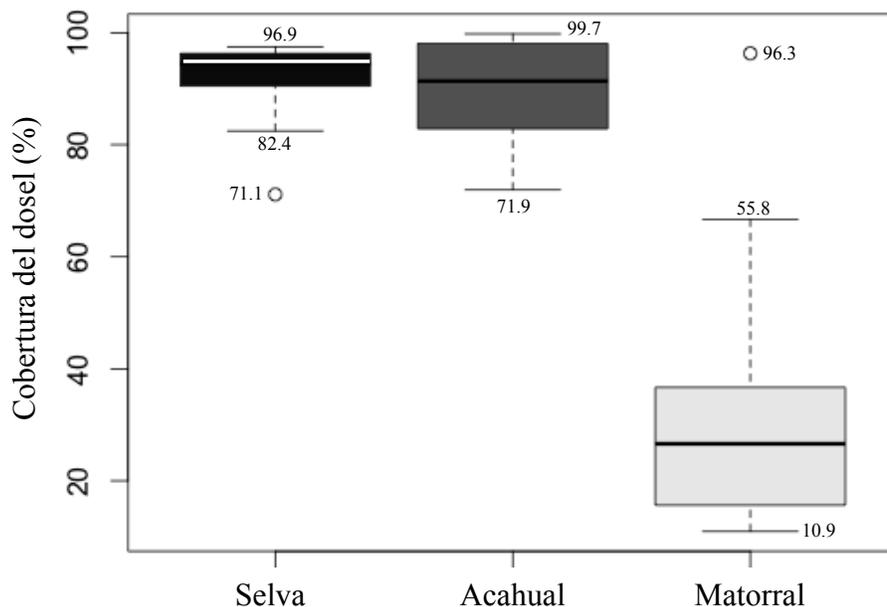


Figura 14. Cobertura del dosel de cada uno de los tres hábitats. Cada caja representa los dos cuartiles mas cercanos a la mediana (línea horizontal que divide la caja), así como el cuartil superior y el inferior (bigotes). Se escriben con número los límites máximos y mínimos registrados en cada sitio (n=30).

En cuanto al LAI se puede observar que en el caso de la selva varió entre 1.6 y 4.7 cm^2/cm^2 (Fig. 15) con la mitad de los cuadros entre 2.5 y 3.5. Mientras que en el acahual el LAI tuvo una mucho mayor variación, con un valor máximo de 6.8 y mínimo de 1.1 (Fig. 15). Para el caso del matorral, el mayor valor de LAI fue de 3.4 que corresponde a un cuadro atípico con un valor extremo. El resto de cuadros en matorral registraron valores inferiores a 1 cm^2/cm^2 (Fig. 15).

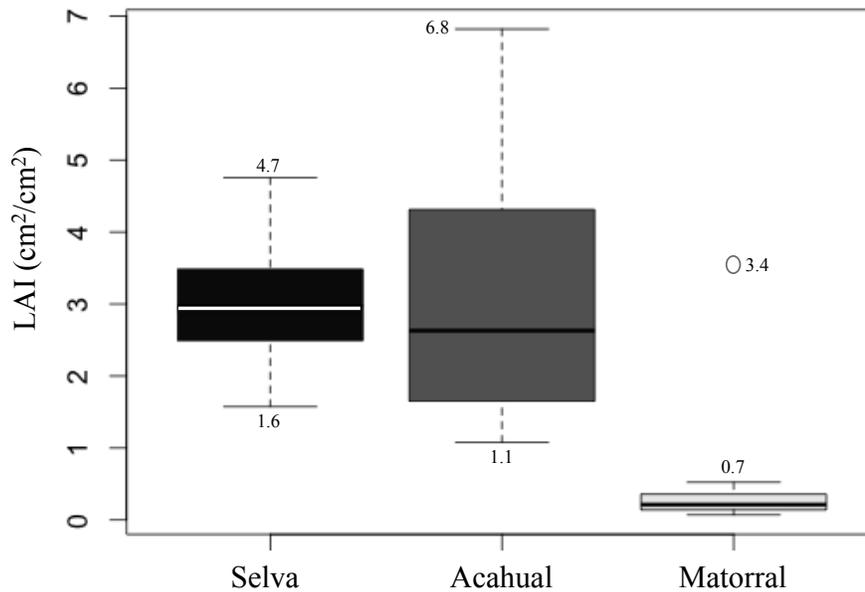


Figura 15. Variación del índice de área foliar (LAI, por sus siglas en inglés) en cada uno de los tres hábitats estudiados. Cada caja representa los dos cuartiles más cercanos a la mediana (línea horizontal que divide la caja), así como el cuartil superior y el inferior (bigotes). Se escriben con número los límites máximos y mínimos registrados en cada sitio (n=30 cuadros por hábitat).

Tanto los datos de la cobertura del dosel como los del LAI se complementan al reconocer los atributos del dosel en las fotografías hemisféricas (Fig. 16, 17 y 18). Para el caso de la selva (Fig. 16) podemos distinguir dos escenarios, uno en donde se pueden encontrar zonas con coberturas altas hasta del 96% mientras que en otro escenario con mucho menos cuadros que el anterior, encontramos un dosel relativamente abierto que corresponde a cuadros ubicados en las cimas de las dunas de la selva. Estos cuadros de selva con dosel relativamente abierto se caracterizaron por tener especies heliófilas en la regeneración de avanzada, tales como *Opuntia* sp. y *Lantana camara*. En el caso del acahual (Fig. 17) es posible reconocer una alta heterogeneidad en la cobertura y densidad del dosel, pues se observan zonas o sub-parcelas donde la mayoría de los cuadros aun presentan una alta cobertura de pastos en ellos, pero estos colindan o están relativamente cerca de otros cuadros cuyas coberturas del dosel son altas y en los que ya no encontramos pastos además de que presentan altas riquezas de especies leñosas. Finalmente, en el caso del matorral

(Fig. 18) se observó una ausencia de dosel arbóreo o de plantas leñosas en 16 de los 30 cuadros. Sin embargo, en matorral hubo unos cuantos cuadros con cobertura de dosel comparativamente altos, llegando uno a ser del 96% y fue en estos cuadros más sombreados en donde se registraron individuos de especies características de selva como *B. alicastrum*, como parte de la regeneración de avanzada del matorral.

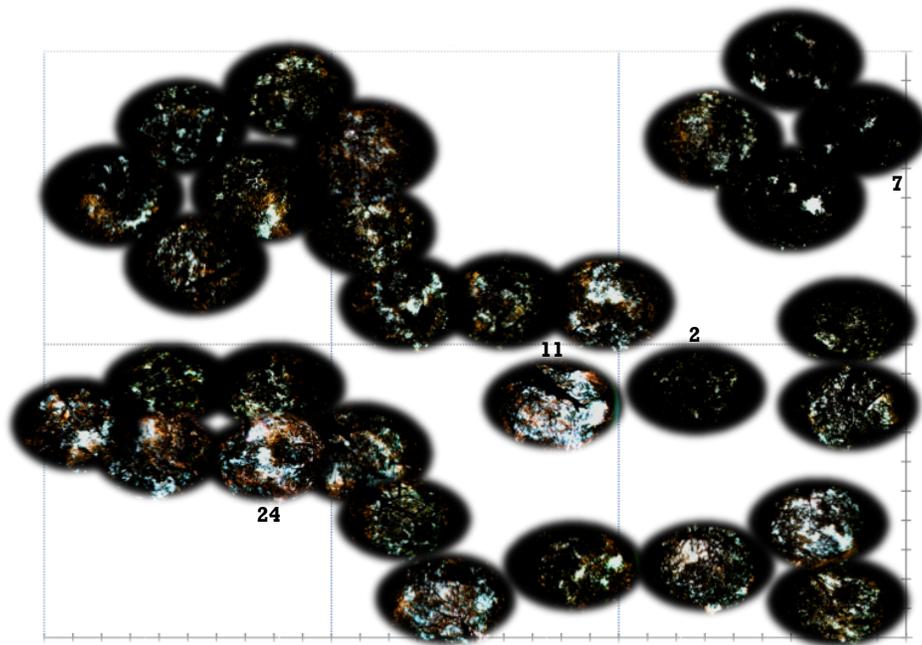


Figura 16. Representación del dosel para cada uno de los 30 cuadros de muestreo de la selva. En negrita se resaltan los cuadros con los datos de mayor (2 y 7) y menor (11 y 24) cobertura del dosel.

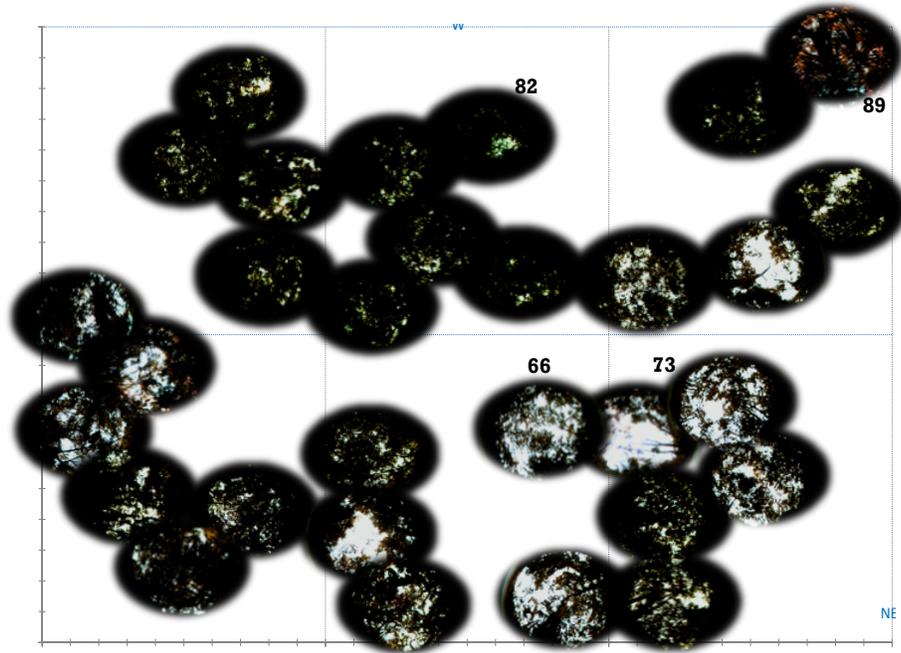


Figura 17. Representación del dosel para cada uno de los 30 cuadros de muestreo de el acahual. En negrita se resaltan los cuadros con los datos de mayor (82 y 89) y menor (66 y 73) cobertura del dosel.

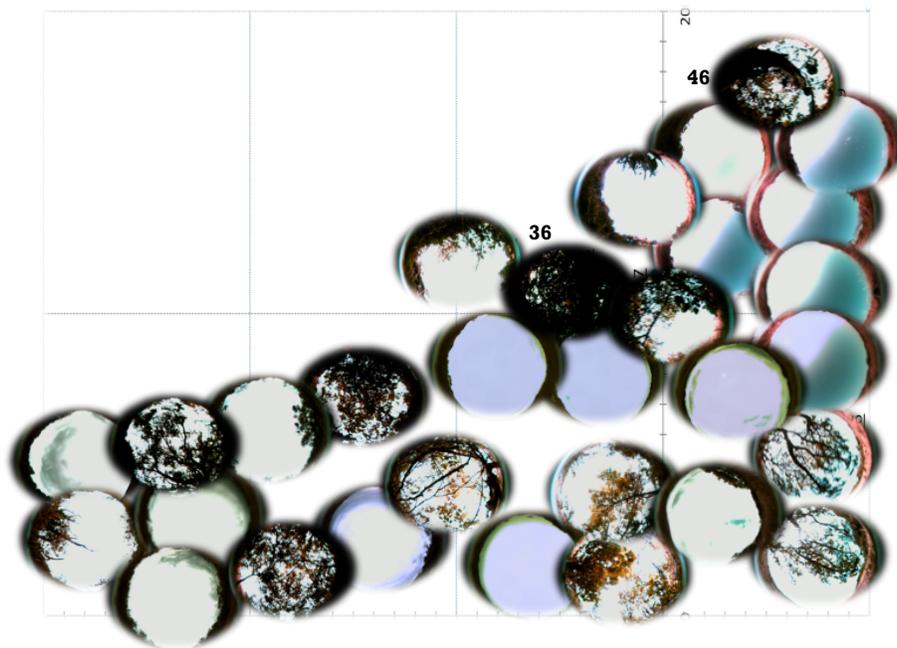


Figura 18. Representación del dosel para cada uno de los 30 cuadros de muestreo de el matorral. En negrita se resaltan los cuadros con los datos de mayor (36 y 46) cobertura del dosel.

