



**UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA
DE MÉXICO**

FACULTAD DE CIENCIAS

**EFECTOS DE LA APERTURA DE CLAROS DEL
DOSEL SOBRE LA REGENERACIÓN DE LA
VEGETACIÓN EN UN BOSQUE TROPICAL
CADUCIFOLIO**

T E S I S

QUE PARA OBTENER EL TÍTULO DE:

B I Ó L O G O

P R E S E N T A:

YANUS ANDRÉS DECHNIK VÁZQUEZ



DIRECTOR DE TESIS:

DR. JORGE ARTURO MEAVE DEL CASTILLO

2011



Universidad Nacional
Autónoma de México

Dirección General de Bibliotecas de la UNAM

Biblioteca Central



UNAM – Dirección General de Bibliotecas
Tesis Digitales
Restricciones de uso

DERECHOS RESERVADOS ©
PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL

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

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

Agradecimientos

Al Dr. Jorge Meave, quien me dio la oportunidad de trabajar con él cuando yo me encontraba en una encrucijada, y que ofreció su tiempo para enseñarme a hacer ciencia y a escribir (¡cosa que yo creía que sabía hacer!). Por ser un *formidable* maestro y director de tesis, además de un excelente amigo.

A Alberto Gallardo, por ser chingón en muchas cosas y darme dirección durante las primeras etapas de la tesis, cuando yo estaba bien perdido y más la necesitaba.

Al Dr. Eduardo Pérez-García, por ser de enorme ayuda en la identificación de mis ejemplares y por su actitud alegre y dispuesta a ayudar que siempre me anima, además de sus valiosas enseñanzas.

A mis sinodales, Dra. Angelina Martínez-Yrizar, Dr. Alejandro Zavala, Dra. Elvira Durán, por sus valiosísimas correcciones y enorme disposición a ayudarme con mi trabajo sin traba de ninguna clase.

A las personas que me ayudaron en campo, Biol. Marco Antonio Romero (¡él también me ayudó en el laboratorio!), Raúl, Baudel, Nahúm, Omar, Ulises, Eunice, David, Dino, el “Mago” y su hermano (no recuerdo sus nombres). A los compañeros del laboratorio, por su alegre espíritu. A la gente de Nizanda, sobre todo a la familia Reyes Manuel, por su hospitalidad, y a Baudel Naranjo y su familia por su gran corazón.

A todos los maestros de la Facultad que me enseñaron algo de provecho y me ayudaron encontrar mi camino, en especial a Irene Pisanty. A la UNAM por ser un baluarte de la educación y la libertad, expreso mi agradecimiento por pertenecer a semejante institución. Este estudio contó con apoyo financiero por parte de el programa PAPIIT de la UNAM (IN-216007-3) y del Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACyT) a través del Fondo de Ciencia Básica.

A montones de amigos. Estoy seguro que no podré nombrarlos a todos, pero aquí van algunos (sin ningún orden en particular): Yolanda, Nahúm, Diego, Rafa, Daniel, Eniak, Ricardo, Jonás, Zitla, Mónica, Víctor, Sara, León Felipe, Eli, Bárbara, Ale, Leslie, Cabeto, José, Isui, Johnny, Juanpi, Abraham, Hugo, León, Agni, David, Rodrigo, Erick, Yolo, Salch, Ricardo (Baja), Benito, Lalo, Omar, Julia, Rubén, Chucho, Vero, Carlos, Nuria, Kuri, Ana, María, Vic, Santiago, Julia, Piña, Nora, Coral, Rafita, Sergi, Abril, Gabriel, Jennifer y quienes me buscaron en Cuatro Ciénegas, los compas de Baja...y un grande etc. Personas que me han enseñado y cambiado y mis futuros colegas y amigos.

A mis amigos de antaño y los Craven (pertenecientes algunos a ambas categorías) Daf, Jime, Silva, Irving, Alan, Daniel, Matus, Dante, Andrés, etc... A Valeria Hernández, mi compañera y mejor amiga o no en hermosas y terribles ocasiones, de las cuales he aprendido mucho. A mis padres, Gusvelia Vázquez Vázquez y Andrzej Dechnik Nazarko. Por su incondicional amor y apoyo, en las buenas y sobre todo en las malas. Por ser ambos un ejemplo de superación y enseñarme a vivir y todas esas cosas que ahora sé gracias a ustedes, que es lo que realmente me formó como persona. A mi hermano Aleksander Dechnik por ser un ejemplo en mi vida y un espejo del cual aprendí cosas, algunas duras pero todas ciertas.

Hoja de datos del Jurado

<p>1. Datos del alumno Apellido paterno Apellido materno Nombre(s) Teléfono</p> <p>Universidad Nacional Autónoma de México Facultad de Ciencias Carrera Número de cuenta</p>	<p>1. Datos del alumno Dechnik Vázquez Yanus Andrés (01)228 817 27 80</p> <p>Universidad Nacional Autónoma de México Facultad de Ciencias Biología 4- 0606007- 7</p>
<p>2. Datos del tutor Grado Nombre(s) Apellido paterno Apellido materno</p>	<p>2. Datos del tutor Dr. Jorge Arturo Meave Del Castillo</p>
<p>3. Datos del sinodal 1 Grado Nombre(s) Apellido paterno Apellido materno</p>	<p>3. Datos del sinodal 1 Dr. Eduardo Alberto Pérez García</p>
<p>4. Datos del sinodal 2 Grado Nombre(s) Apellido paterno Apellido materno</p>	<p>4. Datos del sinodal 2 Dr. José Alejandro Zavala Hurtado</p>
<p>5. Datos del sinodal 3 Grado Nombre(s) Apellido paterno Apellido materno</p>	<p>5. Datos del sinodal 3 Dra. Angelina Martínez Yrizar</p>
<p>6. Datos del sinodal 4 Grado Nombre(s) Apellido paterno Apellido materno</p>	<p>6. Datos del sinodal 4 Dra. Elvira Durán Medina</p>
<p>7. Datos del trabajo escrito Título</p> <p>Número de páginas Año</p>	<p>8. Datos del trabajo escrito Efectos de la apertura de claros sobre la regeneración de la vegetación en un bosque tropical caducifolio</p> <p>72 2011</p>

RESUMEN

No se conoce bien el papel de los claros del dosel en la dinámica del bosque tropical caducifolio (BTC). En el presente estudio se describieron claros abiertos por la caída de árboles en el BTC de la región de Nizanda, Oaxaca, México, y se evaluó el efecto que tienen sobre el sotobosque.

Se estudiaron 80 claros y se tomaron datos de la vegetación en 50 de ellos. La mayoría de los claros fueron abiertos por árboles del género *Bursera* y por el cacto candelabroforme *Pachycereus pecten-aboriginum*. La altura promedio (± 1 D.E.) de los árboles caídos fue de 9.6 ± 3.35 m, mientras que el área promedio (± 1 D.E.) de los claros abiertos fue de 36.5 ± 45.5 m². Se registraron 176 morfoespecies pertenecientes a 52 familias de la división Magnoliophyta. Las familias mejor representadas por número de especies fueron Euphorbiaceae, Asteraceae, Acanthaceae y Malvaceae. La altura de las plantas, la abundancia de los individuos, el número de especies y el número de familias, así como la equitatividad, difirieron significativamente entre las plantas de los claros y aquellas bajo dosel. También difirieron las proporciones de las formas de crecimiento de los individuos, siendo más abundantes las forbias y los árboles en los claros. Se encontró un número mayor de especies de árboles en los claros, y en ellos se hallaron proporcionalmente más árboles jóvenes de algunas especies que en su madurez alcanzan el dosel del BTC.

Los resultados de los análisis de similitud y los análisis multivariados indican que los claros parecen tener un efecto cuantitativo más que cualitativo sobre qué hay dentro de ellos: no se reconocieron gremios de tolerantes a la sombra e intolerantes a la sombra muy bien diferenciados. La composición de las plantas del sotobosque en los claros fue diferente de sitios que experimentan sucesión secundaria a partir de disturbios antropogénicos grandes en la misma zona, lo cual se atribuye a la selección de atributos funcionales de las plantas que participan en las primeras etapas de la regeneración del sotobosque.

Los resultados de este estudio indican que los claros tienen un papel, aunque modesto, en la regeneración de la SBC, y sugieren que existe un patrón general de regeneración de la vegetación cuyo factor principal son las corrientes eólicas, donde la regeneración del BTC se daría de forma episódica.

ABSTRACT

The role of gaps in the canopy on the dynamics of the tropical deciduous forest (TDF) is not well understood. In the present study, gaps in the canopy caused by tree falls were described, and their effect on the vegetation inside them, was examined in the TDF of the Nizanda region, Oaxaca, Mexico.

Eighty gaps were found and described, and 50 were sampled for vegetation. Most of these were opened by trees belonging to *Bursera* spp. and the arborescent cactus *Pachycereus pecten-aboriginum*. The average height (± 1 S.D.) of the fallen trees was 9.6 ± 3.35 m, while the average extension (± 1 S.D.) of the gaps was 36.5 ± 45.5 m². A total of 176 morphospecies belonging to 52 Magnoliophyta families were recorded. The best represented families in terms of species were Euphorbiaceae, Asteraceae, Acanthaceae and Malvaceae. Mean plant height, number of individuals, number of species, families, and evenness significantly differed between gaps and forest understorey. Significant differences were also found in the proportions of individuals belonging to different growth forms, forbs and trees being the best represented in gaps. A larger number of tree species was found in the gaps; also, young trees belonging to species capable or reaching the mature canopy of the TDF were found in bigger proportion inside the gaps.

Analyses based on similarity indexes and multivariate techniques suggest that the most important effect of gaps is altering the number of plants and species, but not the specific composition: no clear plant guilds (shade-tolerant, shade-intolerant) were found. Plant species composition in the understorey was different from that of successional sites that underwent anthropogenic disturbances, which can be explained by the selection of functional attributes of the plants that participate in the initial stages of forest regeneration.

The results of this study confirm that gaps play a role, albeit modest, in the regeneration of the TDF and suggest a regeneration pattern that is primarily affected by wind currents, in which the regeneration of the TDF behaves in an episodic manner.

ÍNDICE

CAPÍTULO I - INTRODUCCIÓN	1
1.1. Disturbios y regeneración en los bosques tropicales	1
1.2. Dinámica de claros en bosques	2
1.2.1. <i>Conceptos y mecanismos generales</i>	2
1.2.2. <i>Dinámica de claros en el bosque tropical caducifolio</i>	5
1.3. Justificación y Objetivos	9
CAPÍTULO II - MÉTODOS	11
2.1. Selección y descripción del área de estudio	11
2.1.1. <i>Área de estudio</i>	11
2.1.2. <i>Clima, geomorfología y edafología.</i>	11
2.1.3. <i>Vegetación.</i>	12
2.2. Trabajo de campo	13
2.2.1. <i>Ubicación de los sitios de muestreo.</i>	13
2.2.2. <i>Descripción de los claros</i>	14
2.2.3. <i>Descripción de la vegetación del sotobosque en los claros y bajo dosel</i>	14
2.3. Análisis de datos	15
2.3.1. <i>Análisis de datos de los claros</i>	15
2.3.2. <i>Composición florística</i>	16
2.3.3. <i>Estructura cuantitativa de la vegetación</i>	17
2.3.4. <i>Análisis de diversidad</i>	17
CAPÍTULO III - RESULTADOS	21
3.1. Caracterización de los claros	21
3.2. Caracterización de los árboles que abrieron claros	23
3.3. Estructura de la vegetación	24
3.4. Diversidad florística	27
3.4.1 <i>Composición florística</i>	27
3.4.2. <i>Riqueza y diversidad florística</i>	30
3.4.3. <i>Similitud florística</i>	33
3.5. Formas de crecimiento	35
3.6. Análisis de claros con árboles de <i>Bursera</i> spp. y de <i>Pachycereus pecten-aboriginum</i>	36
3.6 Análisis multivariados	41
3.6.1. <i>Clasificación</i>	41
3.6.2. <i>Ordenación</i>	41

CAPÍTULO IV- DISCUSIÓN Y CONCLUSIONES	44
4.1. Características de los claros	44
4.2. Efecto de los claros en la vegetación	46
4.2.1. <i>Estructura cuantitativa de la vegetación</i>	46
4.2.2. <i>Diversidad florística: diversidad α</i>	49
4.2.3. <i>Heterogeneidad florística: diversidad β</i>	50
4.2.4 <i>Formas de crecimiento</i>	52
4.2.5 <i>Contrastes entre claros y sitios sucesionales debido a actividad antrópica</i>	52
4.3. Comparaciones de claros con <i>Bursera</i> spp. y <i>Pachycereus pecten-aboriginum</i>	53
4.4. Conclusiones	54
LITERATURA CITADA	56
APÉNDICE	66

CAPÍTULO I

INTRODUCCIÓN

1.1 Disturbios y regeneración en los bosques tropicales

Averiguar cuáles son los factores que determinan la composición de la vegetación en un lugar y un momento particulares es uno de los principales objetivos de la ecología de comunidades vegetales (Walker y Chapin, 1987; Hall y Swaine, 1988). La existencia de patrones predecibles en la vegetación ha sido motivo de intenso debate desde los trabajos de Clements (1916) y Gleason (1926). Lejos de ser un atributo invariable, la composición de la vegetación es un atributo muy dinámico pues las comunidades vegetales están sometidas continuamente a eventos que la modifican, conocidas como disturbios, los cuales suelen disparar procesos de sucesión. Si la sucesión produce una única comunidad clímax en un lugar determinado es todavía motivo de controversia (Van der Meer *et al.*, 2004; Chazdon, 2008). Sin embargo, actualmente hay un reconocimiento general de la existencia de numerosos mecanismos de desarrollo o de regeneración de la vegetación y sus características (Pickett y White, 1985a; Fulton *et al.*, 2002).

Un disturbio se define como un evento relativamente discreto en el tiempo que altera la estructura de una población, una comunidad o un ecosistema, y que modifica la disponibilidad de recursos, de sustrato o las condiciones del ambiente físico. Asimismo, el disturbio altera las tasas de supervivencia y colonización de los organismos presentes (Pickett y White, 1985b). Los disturbios son fenómenos comunes de la naturaleza (West *et al.*, 1981) y tienen efectos variados e importantes en las características de la comunidad, tales como la riqueza de especies (Denslow, 1985), la dominancia y la estructura (Brokaw, 1985b). Por ejemplo, se ha propuesto que un nivel intermedio en la intensidad de los disturbios maximiza la diversidad dentro de las comunidades, en particular, en los bosques tropicales (Connell, 1978), si bien Bongers *et al.* (2009) argumentan que las diferencias en la diversidad de árboles entre comunidades sometidas a niveles de disturbio diferentes son poco importantes.

La muerte de individuos adultos en un bosque representa un disturbio particularmente importante, pues a pesar de tener un impacto muy localizado en el espacio, este evento permite el desarrollo de plantas jóvenes que de otra manera se encuentran en desventaja competitiva (Brokaw, 1985b). Cuando ocurre un disturbio de este tipo actúan los siguientes mecanismos de

regeneración: (1) regeneración a partir del banco de semillas; (2) regeneración a partir de la lluvia de semillas; (3) regeneración a partir del banco de plántulas que crecen debajo del dosel presente; (4) regeneración debida únicamente el crecimiento vegetativo, es decir, sin que haya reclutamiento de nuevos individuos (Oliver y Larson, 1996).

1.2 Dinámica de claros en bosques

1.2.1 Conceptos y mecanismos generales

En los bosques tropicales perennifolios se han descrito gradientes muy marcados de los factores ambientales (como temperatura y cantidad y calidad de luz) desde el dosel hasta el suelo. Por ejemplo, se ha mostrado que los niveles de radiación luminosa en el piso de un bosque tropical son de cerca de 1-2% de los que imperan en la parte superior del dosel (Chazdon y Fetcher, 1984; Canham *et al.*, 1990). También hay diferencias cualitativas del espectro de la luz que llega al piso, las cuales afectan el establecimiento y el desarrollo de las plantas (Lee, 1989; Poulson y Platt, 1989; Endler, 1993). Los claros provocados por la caída de árboles aumentan de manera sustancial la disponibilidad de luz en el sotobosque (Chazdon y Fetcher, 1984; Fetcher *et al.*, 1985), y este cambio permite que las plantas heliófitas (*i.e.* con altos requerimientos de luz) puedan germinar y crecer. Por ello, para entender la ecología de las plantas que viven bajo el dosel en estos bosques es crucial conocer el régimen de disponibilidad de luz (Brokaw, 1985b), aunque la complejidad y la naturaleza dinámica del dosel dificultan caracterizarlo (Lee, 1989).

La dinámica de claros tiene lugar cuando los sitios que experimentan el disturbio provocado por la caída de uno o varios árboles, o partes de éstos, se llenan con vegetación de nuevo. Los claros que se abren en un bosque tropical perennifolio se cierran por lo general desde las orillas hacia el centro del claro, ya sea por el crecimiento de lianas o por el crecimiento lateral de los árboles que bordean el claro, mientras que el centro del claro se llena usualmente de una manera más lenta por el crecimiento de plántulas y plantas jóvenes (Yavitt *et al.*, 1995). Este proceso, asociado principalmente con los bosques con doseles cerrados y con un sotobosque relativamente oscuro (White, 1979), tiene efectos en la estructura del bosque, así como en la composición y la dinámica de las poblaciones de árboles (Brokaw, 1985b; Popma y Bongers, 1988; White y Pickett, 1985b; Van der Meer *et al.*, Martínez-Ramos *et al.*, 1988; 1994; Schnitzer y Carson, 2001). Brokaw (1985a) definió formalmente a un claro como una apertura vertical en el

dosel que sea continua desde la parte más alta del follaje de la comunidad hasta una altura de 2 m sobre el nivel del suelo. Así definidos, los claros del dosel comprenden una fracción de entre 1.4% y 7.5% del área en bosques tropicales húmedos primarios, al grado que estos últimos han sido concebidos como agregados de parches en diferentes estados sucesionales debido a la caída continua de árboles (Oldeman, 1978; Whitmore, 1978).

La apertura de claros juega un papel importante en la estructuración de las comunidades forestales tropicales (White, 1979; Brokaw, 1985b; Schnitzer y Carson, 2001). El patrón temporal de apertura de claros varía entre comunidades vegetales e influye en la selección de atributos de respuesta de las plantas relacionadas con ellos y en la composición de las plantas que participan en la regeneración la vegetación (White y Pickett, 1985b). Por ejemplo, gran parte de la riqueza de árboles maduros en un bosque tropical se atribuye a los claros provocados por la caída de árboles (Strong, 1977; Franklin *et al.*, 1987). Los claros en el dosel constituyen un fenómeno ampliamente reconocido y común que afecta la dispersión de propágulos, la germinación de semillas, la supervivencia de las plántulas, el crecimiento de árboles, la arquitectura de las plantas y la reproducción. La apertura de un claro es un proceso complejo que involucra cambios estructurales, microclimáticos, edáficos y bióticos (Swaine *et al.*, 1987).

Por lo general, los árboles se caen debido a la acción de factores físicos como el viento y el agua (la cual puede suavizar el suelo y aumentar el peso del árbol). La topografía de un lugar también afecta la caída de árboles y se ha documentado que en pendientes pronunciadas el número de árboles caídos suele ser mayor (Oldeman, 1978). La acción de agentes físicos y biológicos como los vientos, las lluvias intensas, los deslaves, las descargas eléctricas, los herbívoros y los parásitos producen el rompimiento o la caída de los árboles y con frecuencia, su muerte (Clark, 1991; Franklin *et al.*, 1987). En particular, el viento es una causa principal de perturbación en muchos bosques, afectándolo de forma sustancial (Peterson y Pickett, 1995; Busing *et al.*, 2009).

Los patrones de mortalidad de árboles en los bosques tropicales están asociado a la longevidad de los individuos, a su distribución en el espacio, a la abundancia relativa de las especies, y al tamaño y número de claros que se abren en el tiempo. Entre las especies arbóreas se han observado diferentes formas de morir, como la muerte en pie, la caída del individuo completo por desarraigo o el rompimiento del tronco (Brokaw, 1985b; Durán, 2004). La muerte de un árbol influye sobre los que están a su alrededor, y en casos extremos produce su caída, dependiendo del

tamaño y la masa del que cae en primer lugar (Swaine *et al.*, 1987); de hecho, la probabilidad de que un árbol grande haga caer a uno de igual o menor tamaño es mayor que la probabilidad de que un árbol pequeño provoque la caída de uno de mayor tamaño (Van der Meer y Bongers, 1996).

Un árbol que cae en un bosque no siempre crea un espacio delimitado y uniforme, sino que hay mucha variación en las dimensiones, el tipo de apertura y la forma entre claros. Por ejemplo, las condiciones ambientales que se generan por la apertura del claro varían dependiendo de qué parte del árbol caído (raíz, tronco o copa) es más pesada. El tamaño de los claros en los bosques tropicales perennifolios es muy variable: el promedio puede variar desde 86 a 628 m², dependiendo de la comunidad en cuestión (Brokaw, 1985b). Sin embargo, la mayoría de los claros son pequeños y por lo general una gran parte del área total que corresponde a los claros en una comunidad se debe a la contribución de los claros grandes. Usualmente es en los claros con tamaños > 150 m² donde la composición, la tasa de crecimiento y la distribución de tamaño y edad de los árboles pioneros de la selva varían más significativamente (Brokaw, 1985b). Los cambios provocados por la apertura de los claros pueden ser mitigados por los árboles circundantes (Denslow, 1987), particularmente en claros pequeños (Chazdon y Fetcher, 1984; Denslow *et al.*, 1990).

Popma *et al.* (1988) analizaron claros en una selva tropical húmeda en Los Tuxtlas, Veracruz, con el fin de averiguar cuál era realmente su área total de influencia, y encontraron que el área en donde se establecen especies pioneras es más grande que el tamaño del hueco del dosel. Este hallazgo tiene repercusiones sobre la definición de claro de Brokaw (1985a), pues considerar que sólo en el hueco vertical cambian las condiciones es erróneo, ya que el régimen lumínico de las orillas también se ve afectado. Es decir, el uso estricto de la definición de Brokaw puede conducir a subestimar el área total de influencia del evento, si bien no puede dejar de reconocerse su valor práctico.

Las especies que contribuyen a la regeneración en los claros en las selvas tropicales húmedas se pueden agrupar en: (1) plantas tolerantes a la sombra, las cuales usualmente forman bancos de plántulas latentes que responden a la apertura de los claros y crecen, aunque no están restringidas a éstos (Garwood, 1983); (2) plantas pioneras intolerantes a la sombra, dependientes de la apertura de claros (Vázquez-Yanes, 1980); (3) plantas del sotobosque como hierbas, arbustos y lianas, las cuales son dependientes en menor grado de la apertura de claros (Whitmore,

1978). Aunque se ha postulado la existencia de gremios diferenciados de plantas con base en sus requerimientos lumínicos, Lieberman *et al.* (1995) opinan que la mayoría de las plantas son generalistas, lo cual quiere decir que no hay especialización o que ésta es mínima. Esto sugiere que los árboles de los bosques tropicales húmedos pueden ordenarse en un continuo (de acuerdo con su necesidad de luz), más que de acuerdo con gremios discretos y muy especializados. De cualquier modo, sí pueden reconocerse los extremos, lo cual permite clasificar fácilmente algunas especies como tolerantes a la sombra, demandantes de luz o pioneras (Martínez-Ramos, 1994).

A pesar de estas discrepancias en la elaboración conceptual de la dinámica de claros, se coincide en ciertas conclusiones generales acerca de las relaciones causa-efecto de la apertura de claros en los bosques tropicales húmedos, a saber: (1) el número y el tamaño de los claros son mayores cuando son más abundantes los árboles grandes que caen al suelo que los que mueren de pie; (2) en los bosques formados por árboles más bajos se forman claros más pequeños; (2) la tasa de formación de claros es menor cuando la arquitectura de los árboles es poco vulnerable al viento; (3) el disturbio sobre el suelo aumenta cuando los árboles se desarraigan al caer (esto sucede cuando el anclaje es relativamente poco profundo); (4) el viento es una de las principales causas de la apertura de claros; (5) tasas altas de disturbio hacen que la susceptibilidad del bosque a los elementos sea menor, pues los individuos vulnerables caen, dejando en pie a los árboles jóvenes, los cuales son más resistentes al daño (aunque la caída de los vulnerables puede arrastrar a los jóvenes) (Whigham *et al.*, 1999).

1.2.2 Dinámica de claros en el bosque tropical caducifolio

El bosque tropical caducifolio (BTC) es un tipo de vegetación propia de regiones cálidas, en donde casi todas las plantas pierden el follaje durante una época seca que dura por lo general seis meses o más, dependiendo de factores como la latitud (Murphy y Lugo, 1986; Rzedowski, 2006). En particular, este tipo de vegetación es característico del occidente, centro y sur de México, y se desarrolla entre 0 y 1900 m s.n.m. La temperatura media en las regiones donde se presenta esta comunidad vegetal es de 20 a 29°C y la precipitación varía entre 300 y 1800 mm. El clima más común, según la clasificación de Köppen, es Aw, y aunque los suelos son variables, suelen tener buen drenaje (Rzedowski, 2006; Trejo, 1999).

Los BTC cubren una gran área de la superficie terrestre del planeta, poseen una gran importancia económica y son uno de los ecosistemas más amenazados del mundo (Janzen, 1988;

Lerdau *et al.*, 1991). Como consecuencia de las actividades humanas, principalmente del desmonte por roza, tumba y quema para la agricultura y la ganadería (Burgos y Maas, 2004), en Latinoamérica su superficie se ha reducido en 78% (Houghton *et al.*, 1991), y en México en alrededor de 73% (Trejo y Dirzo, 2000; Velázquez *et al.*, 2003). Estas cifras confirman la importancia de conocer los procesos de regeneración natural de esta comunidad vegetal, con el objetivo de recuperarla.

La literatura sobre la dinámica de claros en este tipo de comunidades es muy escasa. Los pocos datos disponibles indican que los bosques estacionalmente secos parecen tener claros más pequeños y niveles más bajos de disturbios que afectan el dosel superior (Dickinson *et al.*, 2001). Inclusive se ha afirmado que en BTC muy secos, el concepto de dinámica de claros parece no tener aplicación (Swaine *et al.*, 1990).

Los procesos de regeneración de los BTC no se conocen del todo y no se pueden generalizar partiendo de aquellos que operan en otros tipos de bosques, como los tropicales húmedos. Por ejemplo, en un estudio sobre la dinámica de un BTC en Ghana se encontró que la mortalidad ($2.3\% \text{ año}^{-1}$) excedió al reclutamiento ($1.5\% \text{ año}^{-1}$), mientras que el establecimiento a partir de semillas fue bajo (Swaine, 1990). En el BTC las tasas de germinación son bajas comparadas con las observadas en los bosques tropicales húmedos y los bosques templados, lo cual ha llevado a proponer que el crecimiento vegetativo es un mecanismo de suma importancia para la regeneración del BTC (Murphy y Lugo, 1995; Vieira y Scariot, 2006). En diferentes niveles de disturbio, la regeneración a partir de rebrotes suele predominar, excepto en los casos donde la perturbación inicial ha sido muy fuerte (Kennard *et al.*, 2002; Rendón-Carmona *et al.*, 2009).

Los patrones de mortalidad de árboles en los BTC son diferentes de los descritos para los bosques tropicales húmedos. Por ejemplo, los árboles del BTC que mueren tienden a ser menores, predominantemente entre 8 y 12 m de altura y con copas pequeñas (Holdrige *et al.*, 1971). Por ejemplo, Durán (2004) encontró que la mayoría de los árboles muertos en la región de Chamela, Jalisco, tenían un DAP < 10 cm. Una consecuencia de la predominancia de árboles muertos relativamente pequeños es que los claros que se forman a consecuencia de su muerte son relativamente menores en tamaño en los BTC, no sólo cuando mueren de pie sino también cuando caen al suelo.

En síntesis, los factores relevantes que hacen que la tasa de regeneración de la vegetación

a partir de claros sea menor en el BTC son los siguientes. Primero, los árboles tienden a ser más pequeños en diámetro conforme disminuye la disponibilidad de agua, y esto puede evitar que se rompan (Putz *et al.*, 1983). Segundo, el cociente raíz/tallo es grande en el BTC, lo que hace que el anclaje de los árboles sea relativamente firme (Richards, 1996; Jaramillo *et al.*, 2003; Maass *et al.*, 2002). Tercero, la corta duración de la temporada húmeda haría que las tormentas que provocan muchas veces el fallo estructural de los árboles fueran menos frecuentes (y quizá habría un menor reblandecimiento del suelo), y por lo tanto la tasa de apertura de claros sería menor (Dickinson *et al.*, 2001). Cuarto, es un hecho que en el BTC muchos árboles mueren de pie (Putz y Appanah, 1987; Durán, 2004); los árboles comienzan a descomponerse estando parados y es común que así se queden durante el proceso, y su caída usualmente ocurre durante tormentas o vendavales que tiran los troncos (Durán, 2004). Siendo estos factores los responsables de una mayor estabilidad del bosque, la tasa de formación de claros extensos, propensos a presentar una dinámica de regeneración de la vegetación sería, en general, menor en el BTC que en comunidades vegetales de otro tipo. Por ejemplo, Allen *et al.* (1998) no encontraron diferencias en la cobertura de hierbas ni arbustos, ni en el número de plántulas procedentes de la germinación de semillas en sitios adentro y afuera de claros en el BTC de Chamela, México.

En los bosques tropicales perennifolios, la cantidad de luz en un claro está relacionada con su tamaño (Brokaw, 1985b; Lee, 1989; Barton *et al.*, 1989). Las plantas pioneras que se establecen en un claro recién abierto son favorecidas por el aumento en la cantidad de luz, y su densidad está directamente relacionada con el área del claro (Brokaw, 1985b). En un BTC cerca de Bombay, India, Lee (1989) reportó cambios significativos en el flujo de fotones fotosintéticamente activos (RFA) y en el cociente R:FR (rojo:rojo lejano); la RFA disminuyó hasta alrededor de 10% al pasar a través del follaje en la época húmeda, mientras que la proporción R:FR se modificó desde 1 hasta 0.3 en el mismo periodo. Estos datos demuestran que los árboles del dosel del BTC producen un cambio significativo en el ambiente lumínico del sotobosque durante la temporada lluviosa y por lo tanto puede esperarse que en los claros esta disminución lumínica, aunque menor, también sea percibida por las plantas.

Mientras que se ha enfatizado el papel de la luz en la germinación de semillas y el crecimiento de las plántulas como un proceso central en la dinámica de claros, se le ha prestado menor atención al papel del agua. En un BTC la principal condición limitante es la falta estacional de agua. Los claros representan sitios donde la cantidad de agua que llega al suelo

durante las lluvias puede ser potencialmente mayor debido a una menor intercepción por las ramas (Jetten, 1994), a una menor absorción radicular (Ostertag, 1998), y posiblemente al goteo de la vegetación circundante (Geiger, 1965), pero al mismo tiempo la mayor cantidad de radiación solar podría desecar más rápidamente el suelo (Brouwer, 1996). Es importante considerar esto, ya que se ha establecido que uno de los principales factores limitantes para la germinación y el establecimiento de plántulas en claros del BTC es la disponibilidad de agua en el suelo (McLaren y McDonald, 2003).

La mortalidad de los árboles en el BTC depende de la cantidad de agua en el suelo (Murphy y Lugo, 1986). Segura *et al.* (2003) demostraron que la proporción de área basal muerta se incrementa conforme la disponibilidad de agua edáfica se reduce, es decir, los números de tallos muertos en árboles vivos y de árboles muertos en pie tienen una relación inversamente proporcional con la precipitación, siendo esta mortalidad diferencial atribuible al estrés hídrico; también la varianza de las distribuciones de diámetro y de altura total de los tallos decrece al reducirse la disponibilidad de agua en el suelo. El agua tiene un papel central como factor determinante de la fenología de las plantas en los BTC (Bullock y Solís-Magallanes, 1990; Borchert, 1994). En el BTC predominan los árboles de madera suave y esta característica les ayuda a acumular agua para la época de sequía (Borchert, 1994), pero al mismo tiempo, los hace vulnerables al fallo estructural.

Se ha reportado la existencia de variación en crecimiento y fenología foliar en diferentes condiciones de luz y de agua en plantas de BTC. El crecimiento de las plantas en las condiciones de mayor radiación en los claros promueve la expansión del sistema radicular y esto le confiere una ventaja crucial a las plantas para aprovechar el agua, pues pueden acceder a un mayor volumen de suelo en busca de ésta (Nicotra *et al.*, 2002; Paz, 2003; Poorter y Markesteijn, 2008).

Lebrija-Trejos *et al.* (2010) encontraron que la temperatura es un factor clave para la regeneración de la vegetación del BTC en sitios que experimentan sucesión secundaria, siendo favorecidas durante las primeras etapas de la sucesión especies de leguminosas de hojas compuestas y otros caracteres funcionales que les permiten sobrevivir en condiciones de alta temperatura y baja humedad. Aunque es probable que los claros también estén asociados a aumentos de temperatura, no se sabe si el papel de este factor es muy importante en ellos.

Además de la luz, el agua y la temperatura, otros factores contribuyen a la generación de patrones en la regeneración de los BTC. Por ejemplo, cuando la distribución de edades de las

plantas jóvenes es uniforme, usualmente se le asocia con eventos de colonización episódicos que se dan cuando un área sufre un disturbio como fuego o vientos fuertes (Segura y Snook, 1992). La sequía seguida de disturbios intensos podría provocar patrones de colonización en forma de parches de vegetación de edad similar en los claros.

La pendiente y la presencia de árboles relativamente grandes también son relevantes. Los efectos del viento sobre los árboles varían dependiendo de sus alturas; conforme éstas aumentan, la exposición al viento aumenta también, y por lo tanto los individuos grandes que sobresalen del dosel pueden presentar una probabilidad de caída elevada respecto a los demás. En el BTC de Chamela, los sitios donde los árboles son más susceptibles a caer son aquellos donde la pendiente es más pronunciada (Segura *et al.*, 2003).

Debido a la combinación de todos estos factores, es concebible que la dinámica de claros sea diferente en el BTC en comparación con otro tipo de comunidades. En primer lugar, la regeneración podría estar limitada a la época lluviosa, cuando las plantas poseen follaje y el dosel permanece cerrado; por lo tanto, la dinámica de claros estaría limitada temporalmente y las tasas de crecimiento serían más lentas en comparación con el BTH. Sin embargo, ya que la altura promedio y la estructura vertical es menos compleja que en los BTH, los claros en el BTC tienen el potencial de dejar de ser evidentes más rápido que los que se forman en los BTH (Ewel, 1980; Murphy y Lugo, 1986). El agua y la temperatura serían más limitantes y tendrían una importancia mayor en este tipo de bosque, así como los disturbios eólicos y la pendiente del terreno, los cuales afectarían a los árboles grandes. Discernir el papel de cada uno de estos factores separados es complejo; quizá la mejor manera de evaluar el efecto de cada factor sea aprovechando eventos intensos de disturbio que formen claros muy grandes, como vendavales o tormentas ciclónicas.

1.3. Justificación y objetivos

La dinámica de la regeneración de la vegetación a partir de la formación de claros en el BTC no se conoce en profundidad. Aunque hay evidencias de que dicha dinámica está presente en estos bosques, no hay un marco teórico bien desarrollado como en el caso de los BTH, ni tampoco se conocen las características de esta dinámica. Este trabajo tiene como objetivo central hacer una descripción general de los claros de un BTC, incluyendo la identidad de los árboles que indujeron la apertura de dichos claros, y analizar si los claros son importantes para la regeneración del BTC

por medio de una comparación de la vegetación de los claros y el dosel sin perturbar.