7.5.3 Coberturas del suelo en el sotobosque

Para las coberturas del suelo registradas en el sotobosque se observó que los pastos fueron la cobertura dominante en el matorral donde casi la totalidad de los cuadros tuvieron coberturas de pastos iguales o superiores al 60%. Sin embargo se registraron unos cuantos cuadros sin presencia de pastos en matorral (Fig. 19a). En el acahual se tienen zonas donde la cobertura de pastos es un elemento importante (25% aproximadamente; Fig. 19a), pero también hay cuadros de acahual sin pastos. Mientras que para la selva en ninguno de sus cuadros se registró cobertura de pastos. Para el caso de las herbáceas, se observó que también tienen valores de cobertura altos en el matorral (Fig. 19b) correspondiendo principalmente a plantas herbáceas heliófilas, mientras que en el caso de la selva y acahual, se registraron pocos cuadros con herbáceas, tratándose de especies umbrófilas y siempre con valores de coberturas relativamente bajos.

En cuanto al porcentaje de suelo desnudo, el acahual tuvo los mayores valores en la mayoría de los cuadros (Fig. 19c). Mientras que en la selva la mayoría de cuadros tienen una cobertura de suelo desnudo menor al 40%, sin embargo hubo cuadros con más del 80% de suelo desnudo (Fig. 19c). En el matorral el suelo desnudo usualmente ocupó menos del 15% del cuadro (Fig. 19c) debido principalmente a la presencia de pastos y hierbas heliófilas en ellos.

Para el caso de la hojarasca sobre el suelo, en el acahual se registró que la mitad de los cuadros tuvieron coberturas del 80% aproximadamente (Fig. 19d). Para la selva se registró un límite superior del 100% cubierto por hojarasca en unos cuantos cuadros. Sin embargo, la mayoría de cuadros presentaron coberturas de hojarasca menores al 70% (Fig. 19d). Para el matorral no se registró cobertura de hojarasca en ninguno de los cuadros (Fig. 19d).

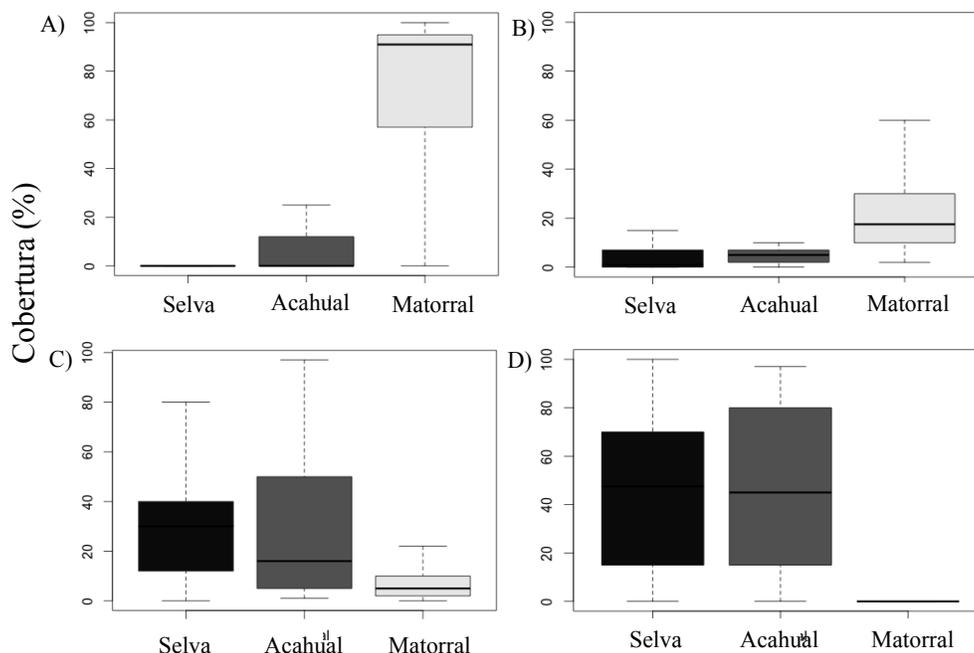


Figura 19. Cobertura de pastos (A), herbáceas (B), suelo desnudo (C) y hojarasca (D) para cada uno de los tres hábitats. Se representan los límites máximos y mínimos registrados en cada sitio (n=30).

7.5.4 Vegetación forestal adulta

En total se registraron 566 individuos con $DAP \geq 5$ cm en los 90 cuadros de 10 x 10 m (total de 9,000 m² de muestreo), con 78 especies pertenecientes a 39 familias (Anexo 2). Las familias mejor representadas fueron Fabaceae, Bignoniaceae, Moraceae, Celastraceae y Sapindaceae (Cuadro 7). En selva, se registraron el mayor número de individuos y especies, seguida por el acahual y en matorral (Cuadro 7).

Cuadro 7. Número de especies y de individuos registrados de los adultos, mostrando las familias más representativas para cada uno de los hábitats de estudio.

	Selva	Acahual	Matorral
Número de individuos	262	252	55
Número de especies	52	40	12
Familias mas ricas	Fabaceae (12 spp.) Bignoniaceae (6 spp.) Moraceae (5 spp.) Celastraceae (4 spp.) Sapindaceae (3 spp.)		

La mayoría de las especies registradas fueron árboles (34 especies), seguidas por arbustos (19 especies) y un porcentaje menor de la riqueza y abundancia total correspondieron a otras formas de crecimiento como trepadoras (Anexo 2). En cuanto a la tipología sucesional se observó que la mayor riqueza corresponde a especies primarias de selva (32 especies) y en segundo lugar para las especies secundarias (27 especies) (Anexo 2).

7.5.4.1 Estructura de la comunidad adulta

Es posible evidenciar como la abundancia de adultos por cuadro así como su variación en las parcelas de selva y acahual fueron muy similares entre estos hábitats y comparativamente mayores a lo registrado en matorral. En el matorral el cuadro con mayor número de individuos fue de 12 individuos y fue el único cercano a lo registrado en selva y acahual (Fig. 20).

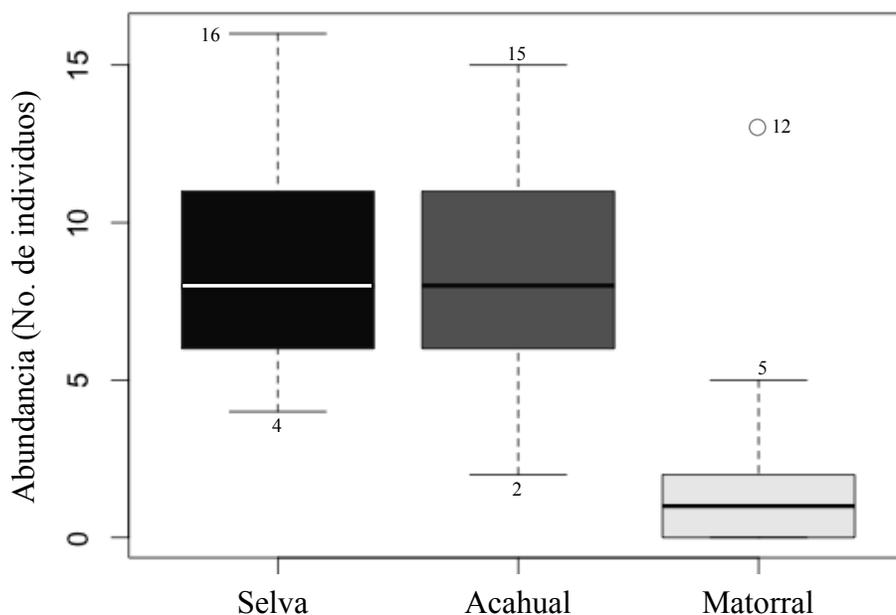


Figura 20. Abundancia de la comunidad de adultos de cada uno de los tres hábitats. Cada caja representa los dos cuartiles más cercanos a la mediana (línea horizontal que divide la caja), así como el cuartil superior y el inferior (bigotes). Se escriben con número los límites máximos y mínimos registrados en cada sitio (n=30).

Para el caso de la riqueza de adultos se registró un límite máximo para la selva de diez especies, mientras que para el acahual se registró un dato extremo de nueve especies (Fig. 21). En selva la mitad más rica de los cuadros tuvieron 6 ó más especies, valor de riqueza que fue raro en el acahual (pocos cuadros se acercaron a este valor) y nunca se registró en matorral. Tanto para la selva como para el acahual, los cuadros con menos especies tuvieron valores muy bajos de 2 y 1 especie, respectivamente (Fig. 21). Varios cuadros del matorral no tuvieron especies leñosas (ver Métodos).

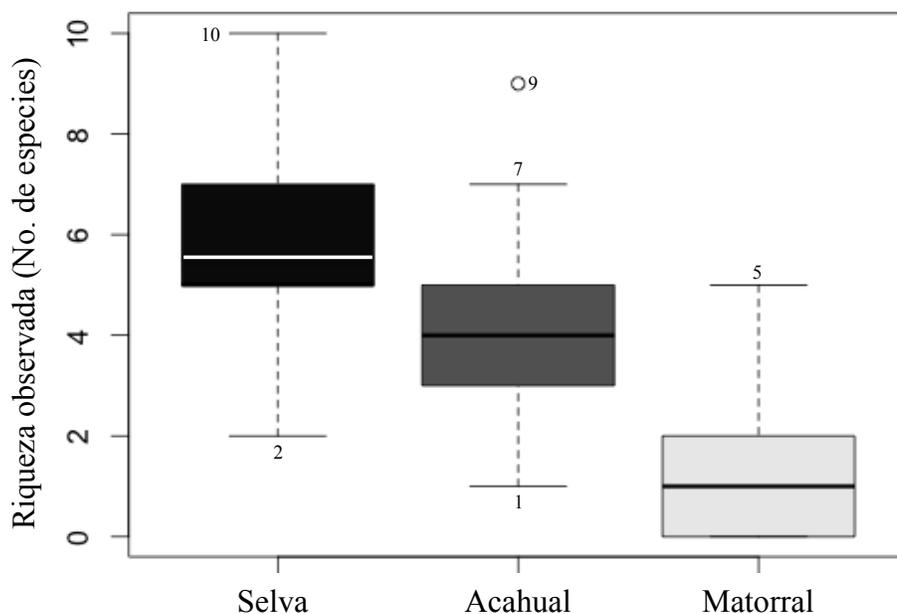


Figura 21. Riqueza por cuadro (100 m²) de la comunidad de adultos de cada uno de los tres hábitats. Cada caja representa los dos cuartiles mas cercanos a la mediana (línea horizontal que divide la caja), así como el cuartil superior y el inferior (bigotes). Se escriben con número los límites máximos y mínimos registrados en cada sitio (n=30 cuadros por hábitat).

Finalmente, en cuanto al área basal por cuadro (i.e. en 100 m²) en cada hábitat, se registró el mayor valor en un cuadro de selva (1.4 m²), seguido por el acahual (1.32 m²; Fig. 22). la mayoría de los cuadros del matorral tienen valores menores a 0.007 m² de área basal (Fig. 22).

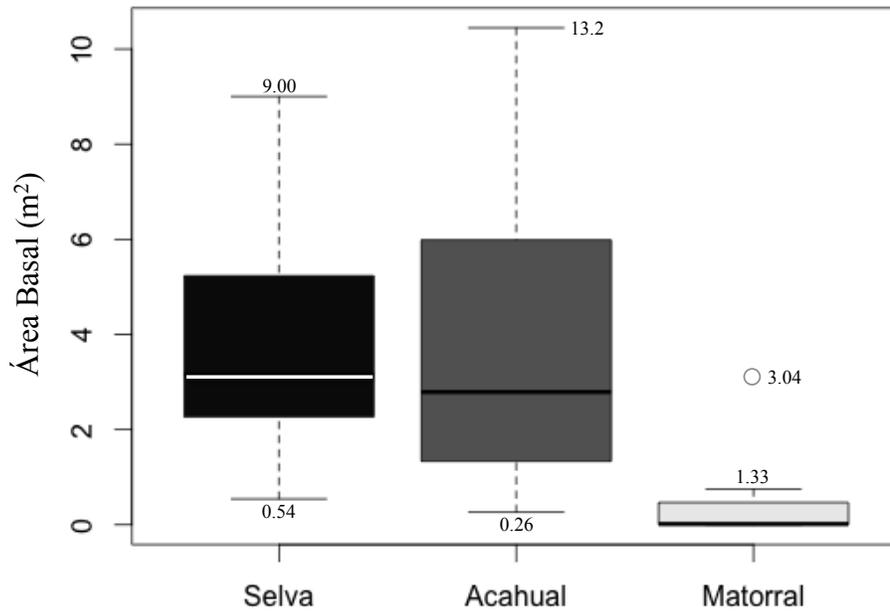


Figura 22. Área basal por cuadro (100 m²) para la comunidad de adultos (individuos con DAP > 5cm) de cada uno de los tres hábitats. Cada caja representa los dos cuartiles más cercanos a la mediana (línea horizontal que divide la caja), así como el cuartil superior y el inferior (bigotes). Se escriben con número los límites máximos y mínimos registrados en cada sitio (n=30 cuadros por hábitat).

7.6 Relación de la composición de la comunidad de ‘regeneración de avanzada’ con las variables micro-ambientales y la comunidad de adultos.

En el análisis multivariado de ordenación por componentes principales (PCA) de las 95 especies y 78 cuadros de 25 m² (ver Métodos) los dos ejes obtenidos en la ordenación explicaron el 65% de la varianza (36% para el eje 1 y 29% para el eje 2). En la figura 23 es posible evidenciar como el eje 1 (horizontal) separó los cuadros de selva (valores positivos hacia la derecha) de los de acahual y matorral (valores bajos y negativos, hacia la izquierda de este eje). Al estimar los coeficientes de correlación (Pearson) de las abundancias de las especies por cuadro con los valores PCA del cuadro sobre este eje, es posible observar que las mayores correlaciones se obtuvieron con *B. alicastrum* (0.942), *N. salicifolia* (0.714), *L. leucocephala* (-0.32) y *C. corymbosa* (-0.326). Para el caso de las primeras dos especies la correlación fue positiva con la selva, mientras que para la tercera y para la última los mayores valores de abundancia se registraron en el matorral y el acahual (Cuadro 3 y

Anexo 1), correspondiendo a los cuadros con los valores más bajos sobre el eje 1. Igualmente se observa en la figura 24 las correlaciones entre la abundancia por cuadro y los valores PCA del eje 1 para cada una de estas especies, confirmando como estas especies tienen el mayor peso en el eje 1.

Para el caso del eje 2 del PCA (eje vertical en Fig. 23) separa ampliamente a los cuadros del acahual; ya que varios de sus cuadros los encontramos en el extremo superior de este eje (i.e. valores más altos). Otros cuadros del acahual tienen valores intermedios a lo largo de este eje, y algunos cuantos están en el extremo negativo del eje 2. Los cuadros de selva tienen valores negativos e intermedios (al centro) sobre este eje, mientras que los de matorral están concentrados en el extremo inferior con valores muy bajos sobre este eje (Fig. 23). Las especies cuyas abundancias tuvieron mayor correlación (Pearson) con los valores de la ordenación del eje 2 fueron *Jacquinia macrocarpa* (0.698), *C. corymbosa* (0.687), *C. uragoga* (0.708) y *Psychotria erythrocarpa* (0.699). Los cuadros con mayor abundancia de estas especies están ubicados hacia la parte superior del eje 2 (Fig. 24). Al comparar con los valores de IVI de cada una de estas especies, es posible reconocer que para el caso de *J. macrocarpa*, *C. uragoga* y *P. erythrocarpa* se tuvieron valores mayores para la selva y el acahual (Anexo 1). Esto se complementa al observar las abundancias y la tendencia de estas especies a lo largo de los tres hábitats.

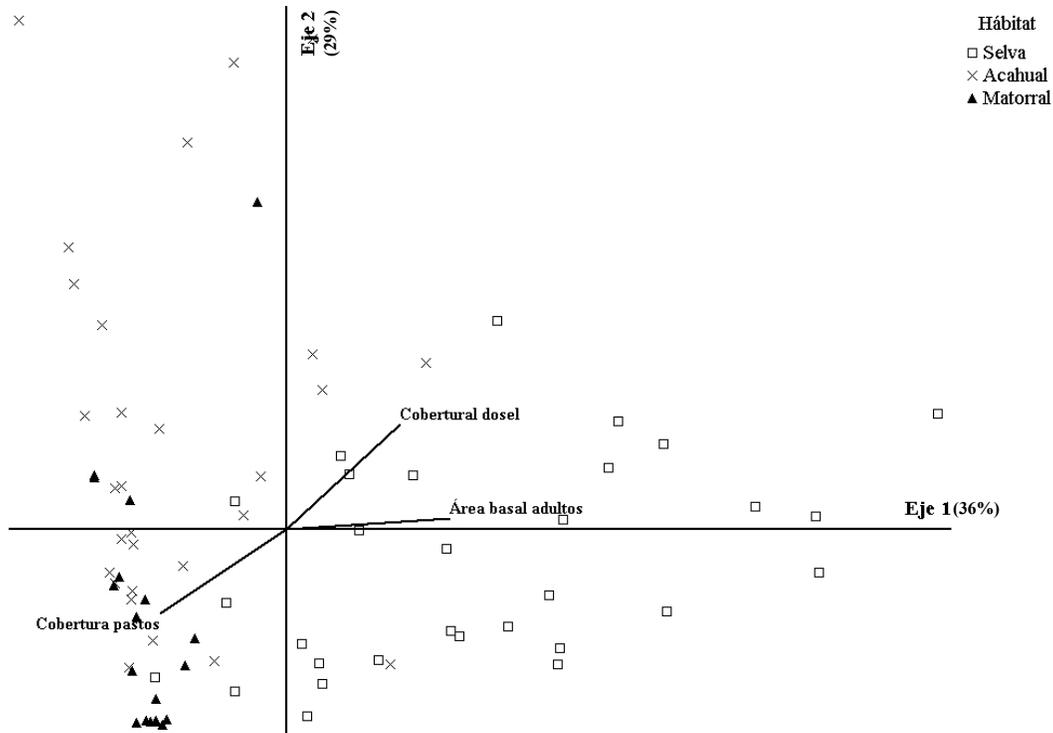


Figura 23. Representación de la ordenación (PCA) de la composición de especies (cada eje con su porcentaje de explicación e la variación) y el “biplot” de las variables micro-ambientales con una correlación mayor o igual a 0.220 con las abundancias de los cuadros de muestreo (150 de aumento).

Por otro lado, al observar el “biplot” (Fig. 23) de las variables ambientales por cuadro en la ordenación de las especies, se observa que del conjunto de diez variables micro-ambientales (7 variables) y de la comunidad de adultos (3 variables), solo tres tuvieron correlaciones significativas y relativamente altas, estas tres variables fueron: la cobertura de pastos al interior del cuadro de 5x5 m; la cobertura del dosel arbóreo por encima de este cuadro y el área basal de adultos dentro del cuadro de 10x10 m. Es decir que aquellos cuadros con valores promedio con los dos ejes se encuentran hacia el centro del “biplot” y la dirección del eje de la variable ambiental se da hacia los cuadros cuya abundancia aumenta en respuesta a la variable ambiental. Igualmente estas tres variables fueron las que mayores correlaciones tuvieron con los ejes de la ordenación (Cuadro 8). Para el caso de la cobertura de pastos por cuadro se tuvo una relación directa con las unidades de muestreo del matorral (Fig. 23) y presentó una correlación ligeramente más fuerte con el eje 1, siendo

negativa para ambos ejes (cuadro 8); cuadros con altos valores de cobertura de pastos están ubicados en el extremo inferior izquierdo de la ordenación. El porcentaje de cobertura del dosel arbóreo por cuadro tuvo una correlación similar y relativamente alta con ambos ejes (cuadro 8) y su orientación se encuentra entre la nube de puntos de la selva y del acahual (Fig. 23) separando hacia arriba y a la derecha de la ordenación a los cuadros con valores de cobertura arbórea más altos, y hacia abajo y a la izquierda a los cuadros con valores de cobertura arbórea más bajos. Finalmente para el caso del área basal de adultos (individuos con $DAP \geq 5$ cm de cada cuadro) se observó una baja relación con el eje 2 (0.13) en comparación con el eje 1 (0.487), así como también una mayor relación hacia las unidades de muestreo de la selva (Fig. 23), lo que hace que la línea sea casi paralela al eje 1. Los cuadros con mayor área basal de adultos están hacia el extremo derecho de este eje que es en donde están los cuadros de selva con más biomasa arbórea.

Cuadro 8. Valores de la correlación (Pearson) de las variables ambientales y de la comunidad de adultos con los ejes de ordenación. En negrita se resaltan los valores de las variables incluidas en el “biplot”.

		Ejes	
		1	2
	Pasto	-0.429	-0.348
Coberturas sotobosque	Hojarasca	0.327	0.386
	Suelo desnudo	0.235	0.119
	Herbáceas	-0.349	-0.285
Ambiente lumínico	Dosel	0.405	0.39
	LAI	0.248	0.331
Comunidad de adultos	Abundancia	0.295	0.267
	Riqueza	0.378	0.162
	Área Basal	0.487	0.13

Adicionalmente es posible evidenciar en la ordenación que algunos cuadros de acahual están muy cerca de y mezclados con algunos cuadros de selva y matorral (Fig. 23) lo que se explica por una alta similitud en su composición florística y abundancias relativas de estos cuadros de acahual con los de la selva y matorral. Vale la pena resaltar el caso del cuadro 85 del acahual que tuvo los valores más altos en ambos ejes del PCA de este hábitat y por tanto es el cuadro de acahual más a la derecha y arriba de la ordenación, ubicado además

junto a varios cuadros de selva, y ello se explica porque en su composición de especies tiene tanto a *B. alicastrum* como a *N. salicifolia* las cuales son las especies con mayor peso en el eje 1 de la ordenación. En cuanto al cuadro de selva cercano a los puntos del matorral (extremo inferior izquierdo de la ordenación), este es el cuadro 8 en el que encontramos especies colonizadoras de claros grandes como *Bursera simaruba* y en donde además la cobertura de plantas herbáceas fue muy alta (100%), lo que hace que este cuadro sea más similar a lo encontrado en los cuadros de matorral.

Finalmente se observan dos cuadros en los extremos de la gráfica de ordenación, correspondiente al cuadro 5 de la selva (extremo derecho) y el cuadro 67 del acahual (esquina superior izquierda; Fig. 23). El primer cuadro corresponde al cuadro donde se registró el mayor número de individuos de *B. alicastrum* (691), así como también se presentaron especies como *N. salicifolia* y *C. uragoga*, las cuales tuvieron una alta correlación con el eje 1, siendo este cuadro de selva uno de los que tuvo el mayor valor de área basal de adultos y cobertura de dosel arbóreo. Para el caso del cuadro 67 de acahual se registraron el conjunto de especies que se mencionaron anteriormente (*J. macrocarpa*, *C. uragoga* y *P. erythrocarpa*) dentro del cuadro con abundancias relativamente altas de cada una, siendo además estas especies las que tuvieron mayor correlación positiva con el eje 2, por lo que se ubica dicho cuadro en el extremo superior de este eje.

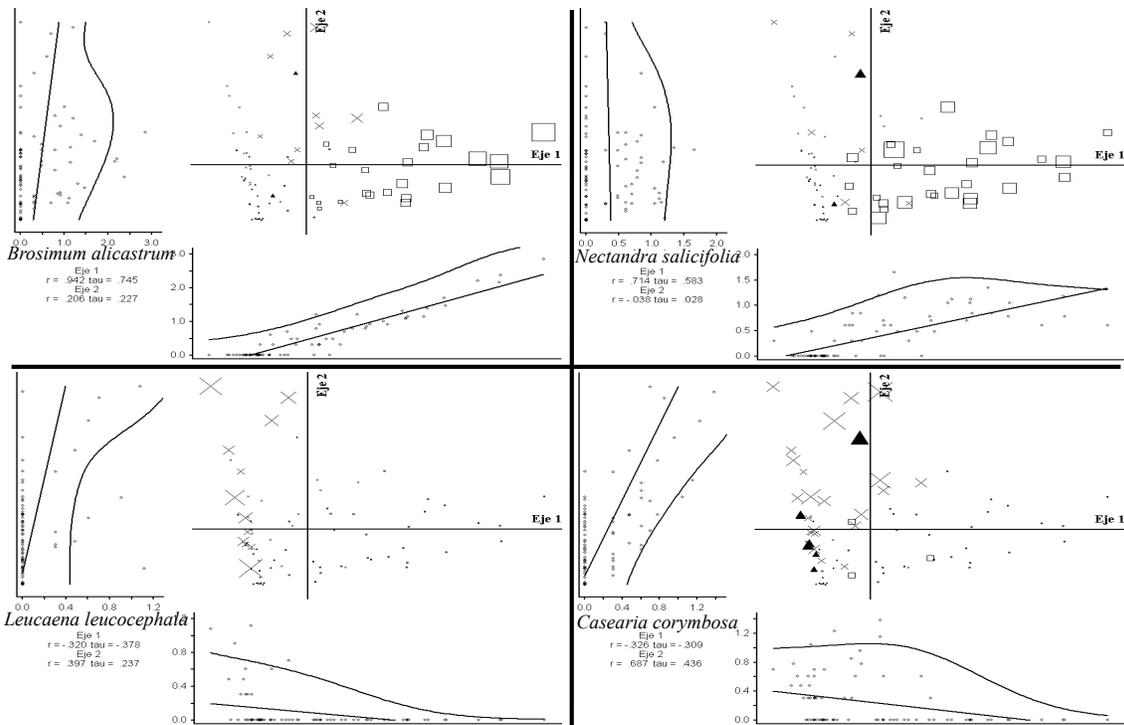


Figura 24. Abundancias y tendencias de las cuatro especies con mayor correlación con el eje de ordenación 1. Para cada especie se especifica su regresión lineal respecto a cada eje. El tamaño de los símbolos indica una mayor o menor abundancia.