En el marco de este objetivo, se plantearon las siguientes preguntas particulares: ¿De qué tamaño (área) son los claros? ¿En qué dirección caen los árboles que los producen de acuerdo a la elevación y la pendiente? ¿Qué especies generan los claros del dosel? ¿Cuál es la relación entre el tamaño del árbol que se cae y el tamaño del claro? ¿Hay diferencias en la estructura de la vegetación del sotobosque adentro y fuera de los claros en términos de cobertura, alturas y diámetros? ¿Podemos reconocer especies que se presenten con mayor abundancia en los claros? ¿Hay diferencias en el espectro de formas de crecimiento comparando la vegetación adentro y afuera de los claros?

CAPÍTULO II

MÉTODOS

2.1 Selección y descripción del área de estudio

2.1.1 Área de estudio

El estudio se realizó en Nizanda, Municipio de Asunción Ixtaltepec, Oaxaca, México (Figura 2.2.1). La posición de esta localidad en el sur del Istmo de Tehuantepec, en la zona donde convergen los reinos biogeográficos Neártico y Neotropical, así como la gran complejidad geológica y fisiográfica de la región, hace que en esta localidad la flora sea muy diversa (Pérez-García *et al.*, 2001, 2010). Aunque en la región hay varios tipos de vegetación, el paisaje está dominado por el BTC (Gallardo-Cruz *et al.*, 2010; Pérez-García *et al.*, 2010), siendo su riqueza de especies relativamente alta, sin que haya una dominancia marcada por parte de ninguna de ellas (Gallardo-Cruz *et al.*, 2005). Se seleccionó el área ubicada en los alrededores del Cerro Verde por el reporte de un vendaval acontecido en enero de 2008, con ráfagas ocasionales de hasta 100 km/h (28 m/s), según el registro hecho por la estación meteorológica ubicada en la localidad. El Cerro Verde es la segunda elevación más grande de esta zona (*ca.* 550 m) y su ubicación se centra en las coordenadas geográficas 16°39'51" N y 94°59'43" O. Una visita a la región inmediatamente después permitió corroborar la caída de un número considerable de árboles en esa ocasión (J. Meave, *com. pers.*).

2.1.2 Clima, geomorfología y edafología

El clima de la región es cálido subhúmedo con lluvias en verano, representado por la fórmula $Aw_0(w)igw''$ (García, 1988). En Nizanda la temperatura promedio anual es de 26°C y la precipitación total anual promedio de alrededor de 1000 mm (Pérez-García *et al.*, 2001). La época seca se extiende de noviembre a mayo y la húmeda de junio a octubre (Anónimo, 1984a, b); en agosto suele presentarse una canícula (época seca de corta duración).

Un factor que determina de manera importante el clima de la zona es la incidencia de corrientes eólicas de gran velocidad (Rodrigo-Álvarez, 1994; Pérez-García *et al.*, 2001). El Istmo de Tehuantepec es precisamente una región muy susceptible a este factor, pues las sierras de las partes bajas de esta región, rodeadas de otras más altas, fuerzan la entrada de los vientos Alisios

en la región debido a un efecto de embudo (Brennan *et al.*, 2009). El Cerro Verde se interpone directamente en el curso de los Alisios, que inciden directamente sobre la ladera noreste (Gallardo-Cruz *et al.*, 2009), pero cuyo comportamiento turbulento hace que tengan efectos en todas sus caras.

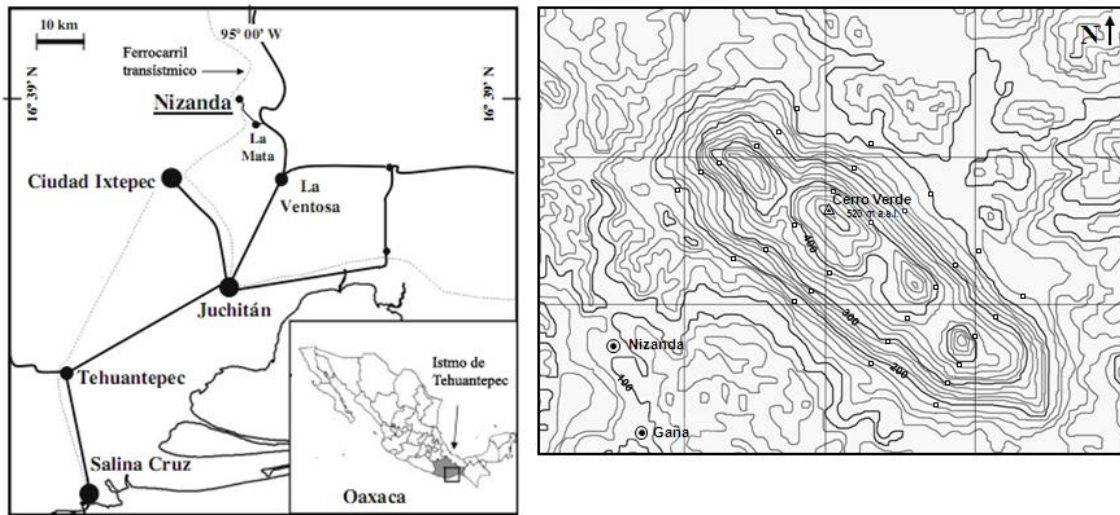


Figura 2.2.1. Mapa de la región de Nizanda y el Cerro Verde, Oaxaca, México.

La región está atravesada por afloramientos de roca caliza orientados de noreste a sureste (INEGI, 1981, 1985, 1988). El Cerro Verde es el afloramiento de caliza de mayor tamaño de la región: tiene una extensión aproximada de 3.5 km² de superficie, siendo su longitud de 3.2 km y su anchura máxima de 1.1 km. La composición del suelo de la zona es de un mosaico de diferentes tipos. En general, conforme aumenta la altitud disminuye de manera notable la profundidad de los suelos y en la mayor parte de la región son muy someros. En los manchones de roca caliza expuesta hay numerosas grietas donde se acumula materia orgánica y el suelo puede ser más profundo (Pérez-García y Meave, 2004; Pérez-García *et al.*, 2010).

2.1.3 Vegetación

La vegetación de la región de Nizanda ha sido estudiada en detalle, tanto en las comunidades primarias (Lebrija-Trejos, 2001; Pérez-García *et al.*, 2001; Pérez-García y Meave, 2004; Gallardo-Cruz *et al.*, 2005; López-Olmedo *et al.*, 2006; Pérez-García y Meave, 2006; López-

Olmedo *et al.*, 2007; Gallardo-Cruz *et al.*, 2009; Pérez-García *et al.*, 2009; Gallardo-Cruz *et al.*, 2010; Pérez-García *et al.*, 2010) como en las sucesionales (Lebrija-Trejos *et al.*, 2008; Brienen *et al.*, 2009; Lebrija-Trejos *et al.*, 2010a, b). Estos estudios han permitido reconocer un mosaico que consiste en siete tipos de vegetación: (1) bosque de galería; (2) matorral espinoso; (3) matorral xerófilo; (4) sabana; (5) bosque tropical caducifolio; (6) bosque tropical subperennifolio; (7) vegetación acuática (Pérez-García *et al.*, 2010).

La diversidad de tipos de vegetación se atribuye a las marcadas variaciones geomorfológicas y edáficas de la zona. En el Cerro Verde predomina el BTC (Gallardo-Cruz *et al.*, 2005, 2009). El listado florístico del Cerro Verde incluye 380 especies de plantas vasculares que corresponden a *ca.* 41% de la flora reportada por Pérez-García *et al.*, (2010) para toda la región de Nizanda. En esta comunidad no se distinguen estratos definidos (*sensu* Bongers, 2001). La altura promedio del dosel es de aproximadamente 7 m, pero hay árboles mucho más altos, de casi 20 m. En el Cerro Verde la composición de especies varía dependiendo de factores relacionados con la topografía (*i.e.* altitud y orientación; Gallardo-Cruz *et al.*, 2009). Entre las familias bien representadas en la vegetación del Cerro Verde están Cactaceae, Fabaceae, Hernandiaceae, Mimosaceae y Polygonaceae, y algunas especies muy frecuentes son *Apoplanesia paniculata*, *Bursera excelsa*, *B. ovalifolia*, *B. simaruba*, *Cnidocolus megacanthus*, *Coursetia oaxacensis*, *Euphorbia segoviensis*, *Guaiacum coulterii*, *Jacaratia mexicana*, *Lonchocarpus emarginatus*, *L. longipedicellatus*, *Neobuxbaumia scoparia*, *Pachycereus pecten-aboriginum* y *Plumeria rubra* (Gallardo-Cruz *et al.*, 2005).

2.2 Trabajo de campo

2.2.1 Ubicación de los sitios de muestreo

Para ubicar los sitios de muestreo en noviembre de 2008 se hicieron caminatas de reconocimiento alrededor del Cerro Verde (más o menos sobre la cota altitudinal de 200 m) para identificar lugares en donde hubiese claros originados por árboles caídos y que fueran suficientemente recientes como para haber sido provocados por el vendaval ocurrido en enero de ese año o en una fecha cercana a éste; el principal indicio de su fecha de formación fue la integridad estructural de la mayor parte del tronco y las ramas. De hecho, la apertura de muchos de estos claros fue observada y su posición registrada en enero de 2008. Esta información permitió incluir en la

muestra con confianza claros formados por la caída de árboles de *Bursera* sp. y *Jacaratia mexicana*, los cuales se desintegran más rápido debido a las características estructurales de sus tejidos (los pobladores locales los reconocen como de madera muy blanda). Los claros seleccionados se ubican dentro de un intervalo altitudinal de 200 m.

Los claros se definieron *sensu* Brokaw (1985a), modificando su definición para adaptarlo a las condiciones particulares del BTC de la región. Como se especificó en la Introducción, esta definición establece que un claro es una apertura vertical en el dosel del bosque que se extiende hacia abajo a través del follaje hasta alcanzar aproximadamente 2 m por encima del nivel del suelo. La modificación consistió en que la altura a la que la apertura continua debía llegar se redujo a 50 cm, considerando que en el bosque tropical perennifolio, comunidad para la cual Brokaw (1985a) propuso su definición, la altura promedio de la vegetación puede ser de entre 25 y 40 m o más (Popma *et al.*, 1988; Richards, 1996), de modo que el límite de 2 m equivale a una proporción de 6% de la altura total del dosel. Ya que en el BTC estudiado el promedio de altura del dosel es de 7 m (Pérez-García *et al.*, 2001); la altura de 50 cm sobre el suelo equivale aproximadamente a 7% de esta altura.

2.2.2 Descripción de los claros

Se determinaron las coordenadas UTM y la altitud de cada claro con un aparato receptor GPS Garmin, y se registró la pendiente general del terreno circundante y la orientación de caída del árbol más grande. Para cada claro se midieron dos diámetros con una cinta métrica de 50 m; el primer eje se midió de orilla a orilla del claro de manera paralela a la pendiente, y el segundo eje fue perpendicular a éste sobre el centro del claro.

2.2.3 Descripción de la vegetación del sotobosque en los claros y bajo dosel

Los datos de la vegetación de los claros y bajo dosel se tomaron en agosto de 2009. Se contó el número de árboles caídos en el claro y se registró: (1) diámetro a la altura del pecho (DAP; 1.3 m); (2) distancia desde la base del tronco a la punta de la rama más alejada (reflejo de la altura del árbol cuando estaba de pie); (3) dos diámetros perpendiculares del área donde se encontraba la masa radicular, si ésta estaba expuesta; (4) dos diámetros perpendiculares del área del claro donde se encontraba tirado el tronco; (5) dos diámetros perpendiculares del área del claro donde se encontrara la copa; (6) la identidad taxonómica de cada árbol, la cual en el campo se tomó

provisionalmente con el nombre común en zapoteco. Las áreas afectadas correspondientes a la masa radicular, al tronco y a la copa nunca se midieron fuera del área del claro. La identidad de las especies se corroboró con la base de datos de nombres zapotecos referenciados a nombres científicos de la región elaborada por el Grupo de Ecología y Diversidad Vegetal de la Facultad de Ciencias, UNAM.

La comparación de la vegetación del claro y fuera del claro (i.e. bajo el dosel cerrado) se centró en el análisis del sotobosque, definido como el conjunto de plantas que tenían alturas de entre 30 y 300 cm. Para ello se establecieron cuatro parcelas de 3 m² (3 × 1 m). Dos de ellas se situaron a una distancia de 1 m del tronco más grande, a cada lado y paralelas a éste, mientras que las otras dos se colocaron en sitios bajo el dosel cerrado, a 10 m desde la orilla del claro, también paralelas y a cada lado de dicho tronco (Figura 2.2.2). Si había más de un árbol caído y éstos ocupaban el espacio inmediatamente adyacente, las parcelas del claro se colocaron en el sitio disponible (i.e. no cubierto de troncos) más próximo. El muestreo del sotobosque se hizo de manera estratificada de la siguiente manera: las plantas con alturas ≥ 1 m fueron medidas en el parcela completa de 3 m², mientras que las plantas con alturas < 1 m sólo fueron medidas en una sección de 1 m² seleccionada al azar. Se registraron los siguientes datos de todas las plantas incluidas con esos criterios: (1) dos diámetros perpendiculares de la copa, con una cinta métrica; (2) altura máxima; (3) la identidad taxonómica; (4) el DAP se midió sólo para plantas con alturas ≥ 1.3 m. El área total donde se tomaron los datos sumó 600 m² (200 m² para plantas < 1 m de altura).

2.3 Análisis de datos

2.3.1 Análisis de datos de los claros

Los datos de área total del claro, dirección de caída del árbol principal y pendiente circundante se clasificaron y graficaron mediante histogramas. El área del claro se obtuvo utilizando la fórmula para calcular el área de una elipse:

$$C = \pi [(D1 + D2/4)]^2$$

en donde D1 = diámetro mayor, D2 = diámetro perpendicular a D1 (Mueller-Dombois y Ellenberg, 1974).

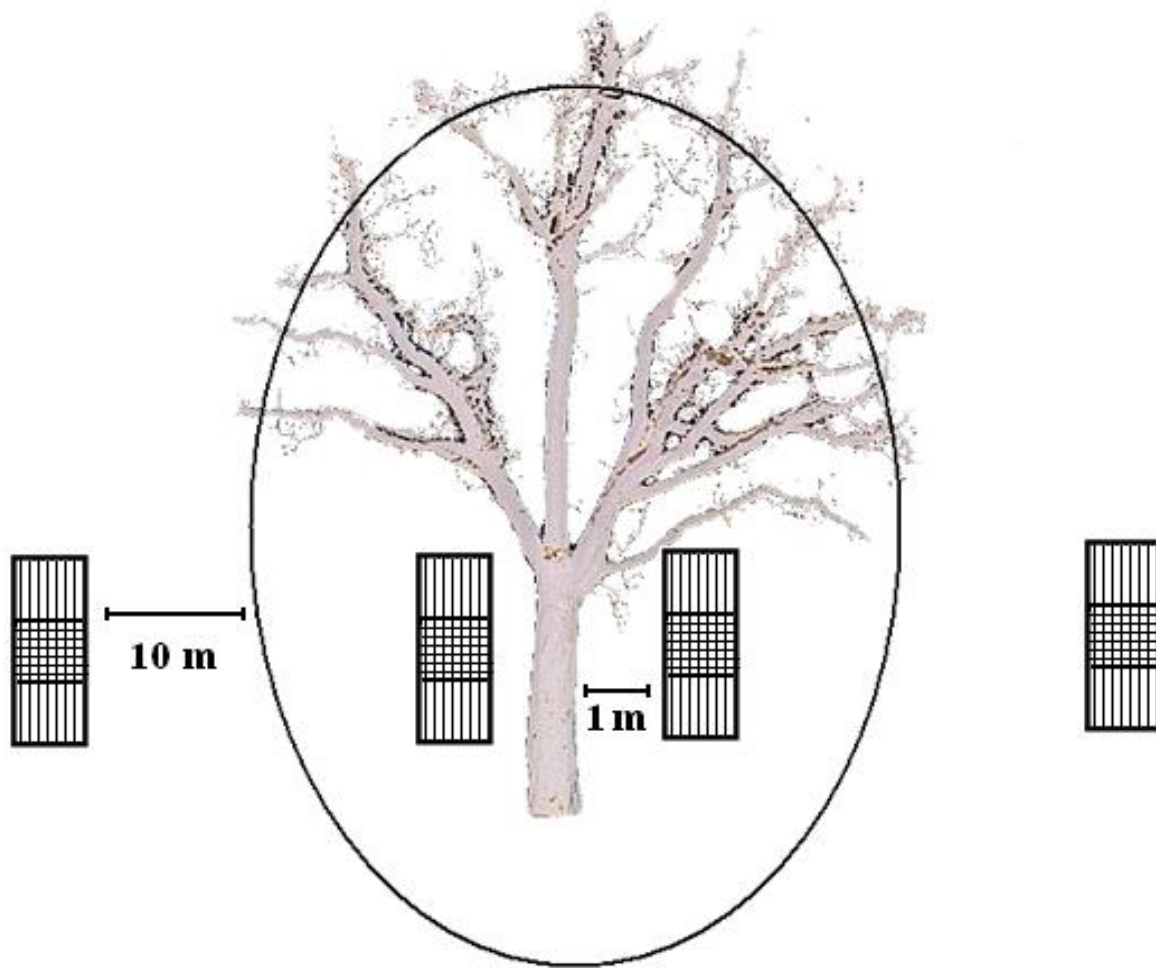


Figura 2.2.2. Esquema del diseño de muestreo utilizado para el estudio del sotobosque en los claros del dosel. El óvalo representa el área del claro (*sensu* Brokaw, 1985a). En la porción de las parcelas con rayas verticales se midieron todas las plantas con alturas ≥ 1 m; en la porción con rayas horizontales se midieron además las plantas con alturas < 1 m pero ≥ 30 cm.

Con los datos de dirección de caída se usó la prueba de Rayleigh para determinar si la distribución de la caída de los árboles era al azar respecto a un círculo (Zar, 1999).

2.3.2 Composición florística

Se contaron y representaron mediante histogramas el número de árboles pertenecientes a cada especie y el número de árboles caídos por claro. Se hizo una separación morfológica de los ejemplares del sotobosque que provenían de las parcelas de claro y bajo dosel. La determinación

se hizo por comparación con ejemplares del microherbario regional resguardado en el Departamento de Ecología y Recursos Naturales de la Facultad de Ciencias, UNAM. Se hizo una lista de las especies del sotobosque presentes en las parcelas, siguiendo los sistemas de clasificación de Cronquist (1981) para familias de Magnoliopsida y de Dahlgren *et al.* (1985) para las de Liliopsida.

2.3.3 Estructura cuantitativa de la vegetación

Se analizaron las distribuciones de frecuencias de la altura total (longitud) y DAP de los árboles caídos, así como de las áreas de la raíz, tronco y copa de los árboles caídos dentro de los claros. Estas áreas se calcularon utilizando la fórmula para calcular el área de una elipse.

Con los datos del muestreo de la vegetación circundante se calcularon las siguientes variables estructurales: (1) densidad (no. de individuos por unidad de área); (2) cobertura individual; (3) área basal individual; y (4) altura de las plantas. El área basal se calculó como el área de la sección transversal del tallo a la altura del pecho mediante la fórmula del área de un círculo.

Se hizo un análisis de correlación lineal entre el área del claro y la altura del árbol caído más grande. El análisis se hizo mediante el programa de cómputo STATISTICA (StatSoft Inc, 1995).

Las variables cuantitativas de las plantas del sotobosque (altura, cobertura y DAP) y compararon con pruebas de *t* de Student entre parcelas ubicadas en los claros y bajo el dosel. La normalidad de los datos se verificó con la prueba de Kolmogorov-Smirnov; cuando no se cumplían los supuestos de normalidad se usaron pruebas no paramétricas de *U* de Mann-Whitney y de Kolmogorov-Smirnov (Zar, 1999).

2.3.4 Análisis de diversidad

Se contó el número total de especies y de familias, así como los números de especies y familias de las plantas del sotobosque en claros y bajo el dosel. Se compararon las distribuciones de las especies en categorías de formas de crecimiento en claro y bajo dosel con pruebas de χ^2 . Ya que el análisis de χ^2 es sensible a las categorías con menos de cinco observaciones (Zar, 1999), las formas de crecimiento rastrera, roseta y gramínea fueron incorporadas a otras categorías.

La diversidad se evaluó en sus componentes α y β *sensu* Whittaker (1960, 1972). La

diversidad α se evaluó mediante los siguientes índices (Magurran, 2004): (1) Riqueza específica (S); (2) Índice de Simpson (1-D); (3) Índice de Shannon-Wiener; (4) Equitatividad; (5) Índice de Berger-Parker; y (6) valor α de la serie de Fisher.

El índice de Simpson se calculó con la fórmula:

$$1-D = 1 - \sum_{i=1}^n [n_i n_i - 1] / N(N-1)$$

donde n_i = el número de individuos de la especie i y N = el número total de individuos.

Para el cálculo del índice de Shannon-Wiener se usó la ecuación:

$$H' = -\sum_{i=1}^n p_i \ln p_i$$

donde p_i = proporción de individuos de la especie i y $\ln p_i$ = logaritmo natural de esta proporción.

La equitatividad se calculó como:

$$E = H' / \ln S$$

donde H' es el índice de Shannon para la muestra y S es la riqueza específica de la muestra.

La fórmula usada para el cálculo del índice de Berger-Parker fue:

$$D = N_{\text{máx}} / N$$

donde $N_{\text{máx}}$ es el número de individuos de la especie más abundante y N es el número total de individuos de la muestra.

Finalmente, el valor α de la serie de Fisher (α de Fisher de aquí en adelante), se calculó usando el cociente entre la riqueza específica (S) y el número de individuos (N), de la siguiente forma:

$$N/S = (1-x)/x [-\ln(1-x)]$$

donde x = la i -ésima especie de la serie logarítmica. Mediante el uso de esta ecuación se obtuvieron los valores de α necesarios para calcular el valor de α , mediante la siguiente fórmula (Magurran, 2004):

$$\alpha = N / (1-x) / x$$

Estos índices se calcularon para los datos de las parcelas de claros y para parcelas bajo dosel por separado.

La diversidad β se evaluó a partir de la presencia/ausencia de diferentes especies y de

especies de familias distintas en los claros y bajo el dosel, mediante el índice de Sørensen (Southwood, 1978) expresado de manera porcentual:

$$Cs = 2j/(a + b)$$

donde j = número de especies en común entre parcelas, a = número de especies en la parcela de claro, y b = número de especies en la parcela bajo dosel.

También se evaluó la similitud entre parcelas de claro y de dosel considerando la abundancia de las especies mediante los índices de Morisita-Horn (C_{mh}) y de Bray-Curtis, este último conocido como Sørensen cuantitativo (Magurran, 2004). El índice C_{mh} se calcula con la fórmula:

$$C_{mh} = \frac{2 \sum_{i=1}^S (a_i)(b_i)}{(da + db)(aN)(bN)}$$

donde:

$$da = \sum_{i=1}^S a_i^2 / aN^2$$

$$db = \sum_{i=1}^S b_i^2 / bN^2$$

y S = número total de especies en ambos sitios, aN = número de individuos de todas las especies recolectados en el sitio A, bN = número de individuos de todas las especies recolectados en el sitio B, a_i = número de individuos de la especie i recolectados en el sitio A, b_i = número de individuos de la especie i recolectados en el sitio B

La fórmula del índice de Bray-Curtis es:

$$BC = S_i + S_j - 2C_{ij} / S_i + S_j$$

donde S_i = número de individuos en el sitio i, S_j = número de individuos en el sitio j, y C_{ij} es el número de individuos en común para ambos sitios.

Para comparar los valores de los índices de similitud (claro-claro, claro-dosel, dosel-dosel) se usó una prueba de de Kruskal-Wallis (Zar, 1999). La normalidad de las variables se verificó con una prueba de Kolmogorov-Smirnov.

Bursera spp. y *Pachycereus pecten-aboriginum* son especies características del BTC de la región (Pérez-García *et al.*, 2001, Pérez-García *et al.*, 2010) que abrieron muchos claros en el vendaval de enero de 2008. Por estas razones, los datos de los claros y de la vegetación de todos los claros abiertos por individuos de estas especies fueron comparados de manera separada,

además del análisis general.

La variación de la estructura florística de los datos del sotobosque provenientes de parcelas de claros y bajo dosel se analizó por medio de métodos multivariados. Se hizo una clasificación por el método divisivo TWINSpan (Two-Way Indicator Species Analysis) y una ordenación con el método NMDS (Non-Metric Multidimensional Scaling). El primer análisis se basó en la matriz de presencia-ausencia de las especies mientras que el segundo se basó en una matriz cuantitativa, usando la distancia de Sørensen.

Los análisis numéricos se hicieron con los programas STATISTICA (StatSoft Inc, 1995), EstimateS (Colwell, 2006), ORIANA (Kovach Computing Services, 2009) y Community Analysis Package (PISCES Conservation Ltd. 1999).

CAPÍTULO III

RESULTADOS

3.1 Caracterización de los claros

En total se registraron 80 claros, de los cuales 59 fueron registrados en octubre de 2008, 16 en febrero de 2009 y 5 en agosto y septiembre de 2009. De éstos, 43 claros estaban en la cara suroeste del Cerro Verde, 32 en la cara noreste, cuatro en terrenos adyacentes al camino que conduce a Nizanda, y uno en el camino que conduce al Cerro Verde, cerca del paraje denominado Piedra Azul.

El área promedio (± 1 D.E.) de los claros fue de $36.5 \pm 33.2 \text{ m}^2$. Esta gran desviación estándar refleja la gran variabilidad del tamaño de los claros, que iba desde valores muy pequeños (3.65 m^2) hasta muy grandes (194 m^2). La mitad de los claros tuvieron una extensión de más de 25 m^2 (Figura 3.1.1a). En ocasiones hubo varios árboles caídos en el claro, por lo que el número de árboles medidos (107) fue mayor que el número de claros. Del total de 80 claros, 60 tuvieron un árbol, 15 dos, tres tenían tres y sólo dos claros tuvieron cuatro árboles derribados. No se registraron claros formados por la caída de más de cuatro árboles caídos.

Las altitudes de aproximadamente la mitad de los claros fluctuaron entre 180 y 240 m s.n.m. (Figura 3.1.1b). La pendiente promedio (± 1 D.E.) del terreno donde se ubicaban los claros fue de $25.5^\circ \pm 11.7^\circ$, con un intervalo de 2° a 45° (Figura 3.1.1c). Usando las marcas de clase de cinco clases de pendiente, se encontró que no hay una relación significativa entre la pendiente y el número de claros ($\chi^2 = 0.32$, g.l. = 5, $P > 0.05$). Los árboles cayeron con mayor frecuencia de forma paralela a la orientación general de la pendiente, ya fuese en la cara noreste o en la sudoeste (Figura 3.1.2). La prueba de Rayleigh realizada para cada cara por separado mostró que la distribución de caída en torno al círculo difiere significativamente de la uniformidad en ambos casos ($Z_{\text{cara suroeste}} = 14.8$, $P < 0.05$; $Z_{\text{cara noreste}} = 18.4$, $P < 0.05$).

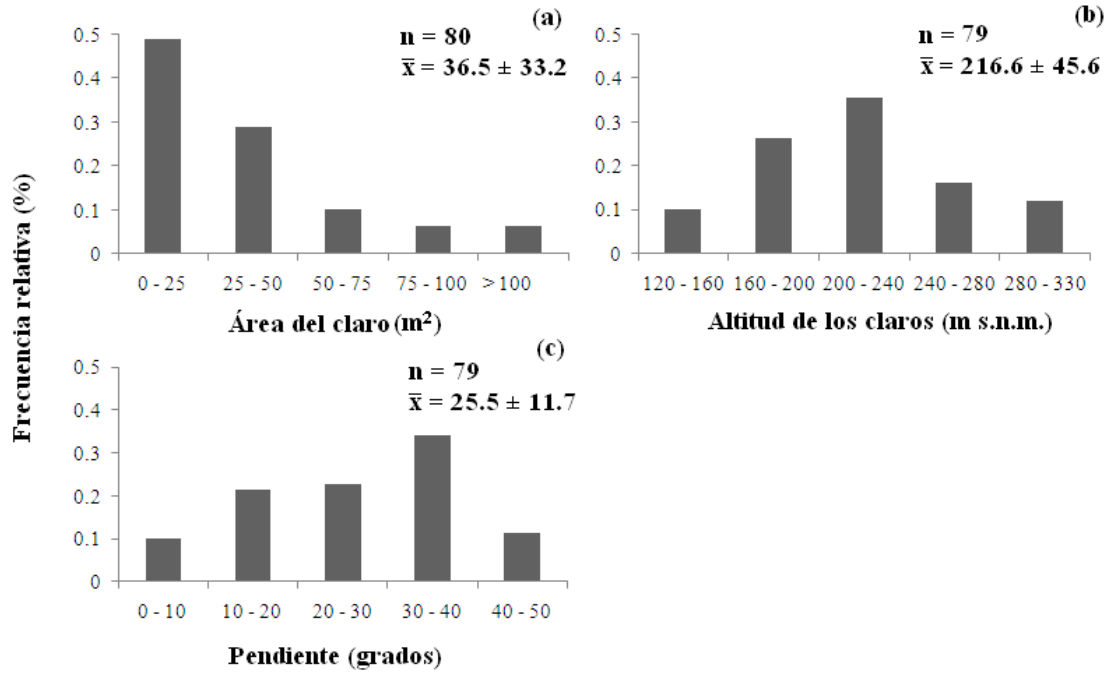


Figura 3.1.1. Distribución de frecuencias del área, la altitud y la pendiente de los claros estudiados en Nizanda, Oaxaca.

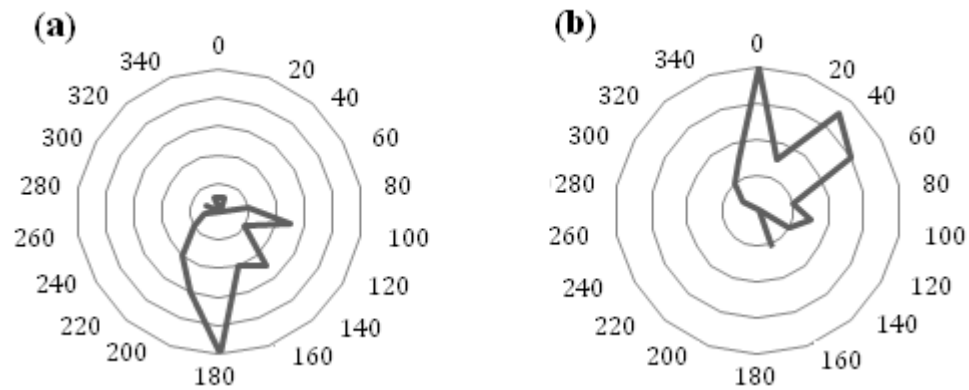


Figura 3.1.2. Dirección de caída de los árboles en los claros en la cara noreste (a) y la cara suroeste (b).

3.2 Caracterización de los árboles que abrieron claros

La mayoría de las plantas que abrieron claros pertenecían a especies arbóreas (o con forma de vida arborescente) del género *Bursera* (26 individuos), seguidos de *Pachycereus pecten-aboriginum* (11), *Erythrina lanata* (7), *Apoplanesia paniculata* (6), *Jacaratia mexicana* y *Lonchocarpus torresiorum* (5), y *Heliocarpus pallidus*, *Plumeria rubra* y *Lysiloma divaricatum* (4). La mayoría de estas especies, excepto *Lysiloma divaricatum* y *Lonchocarpus torresiorum*, son especies de madera blanda. Estos nueve taxones representaron un poco más de 60% del total de árboles caídos (Figura 3.2.1.). La identificación de los árboles del género *Bursera* no fue posible en campo, pero sólo podrían haber pertenecido a dos de las especies que se han recolectado en la zona: *Bursera ovalifolia* (Schltdl.) Engl. y *B. simaruba* (L.) Sarg. (Gallardo-Cruz *et al.*, 2005).

La altura promedio (± 1 D.E.) de los árboles caídos fue de 9.6 ± 3.4 m. Esta característica fue también muy variable, ya que se registraron valores de entre 3.7 y 19.3 m para la longitud de los árboles sobre el terreno (Figura 3.2.2a). El árbol más grande fue un ejemplar de *Bursera simaruba*, de 19.3 m. El diámetro de los tallos en los árboles caídos varió de 2 a 118 cm (Figura 3.2.2b). El tamaño pequeño de los tallos en el límite inferior de este intervalo se debe a que en algunos casos se midieron árboles policaulescentes con algunos troncos muy delgados. El promedio de diámetro (± 1 D.E.) fue de $33 \text{ cm} \pm 21.7$.

Se encontraron correlaciones significativas entre la altura de los árboles y el área del claro ($r = 0.628$, $P < 0.0001$), así como entre el DAP de los árboles y el área del claro ($r = 0.318$, $P = 0.0042$).

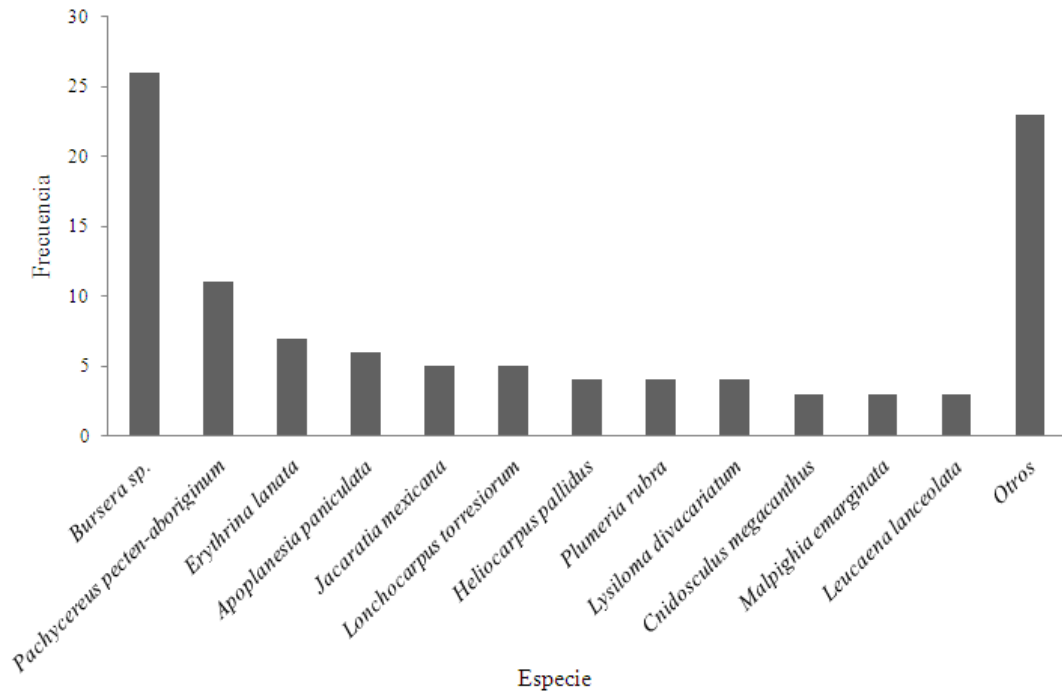


Figura 3.2.1. Distribución de frecuencias de especies que se encontraron caídas en los claros.

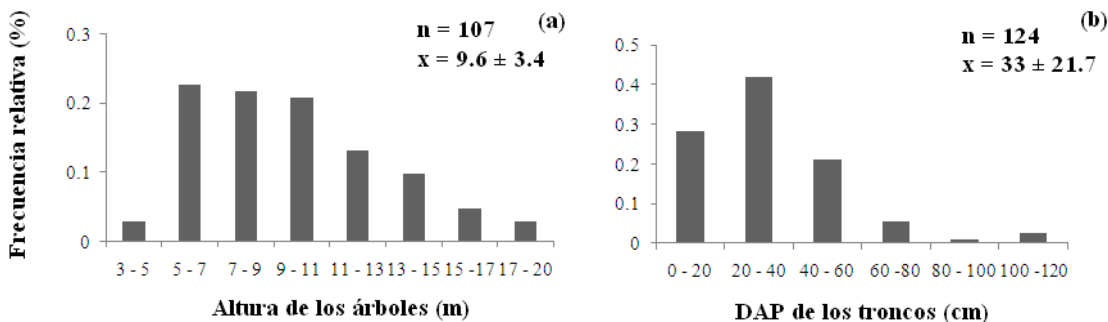


Figura 3.2.2. Frecuencias relativas de las variables estructurales de los árboles o troncos caídos al interior de los claros.