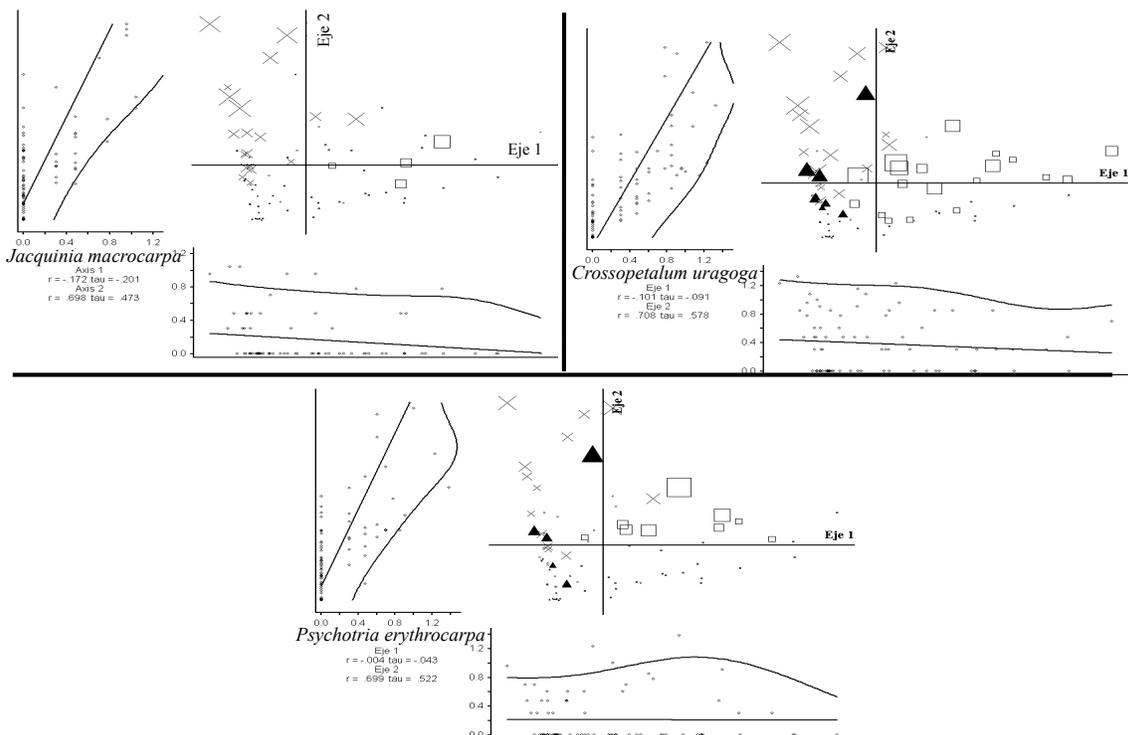


Figura 25. Abundancias y tendencias de las cuatro especies con mayor correlación con el eje de ordenación 2. Para cada especie se especifica su regresión lineal respecto a cada eje. El tamaño de los símbolos indica una mayor o menor abundancia. No se incluyó *C. corymbosa* porque en la figura 23 se evidencia la relación con los dos ejes.

7.7 Relaciones florísticas entre la comunidad de adultos y la ‘regeneración de avanzada’ de cada uno de los hábitats

En cuanto a la disimilitud entre los adultos y la ‘regeneración de avanzada’ el mayor valor se encontró en la selva (78%), seguida por el acahual (73%) y el matorral (70%).

Finalmente al comparar la comunidad de adultos de la selva contra la ‘regeneración de avanzada’ de cada uno de los tres hábitats, con el fin de si existía una relación en términos de la composición de especies ya establecidas de la selva, se evidenció que la regeneración de avanzada del acahual presenta una alta disimilitud del 73% con los adultos de la selva, mientras que la disimilitud entre la regeneración de avanzada del matorral y los adultos de la selva es aun mayor, siendo 82% diferente.

7.8 Nucleación en el matorral

En cuanto al matorral sobre dunas en donde se presenta una estructura con dos fases o fisonomías claramente diferenciables y contrastantes: manchones arbustivos o arbóreos inmersos en áreas abiertas sin plantas leñosas, se nota una clara diferencia en la ‘regeneración de avanzada’ bajo la sombra de plantas leñosas ya establecidas en la duna, en comparación con las zonas abiertas sin sombra de leñosas. En los 16 cuadros sin sombra de adultos leñosos muestreados en este hábitat, se registraron 10 individuos en la ‘regeneración de avanzada’ pertenecientes a solo dos especies (*Randia laetevirens* y *Turnera diffusa*), lo que resulta en valores extremadamente bajos de la riqueza promedio (Fig. 26A) y abundancia promedio (Fig. 26B) por cuadro. Para el caso de los 14 cuadros bajo sombra se registraron 219 individuos de 27 especies (Fig. 26 A y B). En cuanto al área basal se evidenció que en los sitios bajo sombra se tuvo un promedio de 4125.9 cm² por cuadro mientras que en los sitios abiertos fue tan solo de 111.8 cm² (Fig. 26C).

La abundancia por cuadro entre sitios bajo sombra fue significativamente mayor ($W = 7$; $p < 0.01$) a la registrada en sitios abiertos. Lo mismo ocurrió para la riqueza ($W = 3$, $p < 0.01$) y para el área basal ($W = 6$, $p < 0.01$) por cuadro en la ‘regeneración de avanzada’ entre sitios bajo sombra vs. sitios abiertos.

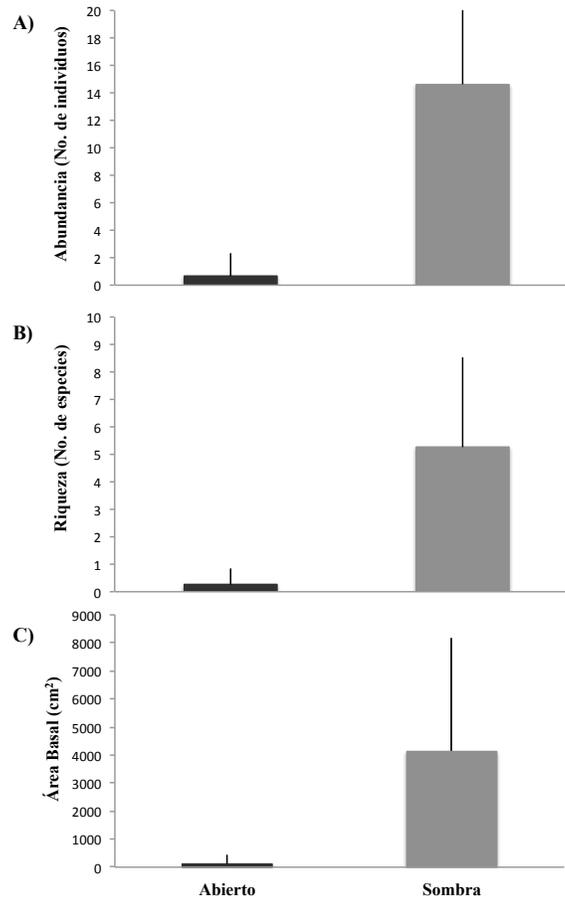


Figura 26. Promedio y desviación estándar de la abundancia (A), riqueza (B) y área basal (C) en los cuadros de sombra ($n = 15$) y abiertos del matorral ($n = 15$).

En cuanto a los cuadros bajo sombra en este hábitat, la especie más abundante en la regeneración de avanzada fue *Randia laetevirens* (52 individuos) que tuvo además una muy alta frecuencia (registrada en 15 cuadros; ver Cuadro 3), seguida por *C. uragoga* (40 individuos). Sin embargo, al comparar estas especies con las más abundantes de la comunidad de adultos del matorral es posible evidenciar que no coinciden. Es decir que aun cuando *Bursera simaruba*, *Tecoma stans* y *Diphysa robinooides*, fueron las especies de

adultos más abundantes y dominantes en matorral (Anexo 2), las especies leñosas que están teniendo más éxito para establecerse en estos puntos de nucleación son otras.

8. DISCUSIÓN

8.1 Descripción general del paisaje

Entender los procesos de regeneración natural en ambientes perturbados y paisajes cuya vegetación es heterogénea, es una de las bases que ofrece mejores criterios para la conservación de los ecosistemas (Quesada *et al.* 2009, Norden *et al.* 2009a). La regeneración es un proceso que permite recuperar la estructura y función de un hábitat posterior a un disturbio, sin embargo este proceso es fuertemente influenciado por factores bióticos y abióticos que pueden limitar o facilitar el proceso (Hooper 2008).

8.1.1 Abundancia por hábitat

En este mosaico de vegetación se presentaron claras diferencias en cuanto a las abundancias entre las tres parcelas, siendo la de la selva la mayor (Cuadro 2). Una de las explicaciones para la alta abundancia registrada en este hábitat fueron los bancos de plántulas que se registraron, pues hubo zonas donde se tienen más de 700 individuos. Esto solo se tuvo para la selva con *Brosimum alicastrum* y es considerado como una estrategia de regeneración bajo el dosel cerrado (Benítez-Malvido 1998, Vieira y Scariot 2006). Sin embargo, al ver la variación al interior de cada hábitat (Fig. 12) es posible relacionar los cuadros de mayor abundancia con estos bancos de plántulas. Cuando se analizan las abundancias a nivel de cuadro se está enfatizando en el escenario que se tiene si se presenta un disturbio local (i.e. la caída de un árbol del dosel que forme un claro de cierto tamaño). Para el caso de los cuadros con bancos de plántulas en la selva es importante tomar en cuenta que en 25 m² no cabe más de un árbol grande del dosel de la selva mediana, por lo tanto cuando hay tantas plántulas la competencia entre individuos de la ‘regeneración de avanzada’ será muy intensa (solo uno de los individuos de *B. alicastrum* será el que ocupe el sitio). Esta mayor abundancia por alguna especie del dosel, aun cuando aumenta las posibilidades, no garantiza que será esta especie sea la que logre establecerse en caso de formarse un claro, pues si existe en el sitio otra especie arbórea a la que le favorezca más el ambiente generado por el claro, será esta especie que se establezca como adulto.

Es importante reconocer que para las especies de selvas húmedas que forman el dosel de las fases sucesionales tardías es común la formación de bancos de plántulas, cuyas semillas no tienen latencia pero son capaces de germinar en el sotobosque sin necesidad de luz directa (Benitez-Malvido 1998). Sin embargo, para las selvas secas descritas los bancos de plántulas no prosperan pues durante la época de secas las condiciones adversas no permiten la sobrevivencia de los individuos (Gerhardt y Hytteborn 1992, Quesada *et al.* 2009). A pesar de esto en la zona de estudio se registraron bancos de plántulas de *B. alicastrum*, lo que le confiere a la selva de CICOLMA características atípicas en su regeneración.

En términos de las abundancias totales, el acahual tuvo la segunda mayor abundancia seguido por el matorral. Sin embargo al ver la variación al interior del acahual se evidencia que su mediana es muy cercana a la mediana de la selva y la mayoría de los cuadros en estos hábitats tienen más de 20 individuos. Esto pone en evidencia, que aun cuando se tienen cuatro cuadros para la selva con valores atípicos, en promedio los cuadros del acahual tienen una abundancia de individuos de la ‘regeneración de avanzada’ tan alta como la selva. Esto puede ser un indicador del alto grado de regeneración y recuperación que ha tenido y puede tener este hábitat en 17 años después de su abandono, así como también el rápido crecimiento arbustivo que tendrá respecto al matorral, el cual tuvo una ‘regeneración de avanzada’ menos densa tanto a nivel general de parcela como en la variación al interior de esta .

8.1.2 Riqueza por hábitat

El hábitat representativo del estado maduro o ecosistema forestal mejor conservado y con menor impacto antrópico fue la parcela de selva de este estudio, seguido por un sitio bajo sucesión secundaria en la parcela de acahual y finalmente la parcela bajo sucesión primaria en el matorral sobre dunas. En cuanto a la riqueza de la ‘regeneración de avanzada’ observada en este estudio, fue posible evidenciar como el hábitat en sucesión secundaria (acahual) tuvo el mayor número de especies por parcela (Fig. 8), sin embargo en cuanto a la riqueza por unidad de muestreo (cuadros de 25 m²), en la selva y acahual no difirió significativamente para la regeneración de avanzada; es decir que la riqueza promedio por cuadro fue similar entre estos hábitats y ello significa que al abrirse un claro el número y

composición de especies distintas que podrían reclutarse en el sitio y dominarlo, son iguales en selva y acahual. Se ha reconocido en diferentes estudios que hábitats forestales en sucesión secundaria pueden presentar riqueza mayor o igual a la de un bosque maduro (Almazón-Nuñez *et al.* 2012, Martínez-Ramos *et al.* 2012). Una zona en sucesión secundaria se encuentra recibiendo constantemente la llegada de nuevas especies, en acahual se mezclan especies pioneras colonizadoras o tempranas con las secundarias tardías y las primarias, esto da una alta densidad de especies (riqueza por cuadro), pero también una mayor posibilidad de encontrar más especies por una muy alta variación espacial en pocos metros (riqueza total parcela) (Chazdon *et al.* 2007, van Breugel *et al.* 2007). Es posible que cuando un dosel aun no se ha cerrado totalmente continúe la llegada de especies, aumentando su riqueza a valores superiores a la selva.