3.3. Estructura de la vegetación

Se tomaron datos de 1941 individuos en total. De éstos, 1231 se encontraron en las parcelas ubicadas en los claros y 710 en las ubicadas bajo dosel. Esto significa que la densidad promedio de plantas (± 1 D.E.) en los claros fue 4.1 ± 1.8 ind./m², mientras que bajo el dosel la densidad fue 2.4 ± 1.0 ind./m². Esta diferencia fue significativa (t pareada = 8.8, $P < 0.05$).

Las plantas de los claros tuvieron una altura promedio (± 1 D.E.) de 93.9 ± 56.9 cm,

mientras que las plantas bajo el dosel medían en promedio (± 1 D.E.) 100.2 ± 63.4 cm. Las diferencias de altura entre estos dos grupos fueron significativas (prueba de Kolmogorov-Smirnov, $D = 0.066$, $P < 0.01$; Tabla 3.3.1). La mayor parte de las plantas de los claros eran de tamaño pequeño: 60% (746 de 1231 individuos) del total de individuos registrados tuvieron un tamaño ≤ 1 m, mientras que la gran mayoría (95%; 1169 de 1231 individuos) tuvieron un tamaño ≤ 2 m de altura. En el caso de las parcelas bajo dosel, 53% de los individuos tenían un tamaño ≤ 1 m, y 91.7% de ellas tenía un tamaño ≤ 2 m (Figura 3.3.1).

En los claros la cobertura promedio (± 1 D.E.) de las plantas fue 0.5 ± 1.14 m², mientras que bajo el dosel fue 0.43 ± 0.68 m²; estos promedios no difirieron significativamente (Tabla 3.31). La cobertura de las plantas de los claros fue extremadamente variable, de 0.0015 a 23.4 m² en el caso de algunas plantas rastreras. Una proporción alta de las plantas eran individuos de < 1 m² (87% del total). El porcentaje acumulado del total de individuos con coberturas < 6.5 m² fue de 99.4%. En el caso de las parcelas bajo dosel, 89% de las plantas tenían coberturas < 1 m², y 97.6% < 2.5 m², con un intervalo total de 0.0038 a 6.1 m² (Figura 3.3.1).

En el caso del DAP, las plantas de los claros tuvieron un promedio (± 1 D.E.) de DAP de 8.4 ± 7.5 cm, y las plantas bajo dosel un promedio de DAP (± 1 D.E.) de 11.6 ± 22.9 cm; el DAP de las plantas de los claros fue menor (aunque no significativamente menor), así como su variabilidad, respecto del DAP de las plantas bajo dosel (Figura 3.3.1; Tabla 3.3.1).

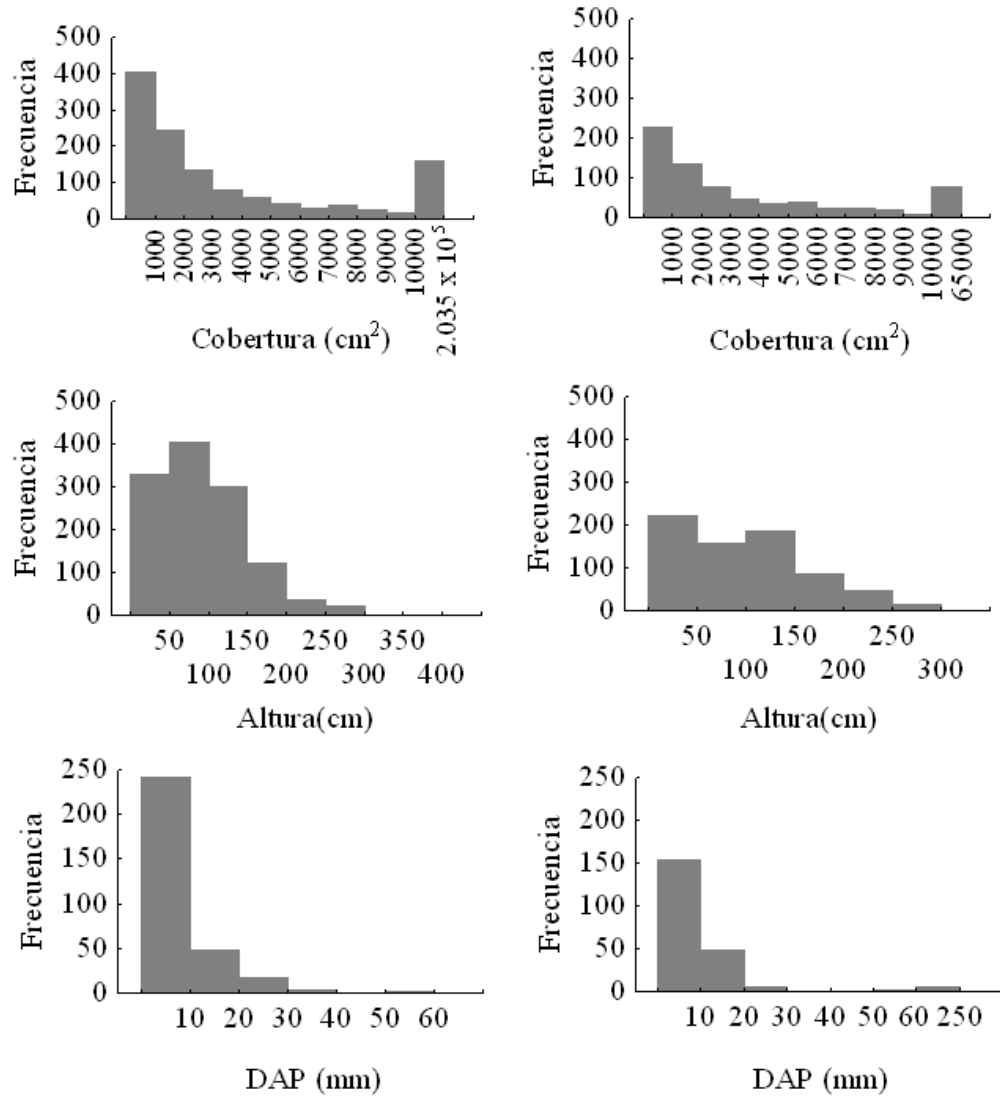


Figura 3.3.1. Distribuciones de frecuencias de las variables estructurales medidas para las plantas en los claros y bajo dosel (columna izquierda = claro; columna derecha = dosel)

Tabla 3.3.1 Promedios (± 1 D.E.) de las variables estructurales de la vegetación en los claros y bajo el dosel, y resultados de las comparaciones entre claro y dosel con la prueba de Kolmogorov-Smirnov (D = Valor en la distribución de Kolmogorov-Smirnov).

Variable	Claro	Bajo dosel	D	P
Altura (cm)	93.2 \pm 57.08	100.40 \pm 63.38	0.0667	< 0.01
Cobertura (m ²)	0.5 \pm 1.14	0.43 \pm 0.68	0.0314	> 0.1
DAP (cm)	8.42 \pm 7.47	11.63 \pm 22.92	0.0185	> 0.1

3.4. Diversidad florística

3.4.1. Composición florística

Se encontraron 176 especies pertenecientes a 52 familias de Magnoliopsida. De éstas, 133 (76%) se identificaron hasta el nivel de especie, 18 (10%) hasta género, 21 (12%) fueron reconocidas solamente hasta el nivel de familia y 4 (2%) quedaron sin identificar.

La familia con mayor riqueza de especies fue Euphorbiaceae (20 especies), seguida de Asteraceae (13), y Acanthaceae y Malvaceae (10 cada una). La familia más abundante en el muestreo (429 individuos) fue Acanthaceae, y a ésta le siguieron Euphorbiaceae (345), Fabaceae (175), Asteraceae (125), Commelinaceae (108) y Mimosaceae (62). Las familias Tilliaceae y Nyctaginaceae estuvieron representadas por muy pocas especies pero muchos individuos; de la primera sólo se registraron tres especies representadas por 55 individuos en números desiguales, y de la segunda se reconocieron dos especies también con 55 individuos, siendo *Mirabilis* sect. *oxybaphoides* la más abundante, con 51 individuos.

Las familias Malvaceae, Malpighiaceae, Capparaceae y Boraginaceae fueron las que más difirieron en cuanto al número de especies en el claro y bajo dosel, estando todas ellas mejor representadas en los claros (Figura 3.4.1.1). En los claros y bajo dosel, las familias con más individuos fueron Acanthaceae, Euphorbiaceae, Fabaceae, Asteraceae y Commelinaceae. La proporción de individuos de cada una de estas familias fue mayor en las parcelas de los claros (Figura 3.4.1.2).

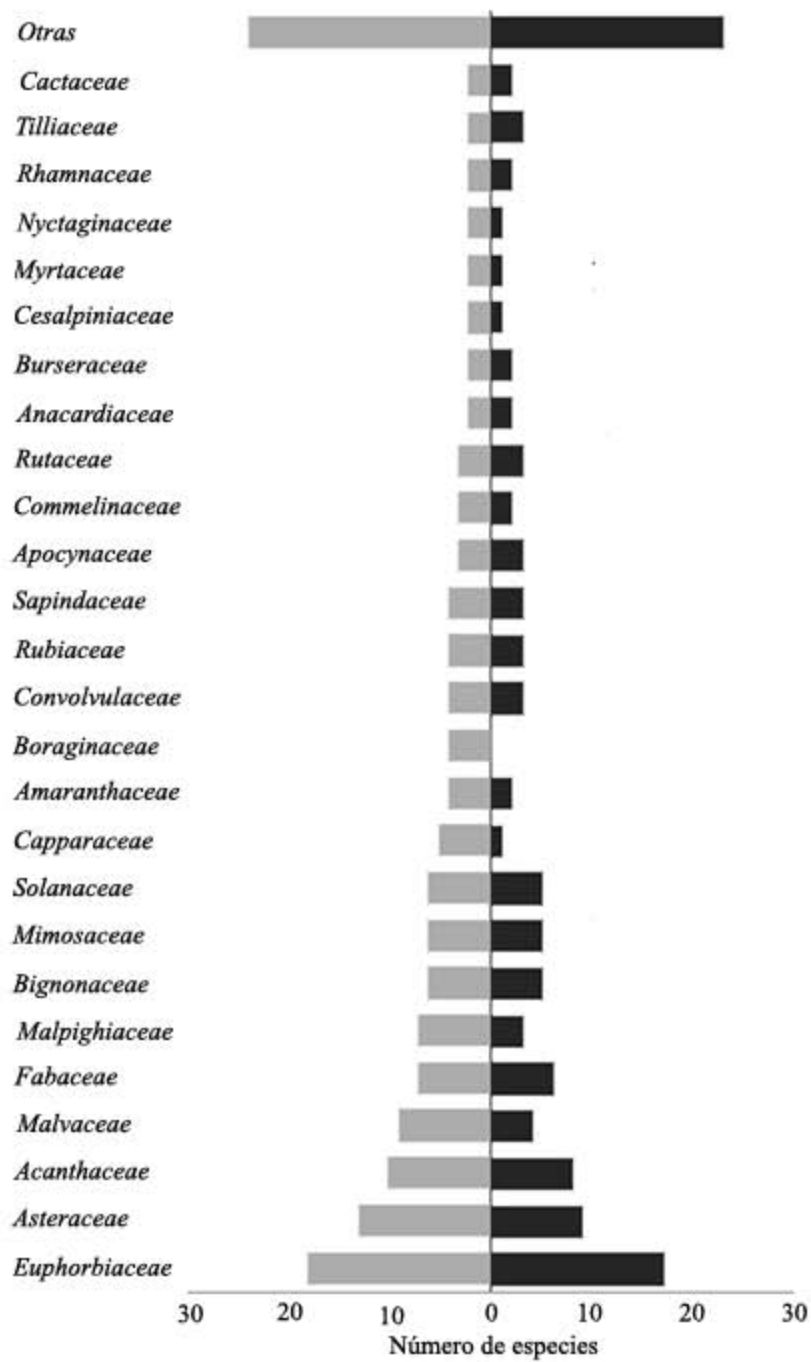


Figura 3.4.1.1. Comparación de la riqueza de especies en las familias con más especies en los claros y bajo el dosel (gris claro = claro; gris oscuro = dosel cerrado).

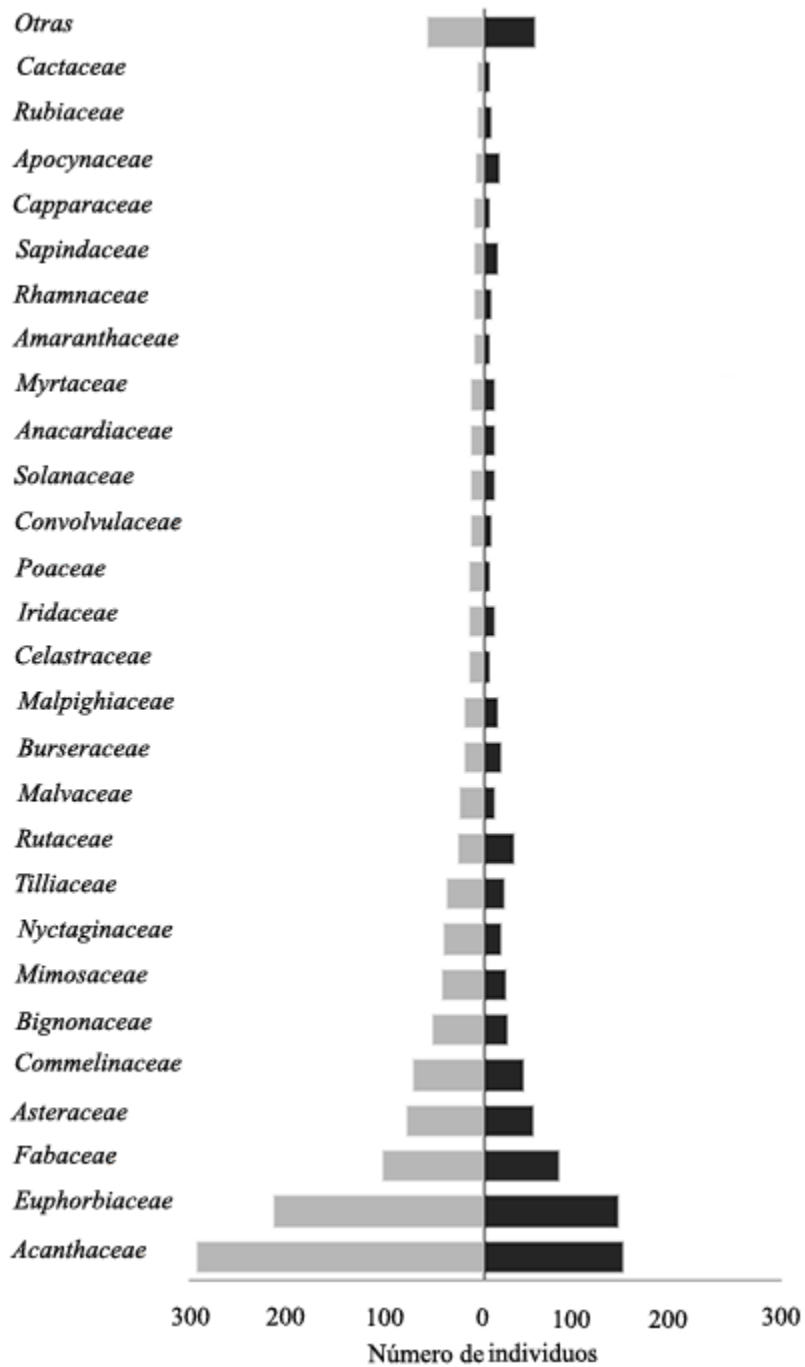


Figura 3.4.1.2. Comparación del número de individuos de las familias representadas por más individuos en los claros y bajo el dosel (gris claro = claro; gris oscuro = dosel cerrado).

Las 10 especies más abundantes en todas las parcelas fueron *Ruellia inundata* (Acanthaceae) con 166 registros, *Justicia caudata* (Acanthaceae, 162), *Commelina rufipes* (Commelinaceae, 91), *Acalypha villosa* (Euphorbiaceae, 78), *Coursetia oaxacensis* (Fabaceae, 65), *Euphorbia schlechtendalii* (Euphorbiaceae, 56), *Wedelia acapulcensis* (Asteraceae, 53), *Mirabilis* sect. *Oxybaphoides* (Nyctaginaceae, 51), *Euphorbia segoviensis* (Euphorbiaceae, 51), y *Acalypha ostryfolia* (Euphorbiaceae, 45). En conjunto, estas 10 especies representaron 42% de todos los individuos muestreados. Entre las especies que más difirieron en su proporción en los claros y bajo dosel están *Mirabilis* sect. *Oxybaphoides*, *Lonchocarpus emarginatus*, *Wedelia acapulcensis*, *Euphorbia segoviensis* y *Ruellia pringlei* (Figura 3.4.1.3), y de hecho esta última especie sólo apareció en los claros.

3.4.2. Riqueza y diversidad florística

El número promedio (± 1 D.E.) de familias para las parcelas de los claros fue 7.98 ± 2.57 y en las de dosel fue 6.38 ± 2.02 . La riqueza de especies (S) promedio (± 1 D.E.) de las parcelas de los claros fue de 11.08 ± 3.96 especies y bajo dosel fue 8.26 ± 3.08 especies. El número de especies en las parcelas de los claros varió de 4 a 2, y en las parcelas bajo dosel de 2 a 15. La riqueza específica promedio (± 1 D.E.) total fue de 9.67 ± 3.8 . La comparación de estos promedios arrojó diferencias significativas en los tres casos (Tabla 3.4.2.1).