Sin embargo, aun cuando se registre una alta riqueza en la ‘regeneración de avanzada’, esto no necesariamente es el reflejo de lo que sucede en la comunidad de adultos. Para el caso de esta zona de estudio, la selva tuvo una mayor riqueza total de adultos (52 especies) que la registrada por el acahual (41 especies). Esto puede ser un indicador que el dosel del acahual aun cuando estructuralmente puede ser similar en altura y biomasa al de la selva, en composición aun no alcanza los mismos valores. Las especies más abundantes de adultos en el acahual son especies secundarias, algunas de rápido crecimiento, que se encontraban en el potrero desde el momento de su abandono como: *Bursera simaruba*, *Diphysa robinooides*, *Leucaena leucocephala* y *Enterolobium cyclocarpum*. Estas especies están permitiendo el cierre del dosel, sin embargo aun cuando especies características de selva están siendo registradas en la ‘regeneración de avanzada’, son especies de lento crecimiento como *Brosimum alicastrum*, por lo que la riqueza del dosel aun no se podrá ver aumentada por este tipo de especies.

Es importante resaltar que el acahual fue usado por 20 años como potrero con pasto africano para criar ganado bovino y luego abandonado en 1995, y a 17 años de abandono la ‘regeneración de avanzada’ en este sitio es tan rica por cuadro como la de la selva, pero en los adultos la selva fue más rica en la totalidad de la parcela. Por tanto la mayor riqueza de la ‘regeneración de avanzada’ en acahual no puede deberse a que en este sitio hay más

adultos leñosos que en la selva, sino a que muchas especies llegaron de otros sitios y se establecieron exitosamente.

Aun cuando la riqueza total observada en la ‘regeneración de avanzada’ de la selva fue menor respecto a la registrada para el acahual, es importante resaltar que la representatividad del muestreo en la selva fue aproximadamente del 50% (Fig. 7). Una razón por la que la representatividad mas baja fue registrada en la selva se puede atribuir a la formación de bancos de plántulas de especies como *Brosimum alicastrum*, pues hubo unidades de muestreo (25 m²) donde casi la totalidad de los individuos registrados correspondían a esta especie y en general en todo el muestreo de selva fueron muchos los individuos de esta especie, lo cual explica lo acostado de la curva de acumulación de especies en este sitio.

Para el caso del matorral, a pesar de estar adyacente a la selva y tener varios años como hábitat protegido no tiene valores similares de riqueza con la selva ni el acahual, pues tanto en su ‘regeneración de avanzada’ como en sus adultos es mucho más pobre en especies leñosas, lo cual debe ser el reflejo de la falta de condiciones propicias (i.e. manto freático demasiado profundo, aumento del estrés hídrico durante la época de secas, entre otros) para el establecimiento de dichas plantas y no por la falta de llegada o dispersión de semillas al sitio.

8.1.3 Composición florística por hábitat

De las riquezas observadas para los diferentes hábitats, en la selva la mayoría fueron especies primarias, características de un bosque maduro (Cuadro 3; Anexo 2). Tal como se planteó en la primera hipótesis, es de esperarse que la regeneración de la vegetación en la selva, por procesos naturales como la dinámica de claros, siempre vayan a presentar una trayectoria en su composición de especies hacia las especies primarias de la selva (Martínez-Ramos 1985, Quesada *et al.* 2009). Sin embargo, Janzen (2008) ha planteado como la regeneración de un bosque maduro puede verse influenciado si se encuentra rodeado de “mares de sucesión secundaria” es decir por áreas extensas con vegetación secundaria, pues esto puede disminuir las posibilidades de que las especies que regeneren

sean de selva. Un ejemplo de esto, podría ser el registro de *Lantana camara* en la selva, siendo esta una especie característica de zonas abiertas perturbadas por el hombre y que también es común en el matorral de la zona de estudio. Sin embargo, en la parcela de selva fueron relativamente poco abundantes las especies secundarias de zonas perturbadas y a pesar de ser muy extensas las zonas perturbadas que rodean al fragmento de selva de la estación CICOLMA, los resultados de esta tesis dan indicios que la posible interferencia de especies secundarias con la dinámica de regeneración forestal de la selva, no está ocurriendo o es inapreciable.

Para el caso del acahual se registraron valores similares de especies primarias (26) y secundarias (23; Cuadro 3) en su regeneración de avanzada. Lo cual pone en evidencia el cambio que se puede estar presentando en la trayectoria del acahual, se puede afirmar que las especies arbóreas de lento crecimiento y típicas de la selva madura están logrando superar el obstáculo de la dispersión para llegar hasta esta zona en sucesión secundaria, que tiene 17 años de abandono y antes fue usada como potrero para la cría de ganado durante 20 años. Las especies primarias registradas como *B. alicastrum*, *Diospyros vera-crucis* o *Nectandra salicifolia*, son especies arbóreas de lento crecimiento, sin embargo vale la pena resaltar como no se registraron individuos de especies típicas de la sucesión secundaria como *Enterolobium cyclocarpum* (Laborde y Corrales-Ferrayola 2012). Esta especie no crece bajo la sombra, así que aun cuando los individuos adultos estén logrando dispersar sus semillas, las barreras micro-ambientales, particularmente la sombra del dosel secundario del acahual, evitan su germinación y establecimiento (Laborde y Corrales-Ferrayola 2012).

En cuanto a la composición de especies registrada en la regeneración de avanzada del matorral, se puede reconocer que la mayoría corresponden a especies secundarias arbustivas como *Randia laetevirens*, la cual es una especie típica de este hábitat y no representa un aumento de dosel o sombra para el matorral que se tiene en las dunas. Es importante resaltar que aun cuando solo se registraron dos individuos de *B. alicastrum*, es posible pensar que la limitación por dispersión no es tan importante en el matorral, pues así como se observó en este trabajo las especies están logrando llegar y germinar, siendo

mucho más importante la limitación por falta de condiciones adecuadas para reclutarse a adultos (limitación por nicho) en particular para especies de selva como *Brosimum*. Igualmente, es importante reconocer que la ‘regeneración de avanzada’ del matorral con quien más especies comparte es con el acahual, especies características de bosques en sucesión secundaria como *Casearia corymbosa* están llegando al matorral sobre dunas y están presentando abundancias altas lo cual podrían indicar un cambio en la trayectoria hacia el acahual antes de lograr una trayectoria hacia la selva (Janzen 2008).

Finalmente, en cuanto a las 15 especies que estos hábitats compartieron es importante reconocer que se presentan diferencias entre hábitats en las abundancias de cada una de estas (Fig. 10). En el escenario que cada uno de los individuos registrados y pertenecientes a estas 15 especies lograran sobrevivir a futuro, se observaría una similitud en cuanto a la composición de especies de los tres hábitats debido a estas especies. Sin embargo, se presentarían diferencias en términos estructurales como: la altura de los estratos (dosel y sotobosque), cobertura del dosel, entre otros. Esto sucedería debido a que estas 15 especies tienen formas de crecimiento muy diferentes. Un ejemplo de esto es el caso entre *B. alicastrum* y *Crossopetalum uragoga*, las cuales son un árbol de talla grande y un arbusto pequeño respectivamente. El escenario que se tendría en la selva sería un dosel alto dominado por *B. alicastrum*, mientras que por ejemplo para el acahual su dosel sería mucho mas bajo inicialmente por *C. corymbosa* que también es un arbusto. Sin embargo, posteriormente esta especie podría verse sombreada por un dosel alto dominado por *B. alicastrum*.

Las especies compartidas entre los tres hábitats en la ‘regeneración de avanzada’, a excepción de *Tabebuia rosea*, son especies dispersadas por aves, lo cual es congruente con lo encontrado por otros estudios, donde se registró avifauna frugívora en estos mismos hábitats de estudio (Ortiz-Pulido *et al.* 2000). Esto es un reflejo del flujo frecuente de aves en el mosaico de vegetación de CICOLMA.

8.1.4 Relaciones florísticas de la ‘regeneración de avanzada’ entre hábitats

Al evaluar la disimilitud de la composición florística entre los tres sitios, teniendo en cuenta la abundancia (índice de Morisita) de las especies, se encontró que es menor entre el acahual y el matorral (Cuadro 4). Estos dos hábitat comparten mas especies que las que comparte el matorral con la selva. Adicionalmente las especies que comparten como *Randia laetevirens*, *Cedrela odorata* y *C. uragoga* tienen abundancias similares en ambos hábitats, por lo que este índice los agrupa. Adicionalmente, para el caso de la selva, *B. alicastrum* presentó una abundancia muy alta respecto al matorral y el acahual. Por esto, aun cuando los tres sitios compartan esta especie, la abundancia registrada en la selva separa a este hábitat de los otros dos en similitud. Sin embargo, cuando solo se tiene en cuenta la presencia/ausencia de las especies (índice de Jaccard), la menor disimilitud se registra entre el acahual y la selva (Cuadro 4), es decir, estos dos hábitats comparten una mayor cantidad de especies entre sí, en su regeneración de avanzada que con el matorral. Vale la pena resaltar que las especies que comparten son en su mayoría primarias características de selva de crecimiento arbustivo como *Piper amalago*, *Jacquinia macrocarpa*, *Malpighia glabra* y arbóreas como *Sapranthus microcarpus*. Según diferentes estudios, cuando un hábitat ha sido sometido a un disturbio de una alta intensidad por un largo periodo se pierden o agotan las fuentes de regeneración locales, tales como bancos de semillas y rebrotes (Kennard *et al.* 2002, Sapkota *et al.* 2009), sin embargo la similitud en la ‘regeneración de avanzada’ que se presentan en la composición de especies entre la selva y el acahual sugiere que aun cuando el sitio en donde ahora crece el acahual fue usado con anterioridad durante 20 años (sin interrupción) para la cría de ganado y el sembrado de pastos africanos (*Panicum maximum*), 17 años después del abandono del potrero, la vegetación que lo ha colonizado esta mostrando que la trayectoria de su sucesión se esta acercando hacia la composición y estructura de la selva.

8.2 Descripción al interior de cada hábitat

Las diferencias mencionadas previamente entre los tres hábitats son el reflejo de las diferentes historias de vida de las especies que crecen ahí y en la zona así como de las características micro-ambientales imperantes en cada hábitat. Al interior de cada uno de estos hábitats se presenta una alta heterogeneidad en los atributos de la comunidad (riqueza y abundancia) de la ‘regeneración de avanzada’ (Fig. 11 y 12). Esta ha sido descrita de

forma cualitativa en diferentes estudios realizados en CICOLMA (Castillo-Campos y Travieso-Bello 2006, Moreno-Casasola y Travieso-Bello 2006), pero previo a esta tesis no se contaba con estimaciones cuantitativas de la ‘regeneración de avanzada’ para la selva y el acahual de CICOLMA. En este estudio se reconoció que las diferencias significativas en riqueza y abundancia se presentan del matorral respecto al acahual y la selva.

La selva en CICOLMA es estacional, por lo que sus procesos de regeneración están ligados a la estacionalidad climática (5-6 meses de época de secas), la caída del follaje y la dinámica de claros (Gerhardt y Hytteborn 1992, Pennington *et al.* 2000, Quesada *et al.* 2009). En esta selva se registró una heterogeneidad en las condiciones micro-ambientales que se reflejan en los valores de riqueza y abundancia a lo largo de los cuadros de muestreo. Para el dosel de la selva se registraron dos escenarios de cobertura, el primero de ellos en donde se tienen cuadros con una cobertura mayor al 90% (dosel muy cerrado), que incluye a la mayoría de los cuadros de este hábitat y el otro escenario que incluye a cuadros de selva con dosel relativamente más abierto o menos denso, y que incluye a un caso extremo para este hábitat con una cobertura del 71%, muy baja para la selva. Estos puntos con dosel arbóreo relativamente abierto o poco denso para la selva, se relacionaron con la llegada y el establecimiento de especies como *Bromelia pinguin* y *Lantana camara*, caracterizadas por crecer en condiciones de espacios abiertos. Otro escenario contrastante y que aportó a la heterogeneidad de la selva fue la cobertura de plantas herbáceas en el sotobosque y la formación de bancos de plántulas. Se tuvieron cuadros donde la cobertura de herbáceas fue del 100%, en estos cuadros se registró una menor densidad y riqueza de juveniles leñosos, lo que podría indicar que las herbáceas representan una alta competencia para las leñosas, igualmente se tuvieron cuadros donde prácticamente la totalidad de los individuos correspondían a una sola especie leñosa representada por plántulas pequeñas. Los bancos de plántulas ocurrieron en los casos donde la abundancia de adultos co-específicos fue muy alta en el cuadro, estos bancos son considerados como una de las principales fuentes de regeneración cuando el dosel está cerrado (Benítez-Malvido 1998, Vieira y Scariot 2006) y suelen formarse en selvas no perturbadas por el hombre o en acahuales muy viejos.

Para el caso del acahual se tiene un hábitat. Para su regeneración uno de los elementos determinantes fueron los árboles aislados que se tenían en el potrero, los cuales facilitaron la llegada de especies zoócoras y su establecimiento. En esta parcela de aproximadamente 6 ha de extensión existían 10 árboles aislados con DAP mayor a 10 cm al momento de abandonar el potrero (*com. pers.* J. Laborde 2012). El acahual presenta una alta heterogeneidad en sus condiciones de cobertura del dosel arbóreo o leñoso pues se registraron cuadros con cobertura superior al 90%, sin embargo la mitad de los cuadros tuvieron cobertura de dosel menor a 90% y el cuartil inferior tuvo valores menores al 83% (Fig. 14). Esto evidencia que, aunque por una magnitud relativamente pequeña, varios cuadros del acahual tuvieron un dosel arbóreo menos cerrado que los de selva y ello parece ser importante para las plantas, pues la luz que deja pasar el dosel del acahual en muchos de sus cuadros, permite que se registren varias especies secundarias en el sotobosque del acahual que no se encontraron en la selva. Igualmente se tuvieron valores muy variables de LAI (Fig. 15), hubo zonas del acahual donde se tuvieron valores mas altos que en la selva, esto evidencia que la vegetación secundaria aumenta la estratificación del dosel arbóreo o arbustivo, mientras que en otros sitios todavía se tiene una menor densidad de área foliar respecto a la selva. Algunas de las zonas con las mayores coberturas de dosel en el acahual estuvieron relacionadas con la presencia de palmas, las cuales aportan las condiciones para el establecimiento de especies tolerantes de sombra como *B. alicastrum* (Capers *et al.* 2005, Chazdon *et al.* 2007). Esto ha sido encontrado por otros autores, donde se ha visto que cuando se da el cierre del dosel en la sucesión secundaria se limitan especies pioneras o heliófilas como *E. cyclocarpum* para dar entrada a especies tolerantes a la sombra (Capers *et al.* 2005, Martínez-Ramos García-Orth 2007, van Breugel *et al.* 2007). Aun cuando se están presentando estos cambios en el dosel del acahual todavía se tienen cuadros donde el pasto africano es un elemento dominante y la única especie adulta que se tiene para estos cuadros corresponde al árbol secundario y de talla relativamente pequeña *Leucaena leucocephala*, la cual por el tamaño de sus foliolos no realiza un aporte importante de sombra. Se ha reconocido que *L. leucocephala* logra establecerse en condiciones edáficas pobres y tolerar condiciones de sequía, por lo que la ausencia de otras leñosas adultas puede estar dado por la competencia con los pastos, así como también por condiciones de estrés hídrico o suelo pobre en nutrientes. Al igual que lo registrado por otros autores, el acahual

de este estudio aun presenta una alta densidad de lianas y arbustos pequeños en alguno de sus cuadros a pesar del cierre del dosel (Capers *et al.* 2005, van Breugel *et al.* 2007). Esta alta heterogeneidad del acahual permite reconocer para ciertas zonas una trayectoria encaminada hacia la selva más directamente, sin embargo otras zonas del acahual aun continúan teniendo características que dan indicios de continuar en vegetación de sucesión secundaria temprana (Almazan-Nuñez *et al.* 2012).

En cuanto al matorral se tiene un hábitat que no ha tenido perturbación antropogénica por muchos años y ha sido conservado desde el establecimiento de la estación CICOLMA en 1977. Este hábitat se caracteriza por la poca y concentrada o parchada cobertura arbórea. Sin embargo, así como lo ha descrito Moreno-Casasola y Travieso Bello (2006), se tienen manchones de vegetación donde un árbol de talla mediana o grande, como *Diphysa robinoides* o *Bursera simaruba*, genera la sombra necesaria para que se formen núcleos o manchones de vegetación leñosa a lo largo de las dunas, aunque están muy dispersos e inmersos en zonas desprovistas de plantas leñosas. En la mayoría de cuadros la cobertura de dosel fue inferior a 50% y el LAI es igualmente bajo, pues aun en los casos donde se tiene la presencia de plantas leñosas que producen sombra, la sombra esta dada por la copa de un solo árbol y no se tiene estratificación. A pesar de esto, se tuvieron cuadros donde los valores de cobertura del dosel fueron cercanos a los registrados para la selva (96%) y corresponden a los cuadros donde se registró la densidad de adultos más alta para este hábitat además de contar con la presencia de muchos arbustos en ellos, y fue en estos cuadros en donde se registraron en su regeneración de avanzada a individuos de especies características de selva como *B. alicastrum*. Esto sugiere que al matorral si están llegando las especies características de selva, e inclusive especies de bosque secundario, lo cual puede llevar a que la trayectoria hacia selva sea muy lenta en comparación con el proceso que se ha presentado en el acahual (Norden *et al.* 2009, Chazdon *et al.* 2011). Un ejemplo de las condiciones extremas del ambiente es la alta cobertura de pastos registrada en los cuadros del matorral incluso bajo la sombra de leñosas. La alta cobertura de pastos no es una variable ambiental *per se* pero es reflejo de una alta incidencia solar en esta zona, que además de secar los suelos, promueve el crecimiento de pastos (Martínez 2003, Griscom *et al.* 2009). Para el caso de los pastos del matorral, aun cuando no sean exóticos representan

una alta competencia por los recursos y el espacio para los individuos de la ‘regeneración de avanzada’.

8.3 Relación de la composición de la comunidad de ‘regeneración de avanzada’ con las variables micro-ambientales y la comunidad de adultos.

Una vez se reconoció y describió la alta heterogeneidad al interior de cada uno de los hábitats, el análisis multivariado de componentes principales (PCA) permitió cumplir con el segundo objetivo de esta tesis y reconocer que para la ‘regeneración de avanzada’ las especies que explican mejor la separación de los cuadros de la selva de los del acahual y el matorral fueron *B. alicastrum* y *Nectandra salicifolia*, las cuales son especies arbóreas primarias de selva (eje 1, Fig. 23). Igualmente la ‘regeneración de avanzada’ de la selva se diferenció por su correlación negativa con *L. leucocephala* y *C. corymbosa*. Las abundancias de esta última especie arbustivas fue mayor para el acahual, lo cual es congruente con lo encontrado por otro estudio, sobre la relación de esta especie con la sucesión secundaria (Janzen 2008). Adicionalmente especies como *Jacquinia macrocarpa*, *C. uragoga* y *P. erythrocarpa* se relacionaron positivamente con el acahual, separando su ‘regeneración de avanzada’ del matorral y la selva. Fue para el acahual donde se registró la mayor densidad de estas especies formando parte de la ‘regeneración de avanzada’. Tanto *C. uragoga* y *P. erythrocarpa* son consideradas primarias características de selva, son especies arbustivas de talla pequeña, las cuales pueden proveer sombra que facilite la llegada de especies tolerantes de sombra. La alta heterogeneidad descrita previamente se complementa al ver en la gráfica de la ordenación multivariada como algunos cuadros del acahual se encuentran inmersos en las nubes de puntos del matorral y de la selva, pues como se mencionó algunos cuadros aun están dominados por coberturas de pastos en acahual, así como también hay cuadros con altas abundancias de las especies características de la selva. Esto sugiere que al interior de cada uno de los hábitats, pero notoriamente al interior del acahual, los procesos de regeneración tienen trayectorias diferentes.

Al identificar las variables micro-ambientales y de la comunidad de adultos que más se relacionaron con los cuadros del muestreo (Cuadro 7), se confirma lo encontrado por otros estudios para el caso del matorral, donde la cobertura de pastos es un reflejo de la alta

incidencia solar, lo cual representa una limitación para el establecimiento de especies leñosas, tanto por las condiciones de sequía como por la competencia con los pastos (Martínez 2003, Griscom *et al.* 2009, Norden *et al.* 2009a). De igual forma la cobertura del dosel arbóreo se relacionó con la abundancia tanto en acahual como en selva, lo cual confirma que el acahual se encuentra en camino hacia las fases sucesionales tardías, pues su dosel arbóreo ya se cerró casi en su totalidad y la ‘regeneración de avanzada’ de este hábitat ya tiene especies características de selva. Por último en cuanto al área basal de adultos que se relacionó con selva, esto se ve claramente para cuadros donde se presentaron bancos de plántulas y la mayoría de adultos relacionados eran co-específicos con las mayores áreas basales.

De igual forma, en cuanto al área basal de los adultos, es importante reconocer que se encuentra íntimamente relacionada con el porcentaje de cobertura del dosel y se tuvieron sitios con valores altos tanto para el área basal de adultos como de cobertura del dosel, en la selva y en el acahual. El valor más alto de área basal registrado para la selva fue de 1.4 m², el cual fue un valor similar al obtenido en el acahual (1.32 m²), el cual es una zona protegida desde hace solo 17 años. Esta rápida recuperación de la estructura y biomasa forestal en acahuales tropicales ha sido descrita para selvas húmedas. Sin embargo para zonas secas esta descripción se dificulta pues no se encuentran potreros que sean abandonadas por más de 5 años. En este estudio fue posible reconocer que aun cuando los árboles de la selva son más grandes, los valores en área basal tan similares entre estos dos hábitats se explican porque en el acahual la densidad de troncos delgados es mucho mayor que en la selva.

8.4 Relaciones florísticas entre la comunidad de adultos y la ‘regeneración de avanzada’

Al evaluar la trayectoria de los procesos sucesionales que se están llevando a cabo en cada uno de los hábitats, para el cumplimiento del tercer objetivo, fue posible evidenciar que existe una alta disimilitud de la ‘regeneración de avanzada’ con los adultos del hábitat. Esto sugiere que en este mosaico de vegetación no existe una limitación por dispersión ó al menos que esta no es tan intensa, pues están llegando especies diferentes a los adultos ya

establecidos en cada uno de los hábitats, incorporándose exitosamente a la regeneración de avanzada del sitio (Martínez-Ramos y García-Orth 2007, Janzen 2008, Norden *et al.* 2009a). De igual forma al comparar las comunidades de ‘regeneración de avanzada’ del acahual y la del matorral contra la comunidad de adultos de la selva se reconoció que la mayor disimilitud fue la del matorral, seguida por el acahual. Esto refleja la secuencia sucesional que se está dando en el mosaico, donde la dirección que se puede estar teniendo es del matorral encaminado hacia el acahual seguido por el acahual con trayectoria hacia la selva. Pero además la sucesión secundaria en matorral es claramente más lenta que la del acahual, y por tanto el matorral mantendrá la fisonomía actual durante más tiempo, pues deberán pasar muchos años para que los matorrales actuales crezcan horizontalmente o en extensión y se fusionen en un solo hábitat forestal continuo o cerrado.

Es importante reconocer que se presentó una menor disimilitud de la ‘regeneración de avanzada’ del acahual hacia los adultos de la selva que la disimilitud que se tuvo entre las mismas comunidades de la selva. Esto puede sugerir que la ‘regeneración de avanzada’ de la selva difiere de los adultos porque diferentes especies, provenientes de los hábitats adyacentes, están llegando al proceso de regeneración. Sin embargo, es importante resaltar que la abundancia y el tamaño de los individuos de las especies primarias de selva registradas predominan, por lo que se esperaría que la trayectoria de regeneración no va cambiar.

Para el caso del acahual se reconoce que diferentes especies pioneras o secundarias tardías como *E. cyclocarpum* ya no se están regenerando en el sitio, mientras que si se presentan como parte de la regeneración de avanzada numerosos individuos de especies primarias de selva como *B. alicastrum* y *N. salicifolia*. Es importante resaltar que en el acahual hay varios individuos de *E. cyclocarpum* que forman parte del dosel secundario, con individuos que por lo general tienen entre 30 y 60 cm de DAP y unos cuantos que superan los 60 cm de diámetro, pero no hay individuos con tallos más delgados. Lo que sugiere que esta especie se estableció exitosa y profusamente durante las fases iniciales de formación del acahual, pero a 17 años de abandono ya no se están estableciendo nuevos individuos de esta especie pues la intensidad de la sombra que produce el dosel secundario actual limita su

establecimiento (Janzen 2008, Martínez-Ramos 2012). Esto confirma lo planteado por la segunda hipótesis y es congruente con lo encontrado por otros estudios donde las fases tardías de sucesión secundaria sugieren un intercambio de las especies del dosel arbóreo secundario por las que están esperando en el sotobosque a que se forme un claro o simplemente a que pase el tiempo, puesto que van creciendo muy despacio y eventualmente formarán parte del dosel cuando el acahual sea más viejo, aumentando así la similitud florística y estructural del sitio con una selva madura (van Breugel *et al.* 2007, Chazdon 2008, Almazón-Nuñez *et al.* 2012). Los individuos de estas especies aun cuando todavía no alcanzan las abundancias registradas en la regeneración de avanzada de la selva, si tuvieron alturas máximas similares a lo registrado en la selva. Un ejemplo de esto es la *N. salicifolia* más alta de la selva (6.50 m en la comunidad de ‘regeneración de avanzada’ y en el acahual de 6 m), lo cual sugiere que estos individuos podrían llegar a reclutarse como adultos en el acahual muy pronto. Lo anterior es similar a lo encontrado por otros estudios, donde la mortalidad de individuos de la ‘regeneración de avanzada’ de especies pioneras o secundarias tempranas aumenta a medida que aumenta la biomasa de especies leñosas tolerantes a la sombra cuando el dosel arbóreo se cierra (Capers *et al.* 2005, Chazdon *et al.* 2007, Chazdon 2008, Martínez-Ramos *et al.* 2012). Sin embargo, vale la pena resaltar que existen zonas del acahual donde, por la alta heterogeneidad de las condiciones ambientales y de la comunidad de adultos, esta tendencia puede tardar más años en darse.