Los valores promedio de los índices de Shannon-Wiener en los claros y bajo el dosel fueron de 2.05 ± 0.40 y 1.88 ± 0.47 , respectivamente. La equitatividad promedio de las plantas de los claros fue de 0.88 ± 0.07 , mientras que para las de parcelas bajo dosel fue de 0.92 ± 0.09 . El índice α Fisher tuvo una media de 9.53 ± 5.23 para las plantas de los claros y de 10.1 ± 6.18 para las del dosel, mientras que el índice de Simpson tuvo un valor de 0.87 ± 0.08 para los claros y de 0.88 ± 0.11 para las parcelas bajo dosel. En estos dos casos, el índice indicó mayor diversidad para las parcelas bajo dosel. El promedio del índice de Berger-Parker tuvo un valor de 0.30 ± 0.14 para las plantas bajo dosel cerrado, mientras que su promedio para las parcelas del claro fue de 0.30 ± 0.11 . Las diferencias entre estos valores no fueron significativas. La figura 3.4.2.1 muestra los promedios de los índices de diversidad del sotobosque de los claros y del bosque bajo dosel.

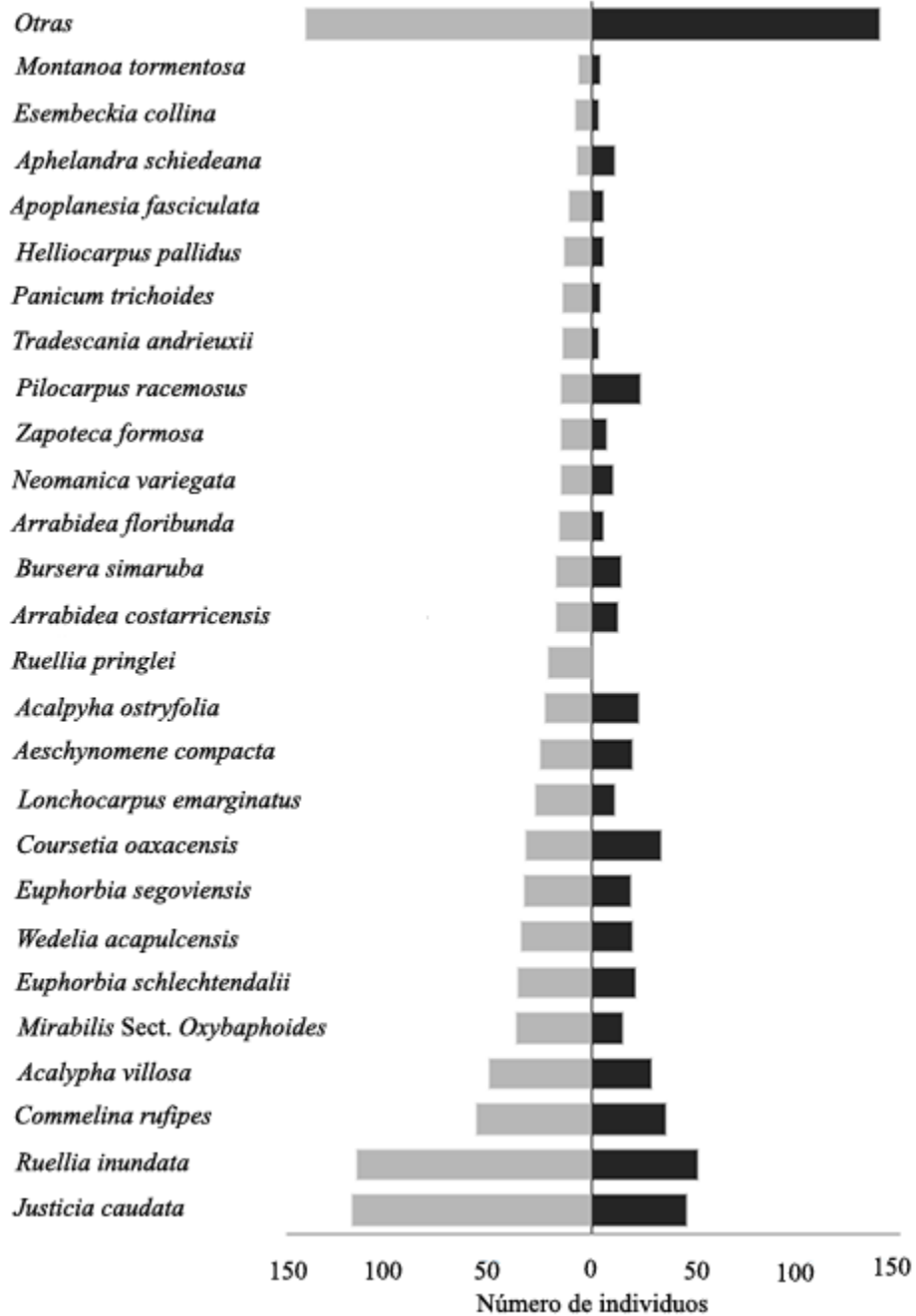


Figura 3.4.1.3. Comparación del número de individuos de las especies más abundantes en los claros y bajo el dosel (gris claro = claro; gris obscuro = dosel cerrado).

Tabla 3.4.2.1. Valores promedio (± 1 D.E.) del número de individuos, el número de especies y el número de familias en el claro y bajo el dosel, y resultados de las comparaciones con la prueba de t de Student pareada.

Variable	Claro	Dosel	t de Student	P
Número de individuos	24.48 \pm 10.69	14.2 \pm 5.78	5.98	0.000032
Número de especies (S)	11.08 \pm 3.96	8.26 \pm 3.08	3.97	0.000135
Número de familias	7.98 \pm 2.57	6.38 \pm 2.02	3.46	0.000791

Los valores promedio de los índices de Shannon-Wiener en los claros y bajo el dosel fueron de 2.05 ± 0.40 y 1.88 ± 0.47 , respectivamente. La equitatividad promedio de las plantas de los claros fue de 0.88 ± 0.07 , mientras que para las de parcelas bajo dosel fue de 0.92 ± 0.09 . El índice α Fisher tuvo una media de 9.53 ± 5.23 para las plantas de los claros y de 10.1 ± 6.18 para las del dosel, mientras que el índice de Simpson tuvo un valor de 0.87 ± 0.08 para los claros y de 0.88 ± 0.11 para las parcelas bajo dosel. En estos dos casos, el índice indicó mayor diversidad para las parcelas bajo dosel. El promedio del índice de Berger-Parker tuvo un valor de 0.30 ± 0.14 para las plantas bajo dosel cerrado, mientras que su promedio para las parcelas del claro fue de 0.30 ± 0.11 . Las diferencias entre estos valores no fueron significativas. La figura 3.4.2.1 muestra los promedios de los índices de diversidad del sotobosque de los claros y del bosque bajo dosel. La prueba pareada de t de Student y la de Kolmogorov-Smirnov mostraron que sólo la riqueza de especies y la equitatividad difirieron significativamente ($P < 0.05$) entre las parcelas de claro y de dosel (Tabla 3.4.2.2).

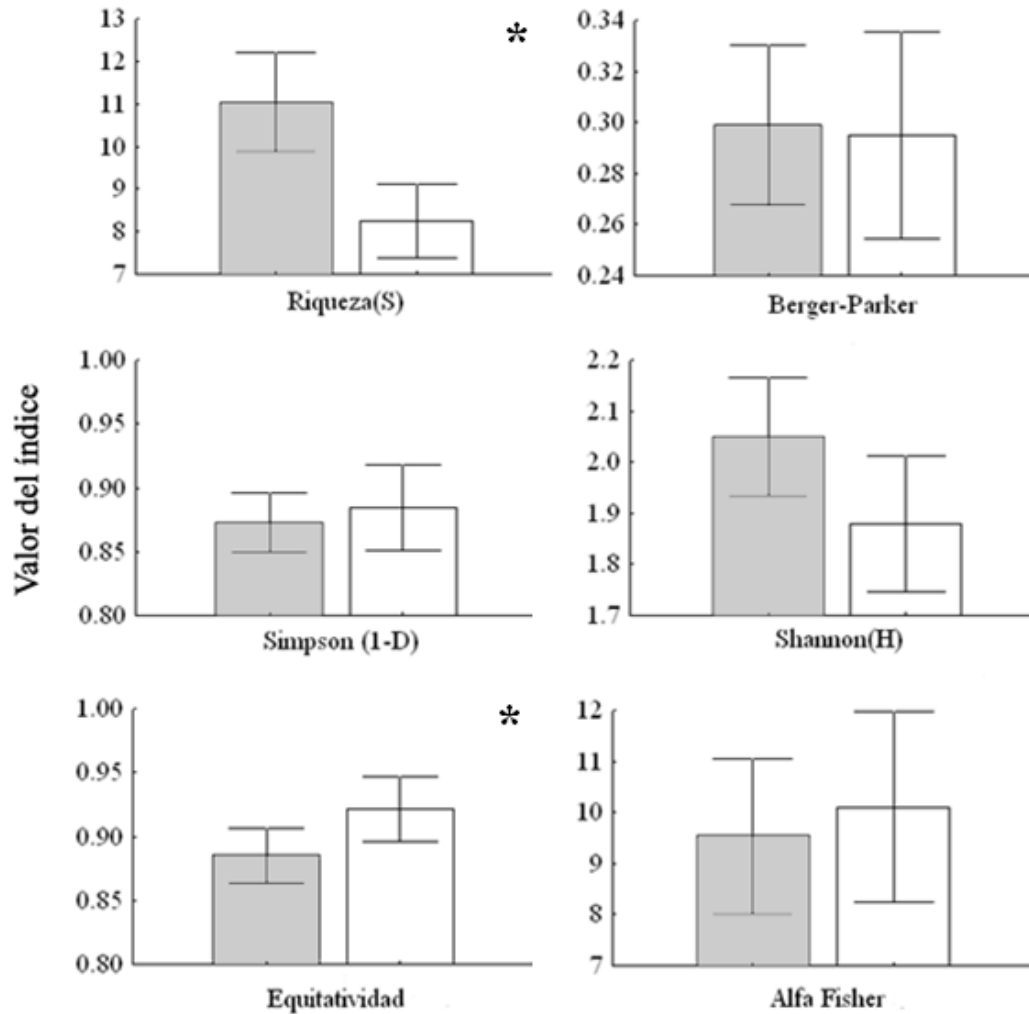


Figura 3.4.2.1. Promedios (± 1 E.E.) de la riqueza de especies y los índices de diversidad del sotobosque de los claros y bajo dosel (barras grises = claros; barras blancas = dosel). El asterisco indica diferencias significativas.

3.4.3. Similitud florística

Los valores promedio (± 1 D.E.) de las comparaciones entre parcelas por medio de los índices de Sørensen, de Morisita-Horn y de Bray-Curtis se muestran en la Tabla 3.4.3.1. El término claro-claro implica que las comparaciones de similitud se hicieron para cada par de parcelas en los claros, dosel-dosel que se hicieron para cada par de parcelas bajo dosel, y claro-dosel que se hicieron para parcelas bajo dosel y parcelas en los claros. El promedio de las comparaciones dosel-dosel fue menor en todos los casos. La prueba de Kruskal-Wallis entre cada conjunto no arrojó diferencias significativas (Tabla 3.4.3.2).

Tabla 3.4.2.2. Promedios (± 1 D.E.) y resultados de las comparaciones entre las parcelas de claros y de dosel cerrado.

Índice	Claro	Dosel cerrado	t de Student (*) o D de Kolmogorov-Smirnov	P
Shannon-Wiener	2.048 \pm 0.407	1.878 \pm 0.465	0.2	0.10
Equitatividad	0.884 \pm 0.075	0.921 \pm 0.089	*	0.0216
Berger-Parker	0.242 \pm 0.109	0.295 \pm 0.142	0.14	>0.10
Simpson (1-D)	0.872 \pm 0.0811	0.884 \pm 0.117	0.04	>0.10
α de Fisher	9.534 \pm 5.237	10.101 \pm 6.182	0.08	>0.10

Tabla 3.4.3.1. Promedios de los índices de Sørensen y Jaccard hechos para las respectivas comparaciones entre parcelas (CC = claro-claro, DD = dosel-dosel, CD= claro-dosel).

Índice de similitud / Comparación	Comparaciones	Promedio (± 1 D.E.)
Sørensen CC	1225	0.135 \pm 0.123
Sørensen DD	1225	0.126 \pm 0.123
Sørensen CD	2500	0.135 \pm 0.125
Morisita-Horn CC	1225	0.125 \pm 0.175
Morisita-Horn DD	1225	0.118 \pm 0.151
Morisita-Horn CD	2500	0.128 \pm 0.167
Bray-Curtis CC	1225	0.099 \pm 0.107
Bray-Curtis DD	1225	0.096 \pm 0.105
Bray-Curtis CD	2500	0.098 \pm 0.103

Tabla 3.4.3.2. Resultados de las pruebas de Kruskal-Wallis de los índices de similitud de Sørensen, Morisita-Horn y Bray-Curtis.

Índice de similitud	<i>H</i>	<i>P</i>
Jaccard	3.79	0.15
Morisita-Horn	3.15	0.2064
Bray-Curtis	0.76	0.6821

3.5. Formas de crecimiento

Las especies registradas se agruparon en siete formas de crecimiento: árboles, arbustos, trepadoras, forbias, rosetas, gramínoideas y rastreras. Las especies arbóreas tuvieron la mayor frecuencia absoluta en los claros, con alrededor de 40 especies, y éstas estuvieron seguidas por las especies arbustivas y las forbias. En términos de número de individuos las forbias predominaron: más de 400 registros pertenecieron a esta forma de crecimiento, estando a continuación los árboles (Figura 3.5.1). La distribución de los individuos por formas de crecimiento difirió significativamente entre las parcelas de los claros y las parcelas bajo dosel cerrado ($\chi^2 = 24.95$, g.l. = 7, $P < 0.001$; Figura 3.5.1b), mas no así la distribución de las especies ($\chi^2 = 3.57$, g.l. = 7, $P > 0.75$; Figura 3.5.1a).

La distribución de especies arbóreas individuales también tuvo diferencias entre los claros y bajo el dosel. Algunas especies, por ejemplo *Euphorbia schlechtendalii*, *Lonchocarpus emarginatus*, *Heliocarpus pallidus*, *Apoplanesia fasciculata*, *Esembeckia collina* y *Lysiloma divacariata* se encontraron con más frecuencia en los claros, mientras que otras como *Coursetia oaxacensis* y *Bursera simaruba* se encontraron con igual frecuencia en los claros y bajo dosel. Finalmente, especies como *Pilocarpus racemosus* y *Thouinia acuminata* fueron más frecuentes bajo dosel (Figura 3.5.2.)

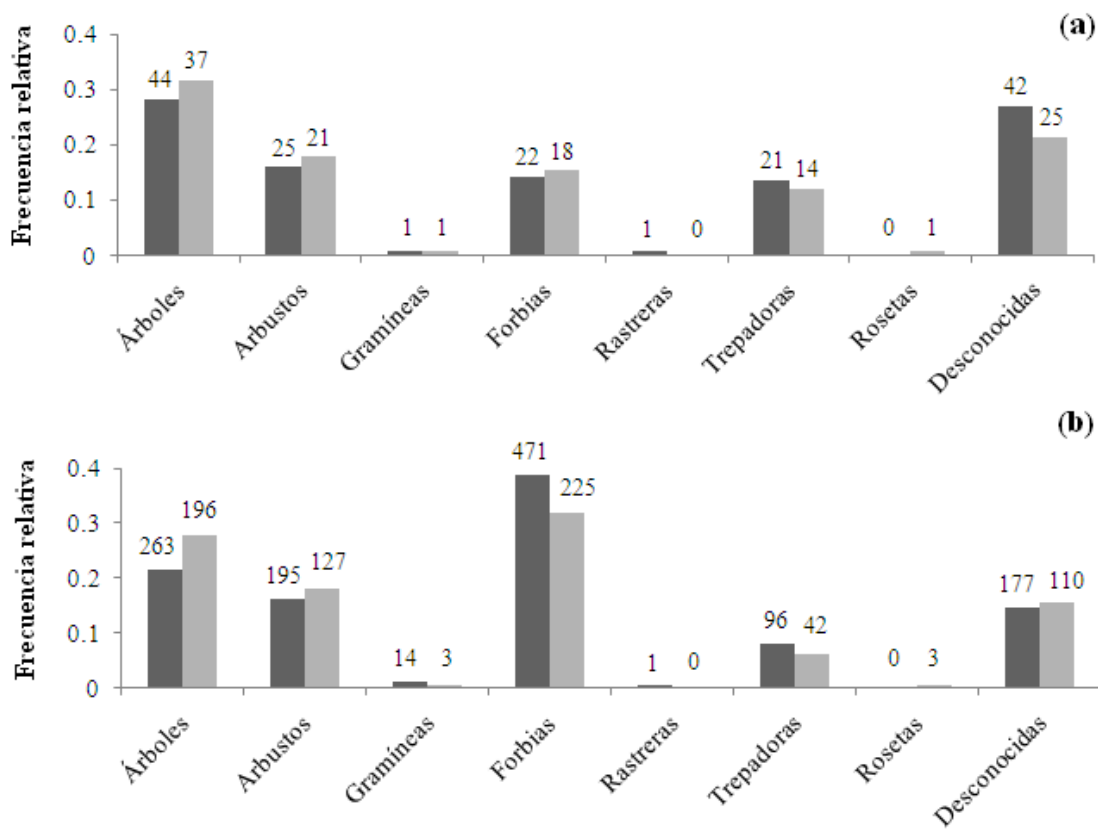


Figura 3.5.1. Distribución de frecuencias de las formas de crecimiento tomando en cuenta: (a) especies, y (b) individuos. Los números sobre las barras representan las cifras absolutas de riqueza y abundancia. Barras de color gris oscuro = claros; barras de color gris claro = dosel cerrado).

3.6. Análisis de claros con árboles de *Bursera* spp. y de *Pachycereus pecten-aboriginum*

Ni la altura de los árboles caídos y ni el área del claro difirieron significativamente entre los claros en los que se encontraban alguna de estas dos especies y los claros en los que se encontraban las demás. En contraste, el DAP promedio de los troncos caídos sí difirió, siendo mayor en el caso de *Bursera* sp. y *Pachycereus pecten-aboriginum*: el promedio (± 1 D.E.) de los troncos de *Bursera* sp. y *Pachycereus pecten-aboriginum* fue de 41.2 ± 24.4 cm, mientras que el de los troncos de las demás especies fue de 29.3 ± 19.5 cm (D de Kolmogorov-Smirnov = 0.35, $P < 0.005$).