8.5 Nucleación en el matorral

En cuanto a la heterogeneidad que se tiene en el matorral es posible reconocer que los arbustos y árboles ya establecidos en este hábitat, si están operando como sitios o puntos de nucleación de la vegetación leñosa, ya que si están realizando un aporte para el aumento de la cobertura y sombra así como también están facilitando la llegada y el establecimiento de diferentes especies a los manchones de matorral que se registraron. Esto confirma lo encontrado por otros autores, donde se ha reconocido y descrito el papel de nodrismo que desempeñan estos manchones de matorral para la regeneración forestal de estos ambientes, cuyas condiciones tan extremas limitan fuertemente al establecimiento de la vegetación leñosa, pues muchas especies de plantas leñosas no son capaces de sobrevivir a las condiciones imperantes en las zonas completamente abiertas de este hábitat (Martínez

2003, Moreno-Casasola y Travieso-Bello 2006, Janzen 2008, Griscom *et al.* 2009). Un ejemplo de esta facilitación se ve reflejado en los cuadros del matorral cuya riqueza (12 especies) alcanzó valores similares a los máximos registrados en la selva (14), e igualmente estos cuadros tuvieron abundancias cercanas a la mediana de los cuadros de acahual. Estos cuadros de matorral con una regeneración de avanzada tan rica corresponden a los sitios de muestreo con mayor densidad y cobertura de plantas leñosas en este hábitat, que suelen encontrarse además en las hondonadas de las dunas en donde el estrés hídrico durante la época de secas es mucho menos intenso a lo que sucede en las cimas y brazos de las dunas (Martínez 2003, Moreno-Casasola y Travieso-Bello 2006).

Como se mencionó previamente, en la ‘regeneración de avanzada’ del matorral no se registraron individuos de las especies más abundantes de la comunidad de adultos de este hábitat, tales como *Bursera simaruba* y *Tecoma stans*. Aun cuando estas especies fueron las más abundantes, se ha reconocido que las especies “nucleadoras” de la vegetación son *Diphysa robinoides* y *Randia laetevirens*, pues son especies con la capacidad de establecerse en la arena desnuda o entre pastos (Moreno-Casasola y Travieso-Bello 2006). Sin embargo, aun cuando si se registraron individuos para el caso de *R. laetevirens*, se puede sugerir que la limitación por dispersión tampoco es tan severa en el matorral y que los adultos que están establecidos actualmente pueden ser reemplazados en el futuro por otras especies (Norden *et al.* 2009a). A pesar de la hipótesis que se había planteado, que además ha sido planteada por otros estudios en la zona (Moreno-Casasola y Travieso-Bello 2006), sobre la posible trayectoria del matorral hacia selva, por su cercanía con este hábitat, la composición de especies registrada sugiere que su trayectoria podría ir hacia acahual como una fase intermedia, pues comparte un mayor número de especies e igualmente las abundancias de estas especies son altas como es el caso *C. corymbosa*. Pero además la abundancia y riqueza de la regeneración de avanzada en el matorral en comparación con lo registrado en el acahual, indica que si el sitio de matorral se convirtiera mediante sucesión por nucleación en una selva, esto llevará muchísimos años más.

9. CONCLUSIONES

- El hábitat que tuvo la mayor riqueza en su regeneración de avanzada fue el acahual, el cual corresponde a un hábitat en sucesión secundaria, seguido por la selva y por último el matorral sobre dunas costeras. Las diferencias significativas en términos de riqueza y abundancia promedio por cuadro (i.e. en 25 m²), se presentaron del matorral respecto al acahual y la selva, pero no entre estos dos.
- Al interior de cada uno de estos hábitats se presenta una alta heterogeneidad en los atributos (riqueza, abundancia y composición) de sus comunidades de ‘regeneración de avanzada’. Esto es el reflejo de la heterogeneidad espacial de las condiciones micro-ambientales y de la comunidad de adultos que cada hábitat presenta.
- Las especies que caracterizaron a la ‘regeneración de avanzada’ de la selva fueron *Brosimum alicastrum* y *Nectandra salicifolia*. Estas marcaron la separación de los cuadros de la selva de los del acahual y el matorral. Las especies que se relacionaron positivamente con el acahual y lo diferenciaron del matorral y la selva fueron *Jacquinia macrocarpa*, *Crossopetalum uragoga* y *Psychotria erythrocarpa*, las cuales son especies arbustivas generalistas del hábitat y que también se encuentran en la selva aunque con menor frecuencia y abundancia.
- Las variables que tuvieron mayor correlación con las abundancias de plantas leñosas registradas en la regeneración de avanzada del muestreo fueron la cobertura de pastos para el matorral, el área basal de adultos en la selva y el porcentaje de cobertura del dosel en el acahual y en la selva.
- Aun cuando en la ‘regeneración de avanzada’ del acahual se está presentando una trayectoria sucesional hacia la selva, todavía se tienen manchones de este hábitat donde el pasto africano *Panicum maximum* es un elemento dominante que podría estar impidiendo el establecimiento de especies leñosas. Debido a la alta heterogeneidad que se presenta, existen zonas del acahual donde la sucesión forestal puede tardar más años en darse.

- La alta disimilitud que se presentó entre la ‘regeneración de avanzada’ y la comunidad de adultos para cada uno de los hábitats, sugiere que las plantas leñosas que se integran a la ‘regeneración de avanzada’ no provienen directamente de los adultos que ya están en el sitio y diferentes especies están logrando superar el filtro de la dispersión.
- Aun cuando se esperaba que el matorral tuviera una trayectoria sucesional hacia la selva por su cercanía con este hábitat, la composición de especies registrada tanto en su regeneración de avanzada como en los adultos ya establecidos aquí, sugiere que su trayectoria podría ir hacia acahual y no directamente a selva, pero también que deberán pasar muchos años para que este hábitat forme un ecosistema forestal con dosel cerrado.

10. LITERATURA DE REFERENCIA

- Álvarez-Aquino, C. y G. Williams-Linera. 2012. Seedling survival and growth of tree species: site condition and seasonality in tropical dry forest restoration. *Botanical Sciences* 90(3):341-351.
- Almazán-Nuñez, R., Arizmendi, M., Eguiarte, L.E. y P. Corcuera. 2012. Changes in composition, diversity and structure of woody plants in successional stages of tropical dry forest in southwest Mexico. *Revista Mexicana de Biodiversidad* 83:1096-1109.
- Bailey, T.G., Davidson, N.J. y D.C. Close. 2012. Understanding the regeneration niche: Microsite attributes and recruitment of eucalypts in dry forests. *Forest Ecology and Management* 269:229–238.
- Begon, M., Townsend, C.R. y J.L. Harper. 2006. *Ecology: From individuals to ecosystems*. Pp 469. Blackwell Publishing, Malden, MA. Estados Unidos de América.
- Benítez-Malvido, J. 1998. Impact of forest fragmentation on seedling abundance in a tropical rain forest. *Conservation Biology* 12(2):380-389.
- Benítez-Malvido, J. y M. Martínez-Ramos. 2003. Impact of forest fragmentation on understory plant species richness in Amazonia. *Conservation Biology* 17(2):389-400.
- Buma, B. y C.A. Wessman. 2011. Differential species responses to compounded perturbations and implications for landscape heterogeneity and resilience. *Forest Ecology and Management* 266:25-33.
- Capers, R.S., Chazdon, R.L., Redondo-Brenes, A. y B. Vilchez-Alvarado. 2005. Successional dynamics of woody seedling communities in wet tropical secondary forests. *Journal of Ecology* 93:1071-1084.

- Capistrán-Barradas, A., Defeo, O. y P. Moreno-Casasola. 2003. Density and population structure of the red land crab *gecarcnus lateralis* in a tropical semi-deciduous forest in Veracruz-México. *Interciencia* 28(6):323-327
- Capistrán-Barradas, A., Moreno-Casasola, P. y O. Defeo. 2006. Postdispersal fruit and seed removal by the crab *gecarcinus lateralis* in a coastal forest in Veracruz, Mexico. *Biotropica* 38(2):203-209.
- Castillo-Campos, G. Y A.C. Travieso-Bello. 2006. La Flora. En: Moreno-Casasola, P. (Ed.), pp. 171-204. *Entornos veracruzanos: la costa de La Mancha*. Instituto de Ecología, A.C., Xalapa, México.
- Castillo-Campos, G. 2006. Las Selvas. En: Moreno-Casasola, P. (Ed.). pp. 221-230. *Entornos veracruzanos: la costa de La Mancha*. Instituto de Ecología, A.C., Xalapa, México.
- Castillo-Campos, G. y M.E. Medina. 2005. Árboles y arbustos de la Reserva Natural de La Mancha, Veracruz, México. Instituto de Ecología, A.C. Xalapa, México. 143pp.
- Chapman, C.A. y L.J. Chapman. 1990. Density and growth rate of some tropical dry forest trees: Comparisons between successional forest. *Bulletin of the Torrey Botanical Club* 117(3): 226-231.
- Chazdon, R.L. 2008. Chance and determinism in tropical forest succession. En: Carson, W. y S. Schnitzer (Eds), pp. 384-408. *Tropical Forest Community Ecology*. Wiley-Blackwell. Reino Unido.
- Chazdon, R.L., Colwell, R.K., Denslow, J.S. y M.R. Guariguata. 1998. Statistical methods for estimating species richness of woody regeneration in primary and secondary rain forests of Northeastern Costa Rica. En: Dallmeier, F. y J.A. Comiskey. (Eds.), pp.

285-309. Forest biodiversity research, monitoring and modeling: conceptual background and old world case studies.

Chazdon, R.L., Harvey, C.A., Martínez-Ramos, M., Balvanera, P., Stoner, K.E., Schondube, J.E., Avila-Cabadilla, L.D. y M. Flores-Hidalgo. 2011. Seasonally dry tropical forest biodiversity and conservation value in agricultural landscapes of Mesoamerica. En: Dirzo, R., Young, H.S., Mooney, H.A. y G. Ceballos. (Eds.), pp. 195-220. *Seasonally dry tropical forest: Ecology and conservation*, Island Press, Washington, DC. Estados Unidos de América.

Chazdon, R.L., Letcher, S.G., van Breugel, M., Martínez-Ramos, M., Bongers, F. y B. Finegan. 2007. Rates of change in tree communities of secondary Neotropical forests following major disturbances. *Philosophical Transactions of the Royal Society* 362: 273-289.

Colwell, R.K. 2006. EstimateS: Statistical estimation of species richness and shared species from samples. Version 8.

De Cassia, R. 2000. Management of advanced regeneration in secondary forests of the Brazilian Amazon. *Forest Ecology and Management* 130:131-140.

Dickinson, M.B., Whigham, D.F. y S.M. Hermann. 2000. Tree regeneration in felling and natural treefall disturbances in a semideciduous tropical forest in Mexico. *Forest Ecology and Management* 134:137-151.

Dupuy, J.M. y Chazdon, R. 2008. Interacting effects of canopy gap, understory vegetation and leaf litter on tree seedling recruitment and composition in tropical secondary forests. *Forest Ecology and Management* 255:3716-3725.

Espírito-Santo, M.M., Sevilha, A.C., Anaya, F.C., Barbosa, R., Fernandes, G.W., Sanchez-Azofeifa, A., Scariot, A., de Noronha, S.E. y C. Andrade-Sampaio. 2009.

Sustainability of tropical dry forests: Two case studies in southeastern and central Brazil. *Forest Ecology and Management* 258:922-930.

Ferguson, D. 1984. Needed: Guidelines for defining acceptable advanced regeneration. Forest service. United States Department of Agriculture 1-5pp.