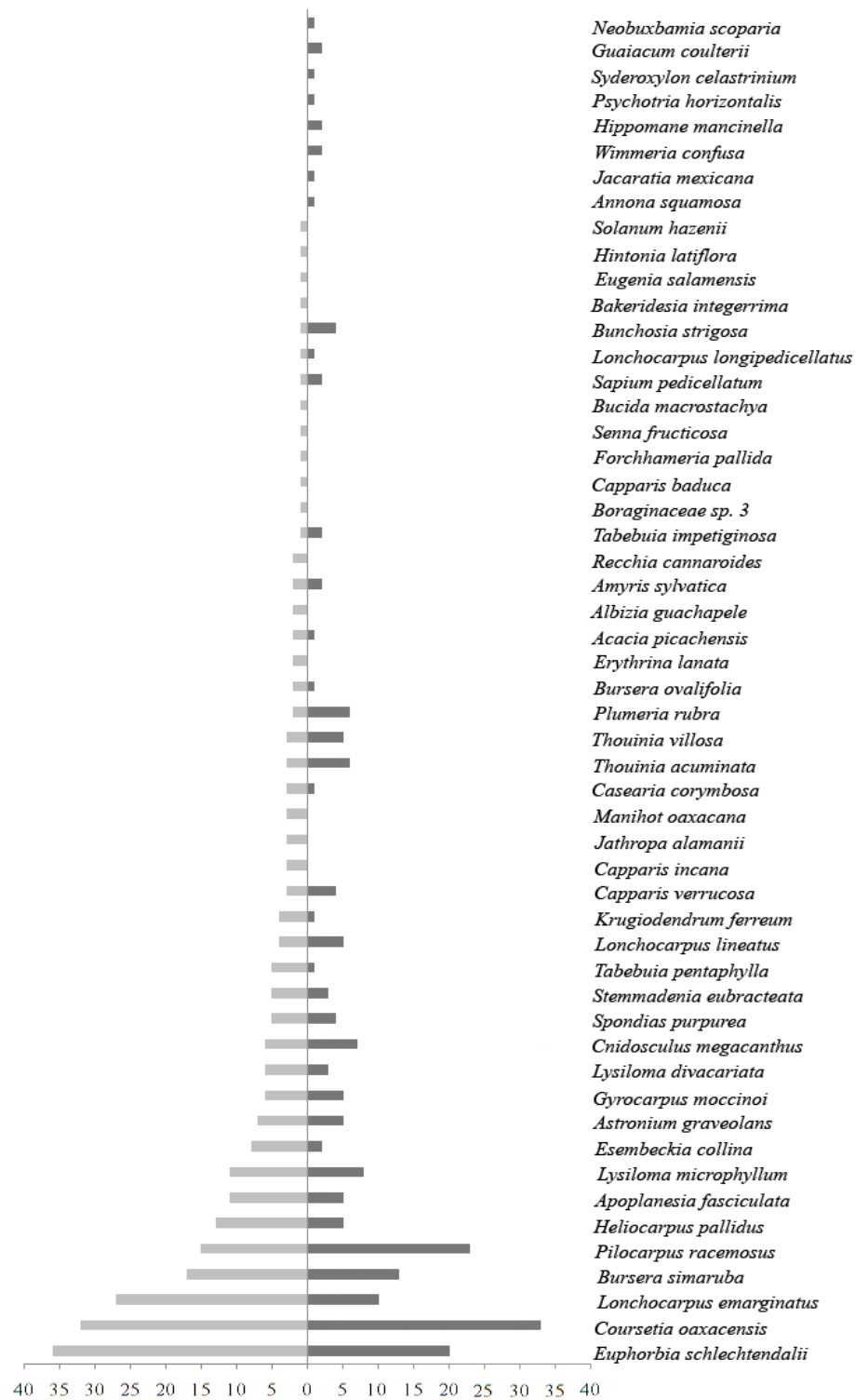


Figura 3.5.2. Comparación de las abundancias de las especies arbóreas representadas por más individuos en los claros y bajo el dosel. Barras de color gris claro = claro; barras de color gris oscuro = dosel cerrado.

Tabla 3.6.1. Promedios (± 1 D.E.) de las variables de los árboles caídos en los claros de *Bursera* sp. y *Pachycereus pecten-aboriginum* (BP) y los de otras especies; *D* = valor supremo de Kolmogorov-Smirnov.

Variable	BP	Otras especies	<i>D</i>	<i>P</i>
Altura del árbol (m)	10.340 \pm 3.88	9.301 \pm 2.98	0.17	> 0.1
DAP (cm)	41.23 \pm 24.36	29.315 \pm 19.45	0.358	< 0.005
Área del claro (m ²)	42.54 \pm 39.63	32.269 \pm 27.43	0.217	> 0.1

Ninguna variable de la vegetación de los dos tipos de claros generados por estas dos especies tuvo diferencias entre sí según la prueba de Kolmogorov-Smirnov (Tabla 3.6.2).

Ni la riqueza, ni la abundancia, ni el número de familias difirieron significativamente entre los dos tipos de claros (Tabla 3.6.3). Cuando esta comparación se hizo sólo entre los claros con *Bursera* sp. y los demás, la abundancia mostró diferencias significativas (prueba de Mann-Whitney, $U = 78.5$, $P < 0.001$), siendo el promedio del número de individuos de los claros con *Bursera* sp. de 22.75 ± 11.52 , aproximadamente el doble que el valor promedio de los demás (11.5 ± 4.16).

Tabla 3.6.2. Promedios (± 1 D.E.) de las variables estructurales de la vegetación del sotobosque de los claros de *Bursera* sp. y *Pachycereus pecten-aboriginum* (BP) y los de otras especies; *D* = valor supremo de Kolmogorov-Smirnov

Variable	BP	Otras especies	<i>D</i>	<i>P</i>
Altura (cm)	94.32 \pm 57.14	93.64 \pm 58.6	0.0375	> 0.1
Cobertura (m ²)	0.53 \pm 0.129	0.51 \pm 0.123	0.0297	> 0.1
DAP (mm)	9.512 \pm 8.46	8.293 \pm 7.51	0.105	> 0.1

Tabla 3.6.3. Promedios (± 1 D.E.) de la riqueza, la abundancia y el número de familias del sotobosque en los claros de *Bursera* sp. y *Pachycereus pecten-aboriginum* (BP) y los de otras especies.

Variable	BP	Otras especies	<i>P</i>
Riqueza (S)	10.32 \pm 3.22	11.55 \pm 4.34	0.29
Abundancia	22.05 \pm 10.25	25.97 \pm 10.84	0.212
Número de familias	7.42 \pm 2.06	8.32 \pm 2.81	0.231

Los índices de Simpson y los valores de α de Fisher fueron mayores para los claros con *Bursera* sp. y *Pachycereus pecten-aboriginum*, mientras que el índice de Shannon-Wiener fue menor. El valor del índice de Berger-Parker fue menor que los demás claros, mientras que la equitatividad fue mayor (Tabla 3.6.4). Los índices de Shannon-Wiener, la equitatividad y el valor de α de Fisher se distribuyeron normalmente, según la prueba de Kolmogorov-Smirnov, mientras que en el caso de los índices de Simpson y de Berger-Parker esto no fue así. Las comparaciones hechas mediante las respectivas pruebas no indicaron diferencias significativas entre ningún índice de diversidad (Tabla 3.6.4).

Tabla 3.6.4. Promedios (± 1 D.E.) de los índices de diversidad del sotobosque de los claros de *Bursera* sp. y *Pachycereus pecten-aboriginum* (BP) y los de otras especies; *D* = valor supremo de Kolmogorov-Smirnov.

Índice de diversidad	BP	Otras especies	<i>D</i>	<i>P</i>
Berger-Parker	0.291 \pm 0.100	0.303 \pm 0.12	0.217	> 0.100
Shannon-Wiener	1.981 \pm 0.340	2.090 \pm 0.45	0.129	0.362
Equitatividad	0.887 \pm 0.090	0.884 \pm 0.07	0.174	0.867
Simpson (1-D)	0.875 \pm 0.080	0.872 \pm 0.08	0.130	> 0.100
α Fisher	13.184 \pm 21.58	10.273 \pm 5.89	0.111	0.211

Las distribuciones de frecuencias de los individuos entre las formas de crecimiento fueron significativamente diferentes ($\chi^2 = 17.71$, g.l. = 7, $P < 0.05$). Esto no fue así para las distribuciones de frecuencias de las especies en estos mismos grupos ($\chi^2 = 4.96$, g.l. = 7, $P > 0.05$). La frecuencia absoluta de árboles y forbias fue mayor en los dos tipos de claros. La frecuencia relativa de forbias fue la mayor en ambos tipos de claros (Figura 3.6.1).

Ninguno de los índices de similitud calculados para las parcelas de los claros de *Bursera* spp. y *Pachycereus pecten-aboriginum* y para las demás no difirieron significativamente (Tabla 3.6.7).

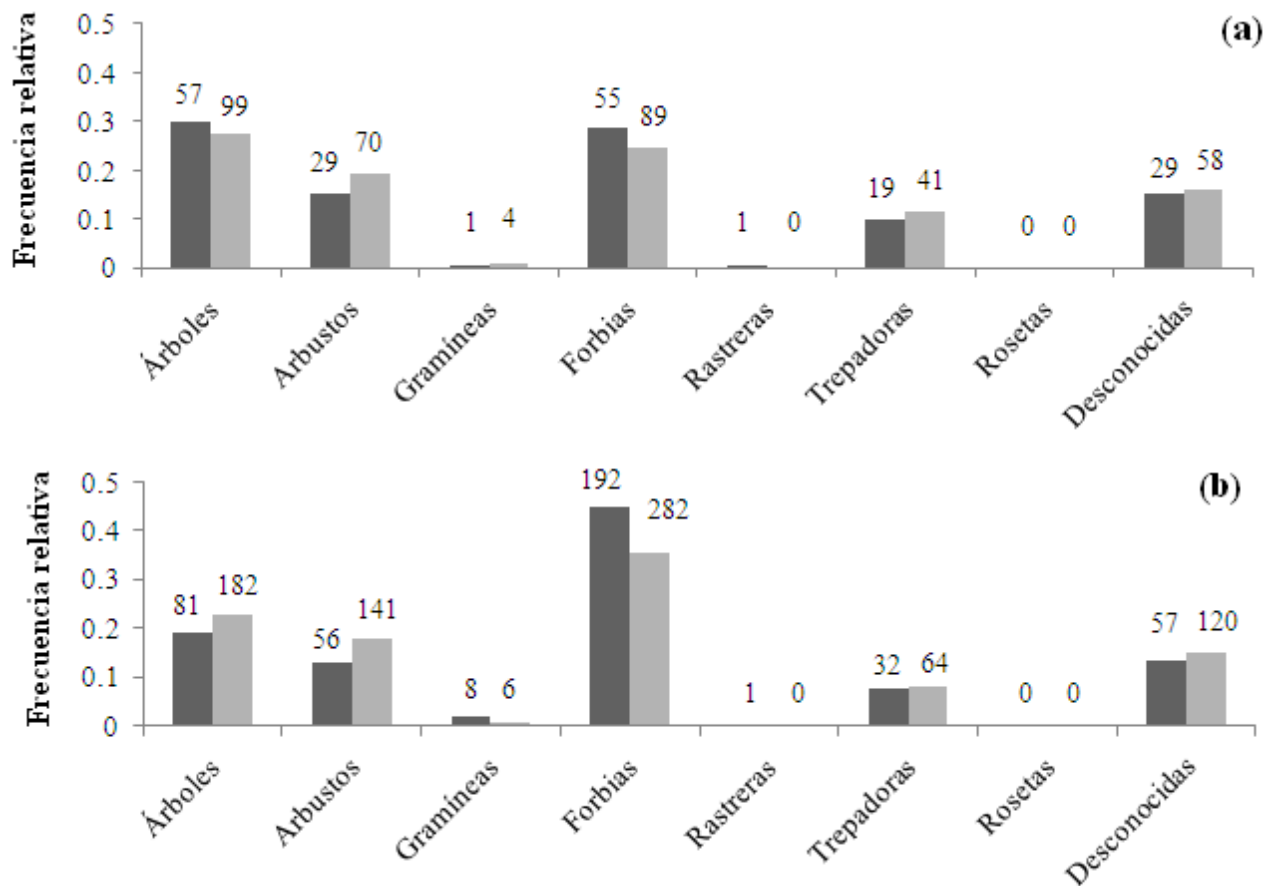


Figura 3.6.1. Frecuencias absolutas y relativas de formas de crecimiento de (a) especies, y (b) individuos. Barras de color gris oscuro = claros de *Bursera* sp. y *Pachycereus pecten-aboriginum*; barras de color de gris claro = claros de otras especies.

Tabla 3.6.7. Promedios (± 1 D.E.) y resultado de las comparaciones de los índices de similitud para las parcelas de los claros abiertos por *Bursera* sp. y *Pachycereus pecten-aboriginum* (BP) y los de otras especies; $D \acute{o} t =$ Valor supremo en la distribución de Kolmogorov-Smirnov o de t de Student).

Índice	BP	Otras especies	$D \acute{o} t$	P
Sørensen	0.134 \pm 0.13	0.135 \pm 0.0055	0.0656	> 0.1
Morisita-Horn	0.125 \pm 0.18	0.119 \pm 0.0076	0.0381	> 0.1
Bray-Curtis	0.098 \pm 0.11	0.098 \pm 0.0046	0.0607	> 0.1

3.7 Análisis multivariados

3.7.1. Clasificación

El análisis TWINSpan clasificó a las parcelas en 20 grupos. En éstos, las parcelas de los claros y de dosel cerrado se mezclaron, lo que indica que la vegetación en el claro y bajo dosel no es marcadamente diferente (Figura 3.7.1.1). En varios casos la parcela del claro se ubicó junto a su par bajo dosel en la misma rama del dendrograma, como es el caso de la última rama de la primera división, donde están las parcelas (I = claro, A = dosel cerrado): I13, I14, I15, I16, I17 e I18 junto a la A13, A14, A15, A16, A17 y A18. Este patrón indica que hay un fuerte parecido entre la composición de la vegetación en el claro y bajo dosel dependiente del sitio. Entre las especies del sotobosque que dieron la mayor heterogeneidad y que permitieron subdividir más las parcelas en grupos están *Ruellia inundata* y *Spondias purpurea*.

3.7.2. Ordenación

La mayoría de las parcelas del claro y bajo dosel pertenecientes al mismo sitio de muestreo quedaron ubicadas cerca entre sí en el espacio de ordenación del análisis NMDS. Esto se observó en al menos 30 de 50 claros. Por ejemplo, los claros del 1 al 9 parecen estar alineados respecto al eje 1, entre los valores de 0 y 1 (Figura 3.7.2.1). No se observó una segregación de las parcelas de claro y dosel en el espacio de ordenación.

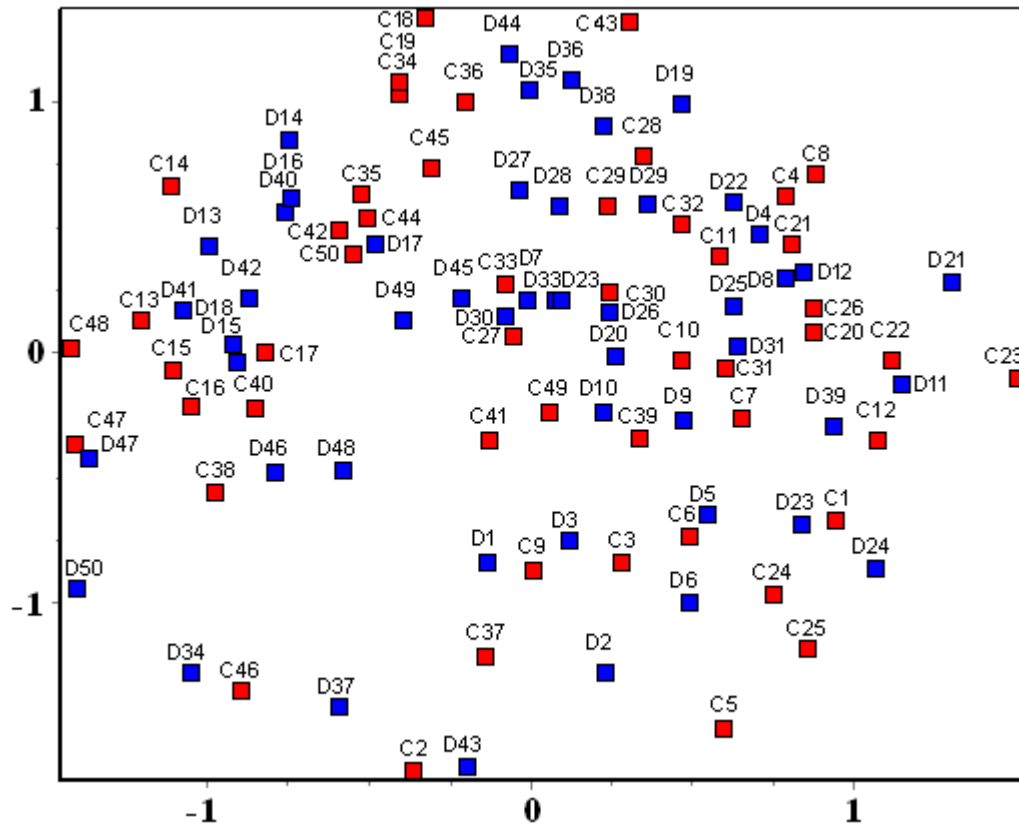


Figura 3.7.2.1. NMDS de dos dimensiones. Distancia de Sørensen (C = claro, D= dosel cerrado)

CAPITULO IV

DISCUSIÓN Y CONCLUSIONES

Aunque el papel de los claros del dosel en la dinámica de los bosques tropicales húmedos se ha estudiado ampliamente, esto no es así para los bosques tropicales estacionalmente secos, donde el papel de los claros ha sido pasado por alto en gran medida. Los resultados de este estudio demuestran de manera convincente la formación de claros en este tipo de bosque y ponen de manifiesto que éstos juegan un papel significativo en la regeneración de las especies propias de esta comunidad, pero diferente del que tienen en sus contrapartes más húmedas.