Fonseca González, W. y A. Morera Beita. 2008. El bosque seco tropical en Costa Rica: caracterización ecológica y acciones para la restauración. En: González-Espinosa, M., Rey-Benayas, J.M. y N. Ramírez-Marcial. (Eds), pp. 15-135. *Restauración de Bosques en América Latina*. Mundi-Prensa, México.

Gerhardt, K. y H. Hytteborn. 1992. Natural dynamics and regeneration methods in tropical dry forest: An introduction. *Journal of Vegetation Science* 3(3):361-364.

González-Romero, A. y M. Lara-López. 2006. Los anfibios, los réptiles y los mamíferos. En: Moreno-Casasola P. (Ed.), pp. 407-422. *Entornos veracruzanos: la costa de La Mancha*. Instituto de Ecología, A.C., Xalapa, México.

Griscom, H.P., Griscom, B.W. y M.S. Ashton. 2009. Forest regeneration from pasture in the dry tropics of Panama: Effects of cattle, exotic grass, and forested riparia. *Restoration Ecology* 17(1):117-126.

Hoper, E. 2008. Factors affecting the species richness and composition of neotropical secondary succession: a case study of abandoned agricultural land in Panama. En: Myster, R. (Ed), pp. 141-164. *Post-Agricultural Succession in the Neotropics*. Springer Science and Business Media. Estados Unidos de América.

Janzen, D. 2008. Restauración del bosque seco tropical: Área de Conservación Guanacaste (ACG), noreste de Costa Rica. En: González-Espinosa, M., Rey-Benayas, J.M. y N. Ramírez-Marcial. (Eds), pp. 181-210. *Restauración de Bosques en América Latina*. Mundi-Prensa, México.

- Kellman, M. y B. Delfosse. 1993. Effect of the red land crab (*Gecarcinus lateralis*) on leaf litter in a tropical dry forest in Veracruz, Mexico. *Journal of Tropical Ecology* 9: 55 – 65
- Kennard, D.K, Gould, K., Putz, F.E., Fredericksen, T.S. y F. Morales. 2002. Effect of disturbance intensity on regeneration mechanisms in a tropical dry forest. *Forest Ecology and Management* 162:197-208.
- Kitajima, K. y Poorter, L. 2008. Functional basis for resource niche partitioning by tropical trees. En: Carson, W. y S. Schnitzer. (Eds), pp. 160-181. *Tropical Forest Community Ecology*. Wiley-Blackwell. Reino Unido.
- Laborde, J. y Corrales-Ferrayola, I. 2012. Direct seedling of *Brosimim alicastrum* SW. (Moraceae) and *Enterolobium cyclocarpum* (JACQ.) Griseb. (Mimosaceae) in different habitats in the dry tropics of central Veracruz. *Acta Botanica Mexicana* 100: 107-134
- Laborde, L., Sánchez-Rios, G. y S. Guevara-Sada. 2005. Los árboles que la selva dejó atrás. *Interciencia: Revista de ciencia y tecnología de América* 30(10):595-601.
- Lewis, K. 2011. Forest health and mortality of advance regeneration following canopy tree mortality caused by the mountain pine beetle. *Natural resources Canada*. 1-32pp.
- Lindquist, E.S. y C.R. Carroll. 2004. Differential seed and seedling predation by crabs: impacts on tropical coastal forest composition. *Oecologia* 141: 661-671.
- Link, A. y A. Di Fiore. 2006. Seed dispersal by spider monkeys y its importance in the maintenance of neotropical rain-forest diversity. *Journal of Tropical Ecology* 22(3):235-246.

- López-Ramírez, M.C. 2007. Germinación, establecimiento y crecimiento de seis especies en matorrales de dunas costeras. Tesis de Maestría (Ecología y Ciencias Ambientales). Universidad Nacional Autónoma de México, México DF, México. 169 pp.
- Martínez, M.L., García Franco, J.G. y V. Rico-Gray. 2006. Las Adaptaciones y las Interacciones de Especies. En: Moreno-Casasola, P. (Ed.), pp. 273-284. Entornos veracruzanos: la costa de La Mancha. Instituto de Ecología, A.C., Xalapa, México.
- Martínez, M.L. 2003. Facilitation of seedling establishment by an endemic shrub in tropical coastal sand dunes. *Plant Ecology* 168: 333-345.
- Martínez-Ramos, M. 1985. Claros, ciclos vitales de los árboles tropicales y regeneración natural de las selvas altas perennifolias. En: Gómez-Pompa, A. y S. Del Amo. (Eds.), pp. 191-239. Investigaciones sobre la Regeneración de Selvas Altas en Veracruz, México. Instituto Nacional de Investigaciones sobre Recursos Bióticos, Xalapa y Editorial Alhambra Mexicana, S.A. de C.V.
- Martínez-Ramos, M., Barraza, L., Balvanera, P., Benítez-Malvido, J., Bongers, F., Castillo Álvarez, A., Cuarón, A.D., Ibarra-Manríquez, G., Paz-Hernández, H., Pérez-Jiménez, A., Quesada Avendaño, M., Pérez-Salicrup, D., Sánchez-Azofeifa, G.A., Schondube, J.E., Stoner, K., Alvarado Díaz, J., Boege, K., del-Val, E., Favila Carrillo, M.E., Suazo-Ortuño, I., Ávila-Cabadilla, L.D., Álvarez Añorve, M.Y., Cano Ramírez, M., Castillo Mandujano, J., Chaves Badilla, O., de la Peña, E.I., Corzo Domínguez, A., Godínez Gutiérrez, M., Gómez Bonilla, A.P., González Di Pierro, A., Fuentealba Durán, B., Gudiño González, W.A., Hernández Ordoñez, O., Kaláscka, M., Lobeck, M., López-Carretero, A., Manrique Ascencio, C., Maza-Villalobos, S., Méndez-Toribio, M., Mora-Ardila, F., Muench Spitzer, C., Peñaloza Guerrero, C.B., Pinzón Pérez, L.F., Páramo Pérez, M.E., Pineda García, F., Ricaño Rocha, A., Rocha Ortega, M., Rodríguez-Velázquez, J., Mariel Schroeder, N., Trilleras-Motha, J., Van Breugel, M., Van der Sleen, P., Villa Galaviz, E. y I.

- Zermeño Hernández. 2012. Manejo de bosques tropicales: bases científicas para la conservación, restauración y aprovechamiento de ecosistemas en paisajes rurales. *Investigación Ambiental: Ciencia y Política Pública* 4(2):111-129.
- Martínez-Ramos, M. X. García-Orth. 2007. Sucesión ecológica y restauración de las selvas húmedas. *Boletín de la Sociedad Botánica de México* 80(Suplemento): 69-84.
- Martínez-Ramos, M. Y A. Soto-Castro. 1993. Seed rain and advanced regeneration in a tropical rain forest. *Vegetatio* 107/108: 299-318
- McCune, B. y J.B. Grace. 2002. *Analysis of ecological communities*. Pp. 290. MjM Software Design. Estados Unidos de América.
- Middleton, B. 2009. Regeneration of coastal marsh vegetation impacted by hurricanes Katrina and Rita. *Wetlands* 29(1): 54-65.
- Monnier, Y., Prévosto, B., Ripert, C., Corbani, A. y C. Fernandez. 2011. Forest microhabitats differentially influence seedling phenology of two co-existing Mediterranean oak species. *Journal of Vegetation Science* 23(2):260-270.
- Moreno, C. E. 2001. *Métodos para medir la biodiversidad*. MyT–Manuales y Tesis. pp. 84. SEA, vol. 1. España.
- Moreno-Casasola, P. y A.C. Travieso-Bello. 2006. Las Playas y las Dunas. En: Moreno-Casasola, P. (Ed.), pp. 205-220. *Entornos veracruzanos: la costa de La Mancha*. Instituto de Ecología, A.C., Xalapa, México.
- Moreno-Casasola, P. y G. Vásquez. 2006. Las Comunidades de las Dunas. En: Moreno-Casasola, P. (Ed.), pp. 285-310. *Entornos veracruzanos: la costa de La Mancha*. Instituto de Ecología, A.C., Xalapa, México.

- Norden, N., Chave, J., Belbenoit, P., Caubère, A., Châtelet, P., Forget, P.M., Riéra, B., Viers, J. Y C. Thébaud. 2009. Interspecific variation in seedling responses to seed limitation and habitat conditions for 14 Neotropical woody species. *Journal of Ecology* 97:186-197.
- Norden, N., Chazdon, R.L., Chao, A., Jiang, Y. y B. Vélchez-Alvarado. 2009. Resilience of tropical rain forests: tree community reassembly in secondary forests. *Ecology Letters* 12:385-394.
- Ortiz-Pulido, R., Laborde, J. y S. Guevara. 2000. Frugivoría por aves en un paisaje fragmentado: consecuencias en la dispersión de semillas. *Biotropica* 32(3):473-488.
- Pelaez, J. 2008. Sucesión ecológica y restauración de bosques subtropicales de montaña en la Estación Científica Las Joyas, México. En: González-Espinosa, M., Rey-Benayas, J.M. y N. Ramírez-Marcial. (Eds), pp. 77-98. *Restauración de Bosques en América Latina*. Mundi-Prensa, México.
- Peck, J.E. 2010. *Multivariate analysis for community ecologists: Step-by-step using PC-ORD*. pp. 162. MjM Software Design. Estados Unidos de América.
- Pennington, R.T., Lavin, M. y A. Oliveira-Filho. 2009. Woody plant diversity, evolution, and ecology in the tropics: perspectives from seasonally dry tropical forests. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* 40:437-457.
- Pennington, R.T., Prado, D.E. y C.A. Pendry. 2000. Neotropical seasonally dry forests and quaternary vegetation changes. *Journal of Biogeography* 27(2):261-273.
- Quesada, M., Sánchez-Azofeifa, G.A., Álvarez-Añorve, M., Stoner, K.E., Avila-Cabadilla, L., Calvo-Alvarado, J., Castillo, A., Espírito-Santo, M.M., Fagundes, M., Fernandes, G.W., Gamonb, J., Lopezaraiza-Mikel, M., Lawrence, D., Cerdeira-Morellato, L.P., Powers, J.S., Neves, F.S., Rosas-Guerrero, V.S., Sayago, R. y G.

- Sánchez-Montoya. 2009. Succession and management of tropical dry forests in the Americas: Review and new perspectives. *Forest Ecology and Management* 258:1014-1024.
- Sánchez-Gallen, I., Álvarez-Sánchez, F.J. y J. Benítez-Malvido. 2010. Structure of the advanced regeneration community in tropical rain forest fragments of Los Tuxtlas, Mexico. *Biological Conservation* 143:2111–2118.
- Sapkota, I., Tigabu, M. y Odén, P. 2009. Spatial distribution, advanced regeneration and stand structure of Nepalese Sal (*Shorea robusta*) forests subject to disturbances of different intensities. *Forest Ecology and Management* 257:1966-1975.
- Stevenson, P.R. 2011. Pulp-seed attachment is a dominant variable explaining legitimate seed dispersal: a case study on woolly monkeys. *Oecologia* 166(3):693-701.
- Travieso-Bello, A.C. y A. Campos A. 2006. Los Componentes del Paisaje. En: Moreno-Casasola, P. (Ed.), pp. 139-150. Entornos veracruzanos: la costa de La Mancha. Instituto de Ecología, A.C., Xalapa, México.
- Travieso-Bello, A.C., Gómez, R. y P. Moreno-Casasola. 2006. Los cultivos, los pastizales y los acahuales. En: Moreno-Casasola, P. (Ed.), pp. 261-272. Entornos veracruzanos: la costa de La Mancha. Instituto de Ecología, A.C., Xalapa, México.
- van Breugel, M., Bongers, F. y M. Martínez-Ramos. 2007. Species dynamics during early secondary forest succession: Recruitment, mortality and species turnover. *Biotropica* 35(5): 610-619.
- Vieira, D.L.M. y A. Scariot. 2006. Principles of natural regeneration of tropical dry forests for restoration. *Restoration Ecology* 14(1):11–20.

Vilchez-Alvarado, B., Chazdon, R.L. y V. Milla-Quesada. 2008. Dinámica de la regeneración en cuatro bosques secundarios tropicales de la región Huetar Norte, Costa Rica. Su valor para la conservación o uso comercial. *Recursos Naturales y Ambiente* 55:118-128.

Williams-Linera, G. y F. Lorea. 2009. Tree species diversity driven by environmental and anthropogenic factors in tropical dry forest fragments of central Veracruz, Mexico. *Biodiversity Conservation*. 18:3269-3293.

Williams-Linera, G., Álvarez-Aquino, C., Suárez, A., Blundo, C., Smith-Ramírez, C., Echeverría, C., Cruz-Cruz, E., Bolados, G., Armesto, J.J., Heinemann, K., Malizia, L., Becerra, P., del Castillo, R.F. y R. Urrutia. 2011. Experimental analysis of dryland forest restoration techniques. En: Newton, A.C. y N. Tejedor. (Eds), pp. 131-182. *Principles and practice of forest landscape restoration*. IUCN. Suiza.