4.1. Características de los claros

La diferencia en el número de claros en las dos zonas donde se realizó el estudio, más o menos correspondientes con las dos exposiciones principales de las laderas del Cerro Verde, no fue grande (43 en la cara sudoeste, 32 en la noreste). Esto indica que a pesar de que la cara más expuesta a los vientos alisios es la noreste, ambas sufren los efectos de la fuerza del viento de una forma parecida. Es decir, los fenómenos complejos de turbulencia debidos al estrechamiento del paso de baja altitud del Istmo del Tehuantepec y la consecuente aceleración de las corrientes eólicas (Brennan *et al.* 2009), no limitan la caída de árboles a las zonas más expuestas a los vientos.

La formación de claros en el BTC y en otros bosques estacionalmente secos ya había sido reportada estudios previos (Lee, 1989; Allen *et al.*, 1998; Dickinson *et al.*, 2000; Dickinson *et al.* (2001); de Ferreira de Lima, 2008). A partir dedichos estudios y del presente, se desprende que un claro típico en este tipo de sistemas no es igual un claro típico de un bosque húmedo. La diferencia más grande parece el tamaño de los claros, el cual es menor en los BTC que en los BTH. La explicación de esta diferencia puede deberse a la forma predominante de morir entre los árboles en los BTC. Por ejemplo, Durán (2004) y Dickinson *et al.* (2001) reportaron valores cercanos a 50% de árboles muertos en pie entre de los árboles muertos en el BTC de Chamela, Jalisco, y en una selva mediana semi-decidua de Yucatán, si bien en esta última región se detectó una gran variabilidad en este porcentaje (10% a 84%), dependiendo de la localidad (Whigham *et al.*, 1999). Sin embargo, ésta no puede ser la única explicación, ya que el tamaño relativamente pequeño de los claros estudiados siempre estuvo asociado a claros formados por árboles caídos.

La importancia del viento en este sistema radica en su capacidad de tirar árboles y con ello abrir claros susceptibles de ser colonizados (Whigham *et al.* 1999). En el Istmo de Tehuantepec los vendavales son comunes y su distribución anual está caracterizada por picos de gran intensidad en julio, diciembre y enero, durante los cuales hay ráfagas de hasta 30 m s^{-1} (casi 100 km/h ; Romero-Centeno *et al.*, 2003). Si los vientos derriban árboles más frecuentemente en ciertos años que en otros, el resultado sería una dinámica de regeneración de la vegetación de tipo episódico. Dickinson *et al.* (2001) concluyen que un fenómeno de este tipo ocurre en el bosque tropical subcaducifolio de la península de Yucatán debido a la variabilidad interanual en la incidencia de los huracanes. Ya que la mayoría de los individuos susceptibles (i.e. los de gran tamaño, o los que estén anclados débilmente o enfermos) caen durante eventos de viento fuerte (Putz y Scharitz, 1991), la apertura de claros durante los años que siguen a un evento relativamente fuerte podría no tener un efecto apreciable sobre la uniformidad del dosel. Es decir, la estructura del BTC podría incluir parches de vegetación en etapas similares de desarrollo. Estudios adicionales en áreas de BTC que estén menos expuestas al viento permitirán establecer el grado de generalidad de este fenómeno.

El promedio del tamaño de los árboles caídos en los claros (9.6 m) fue mayor que la altura promedio de los árboles (7 m) pertenecientes al estrato arbóreo reportado para la SBC de Nizanda (Pérez-García *et al.* 2001). Esto sugiere fuertemente que los árboles más grandes son empujados con más fuerza por el viento. Además, dicha cifra (9.6 m) es consistente con el valor promedio del decil superior de la distribución de alturas en el BTC de Nizanda, que incluye árboles de 9.06 m o más (Gallardo-Cruz *et al.*, 2005).

Una proporción grande (68%) de los claros se formaron en terrenos donde la pendiente era $> 20^\circ$. Aunque parece haber una tendencia a que la mayoría de los árboles caigan en sitios de pendientes pronunciadas, la prueba de χ^2 no mostró una asociación significativa de este fenómeno con la pendiente, lo cual induce a pensar que aunque puede influenciar la caída, no es un factor crucial para la formación de claros. En cuanto a la orientación de la caída de los árboles, la distribución tuvo una clara bimodalidad simétrica y la prueba de Rayleigh confirmó que la distribución de la orientación no se da al azar, lo cual es atribuible a la disposición de los árboles en las dos caras del Cerro Verde.

En cuanto al área de los claros, casi tres cuartas partes (72.5%) de éstos fueron pequeños ($< 40 \text{ m}^2$). De hecho, el tamaño promedio de los claros de Nizanda es menor que el reportado en

otros estudios en bosques tropicales subcaducifolios y bosques tropicales húmedos (Abe *et al.* 1995, van de Meer y Bongers, 1996, Ferreira de Lima *et al.* 2008), en donde éste es $< 100 \text{ m}^2$, con modas entre 50 y 93 m^2 . Las excepciones a este pequeño tamaño se daban casi exclusivamente en claros abiertos por individuos de *Pachycereus pecten-aboriginum* y *Bursera* sp., que constituían generalmente las especies arbóreas más grandes de toda la muestra; los tres registros más grandes correspondieron a individuos de *Bursera simaruba* que tenían 19.3, 17 y 17 m de altura, respectivamente, antes de caer, mientras que los tres individuos más grandes de *P. pecten-aboriginum* fueron de 15.9, 13.0 y 11.6 de altura previa a la caída. Según los análisis de correlación parece ser general la regla de que a mayor tamaño del árbol caído, mayor es tamaño del claro.

Una proporción pequeña (20%) de los claros tenían más de un individuo derribado, lo que indica que los claros más comunes son los provocados solamente por un árbol caído. Los árboles que quedan en las orillas de un claro en los BTH son más susceptibles a caer debido a diferentes circunstancias, como son mayor exposición a vientos fuertes y un debilitamiento del sustrato por la erosión (Grau, 2002; Young y Hubbell, 1991). Queda por confirmar si lo mismo ocurre en los BTCs.

4.2. Efecto de los claros en la vegetación

4.2.1. Estructura cuantitativa de la vegetación

La diferencia más notable en cuanto a la vegetación de los claros y bajo el dosel fue la densidad, siendo casi el doble en los claros que bajo dosel. La otra variable estructural con diferencias significativas fue la altura, siendo el promedio de las plantas de los claros menor que de las que crecen bajo dosel. El hecho de que la proporción de individuos jóvenes de menor tamaño sea mayor o de que haya más hierbas puede influir en el promedio de altura de las plantas de los claros, haciendo que resultara más pequeño. Sin embargo, la estructura de la vegetación no difirió en todos sus aspectos entre los claros y los sitios bajo dosel: no se encontraron diferencias significativas en el DAP promedio ni en la cobertura promedio de las plantas de sotobosque. En algunos casos la cobertura de ciertas plantas rastreras ocupaba toda o casi toda la extensión del claro, quizá interrumpiendo el proceso de sucesión.

Aunque se desconocen las condiciones ambientales exactas que imperan en los claros, el hecho de que haya densidades de plantas más altas en su interior indica, sin lugar a dudas, un balance positivo de las condiciones ambientales al interior de los claros. Las especies en los bosques tropicales subcaducifolios necesitan de claros para regenerarse (Dickinson *et al.* 2000), si bien otros estudios demuestran que la germinación y el establecimiento de plántulas está restringido en ellos, ya que los efectos negativos de la desecación se incrementan (Vieira y Scariot, 2006). Asimismo, McLaren y McDonald (2003) encontraron que la proporción de semillas que germinan en lugares parcialmente sombreados o sombreados en un bosque tropical subcaducifolio era el doble que en espacios abiertos.

Ya que el agua y en menor medida la luz son los principales recursos limitantes en el BTC, el balance entre la cantidad de radiación solar que incide en los claros y la manera en que influye sobre la evaporación del agua en el suelo es la clave para determinar si los claros son ambientes favorables para el establecimiento y el crecimiento de las plantas, y constituye una interesante pregunta derivada de este resultado (figura 4.1). Los detalles de este escenario son complejos, ya que diversas situaciones afectan la disponibilidad de estos dos recursos; por ejemplo, durante la temporada húmeda la incidencia de radiación en el BTC de Chamela es menor debido a un mayor reflejo de la luz por parte de las nubes (Parker *et al.*, 2005), situación que se complica aún más por el efecto de la topografía (Gallardo-Cruz *et al.*, 2009).

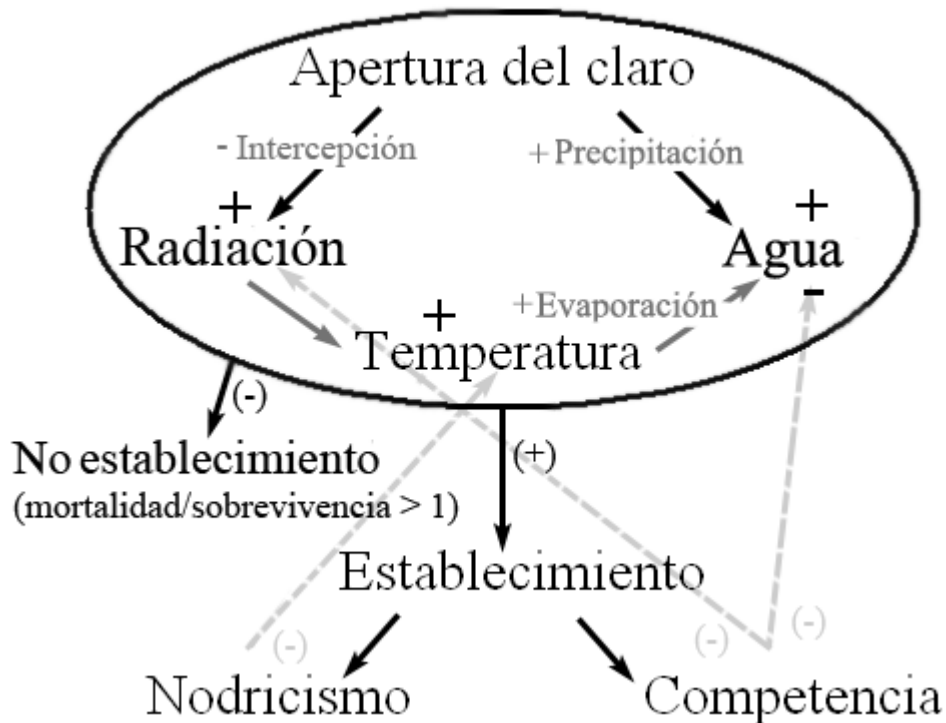


Figura 4.1. Modelo de los factores que promueven la regeneración de la vegetación en los claros. La apertura de un claro provoca un aumento en la intensidad de los dos factores limitantes principales en este tipo de sistema: agua y en menor grado, radiación. El óvalo contiene los elementos del ambiente abiótico que se modifican por la apertura del claro, y fuera del óvalo se muestra la respuesta de la comunidad vegetal. Si el balance entre los factores abióticos es positivo, se pueden establecer y crecer nuevas plantas, provocando a su vez cambios posteriores debidos a los efectos de la competencia o del nodricismo.

Se desconoce también cómo influye la densidad en la colonización de nuevos individuos: el crecimiento de plantas anuales podría ayudar a las plántulas de árboles a sobrevivir en los claros durante los primeros años de su vida debido a un efecto de nodricismo, pero al mismo tiempo la fuerte competencia por los recursos podría inhibir o contrarrestar este efecto. Dickinson *et al.* (2001) reportaron evidencias de que hay relaciones de nodricismo en los claros, pues el crecimiento de plantas demandantes de luz en los claros de una selva subcaducifolia durante la primera fase de la colonización de un claro (i.e. durante los primeros meses o años) ayuda al establecimiento de las plántulas de especies que necesitan un porcentaje de al menos 50% de sombra.

4.2.2. Diversidad florística: diversidad α

La mayor parte de las plantas que se encontraron en los claros pertenecían a la familia Acanthaceae y Euphorbiaceae, en coincidencia con los resultados de Pérez-García *et al.* (2010) y Gallardo-Cruz *et al.* (2005). Las 51 familias que se encontraron representan 43% del total de familias de Magnoliophyta registradas en la región de Nizanda (Pérez-García *et al.* 2010). En cuanto al número de especies, las familias representadas por más individuos fueron Euphorbiaceae y Asteraceae. La especie más abundante tanto en los claros como bajo dosel fue *Ruellia inundata*, seguida por *Commelina rufipes* (ambas son forbias). Entre las 10 especies más abundantes, las únicas que tuvieron forma de crecimiento arbórea fueron *Coursetia oaxacensis* y *Euphorbia schlechdentali*.

Uno de los resultados más interesantes respecto a la comparación del sotobosque en el claro y bajo dosel fue que en los claros hubo más especies y familias de Magnoliopsida. La riqueza de especies y la equitatividad también mostraron diferencias significativas. La diferencia estadística en la equitatividad indica que los claros tienen un efecto positivo en la heterogeneidad del sistema. Aunque no diferieron significativamente, los índices de Shannon y de Berger-Parker reflejan un patrón general de más diversidad y menos dominancia adentro de los claros que bajo el dosel, lo cual también sugiere que los claros contribuyen a la diversidad de la composición del sotobosque. Todo esto apoya la hipótesis de un balance positivo de la incidencia de agua y luz en los claros, aunque la apertura de claros puede tener un efecto directo sobre la diversidad, debido a la colonización por forbias y plantas < 1 m de altura, que son parte integral de la diversidad de esta comunidad vegetal (Gallardo-Cruz *et al.*, 2005).

Un aspecto contrastante de la composición de la vegetación en los claros con la composición de la vegetación estudiada en sitios de regeneración secundaria con disturbio de origen antropogénico (Lebrija-Trejos *et al.*, 2008, 2010) fue la ausencia de especies asociadas a las primeras etapas de la regeneración estos lugares, como la especie arbustiva *Waltheria indica* y la forbia leguminosa *Chamaecrista nictitans*, que típicamente se establecen en sitios perturbados. Tampoco se encontraron individuos de las especies arbóreas *Mimosa acantholoba*, ni *Mimosa tenuiflora*, las cuales Lebrija-Trejos *et al.* (2008) establecen como componentes importantes del proceso de regeneración secundaria. Todo esto apunta a que la apertura de claros constituye un tipo de evento que contribuye a la regeneración natural del BTC de Nizanda, con una dinámica

muy particular que poco tiene que ver con la dinámica sucesional secundaria de origen antropogénico.

4.2.3. Heterogeneidad florística: diversidad β

Hubo un patrón general de menor similitud para las comparaciones entre las parcelas bajo dosel, lo que sugiere que la heterogeneidad del sotobosque bajo dosel es mayor que la de los claros; sin embargo, la comparación de Kruskal-Wallis de los índices de similitud no mostró diferencias entre ninguna comparación (claro-claro, claro-dosel, dosel-dosel). Esto implica que los efectos de los claros sobre la composición no son muy fuertes y por lo tanto aparentemente no se pueden detectar mediante un análisis general de este tipo, es decir, habría que buscar los efectos no sólo a través de las comparaciones de parcelas de claro y dosel, sino también examinando las diferencias entre parcelas de claros y su relación con otros factores de heterogeneidad, como las diferencias de sustrato.

Los análisis multivariados tampoco revelaron una separación clara entre la composición de la vegetación en los claros y bajo dosel. Esto constituye un indicio de que la mayoría de las parcelas comparten plantas entre sí debido fundamentalmente a la distancia entre ellas: lo que está afuera y adentro de un claro en particular es similar debido a su cercanía en el espacio, es decir, a un efecto de autocorrelación. Por lo tanto, las diferencias que los claros llegan a provocar en la regeneración del sotobosque no son tanto en la *composición específica*, sino en la *cantidad*: no hay un grupo bien diferenciado de plantas que solamente se encuentren en claros, pero sí hay un mayor número plantas adentro de éstos.

En el BTC, la capacidad de las semillas de dispersarse y sobrevivir está limitada, y no suelen formar bancos de semillas persistentes (Murphy y Lugo, 1986; Vieira y Scariot, 2006; Mena, 2009). En promedio, el suelo en los BTC contiene de 55 a 696 semillas por m², mientras que los BTH tienen de 60 a 4600 por m² (Garwood, 1989). La dispersión efectiva de semillas tiene un efecto crucial sobre la diversidad de la regeneración natural (Hopper *et al.* 2004). Estas características de los bancos de semillas en los BTCs puede explicar porqué la vegetación de los claros se parece al sotobosque bajo el dosel cerrado. Asimismo, los filtros ambientales que afectan la tolerancia específica de los colonizadores, o incluso también el azar, pueden ser responsables provocar este patrón.

Los estudios sobre claros en selvas con frecuencia se basan en la clasificación de especies en gremios, de acuerdo con la frecuencia con que éstas se encuentran afuera y adentro de los claros. En bosques estacionalmente secos, no es seguro que las plantas se puedan clasificar de esta forma, aunque Dickinson *et al.* (2001) clasificaron a las plantas según este criterio. Aunque las plantas tengan nichos más o menos especializados, esto no implica que cada especie ocupe un solo hábitat de forma estática, puesto que los microambientes que existen adentro de los claros pueden variar rápidamente y además los individuos juveniles de la mayoría de los árboles se pueden encontrar en muchos sitios y no necesariamente adentro de los claros (Chazdon y Pearcy, 1986; Chazdon, 1988). Este hecho puede difuminar un posible patrón de composición asociado con los claros.

Entre las plantas de Nizanda que sólo aparecieron en los claros o lo hicieron en mayor proporción están los árboles *Apoplanesia fasciculata*, *Capparis baduca*, *C. incana*, *Euphorbia schlechtendalii*, *Erythrina lanata*, *Heliocarpus pallidus* y *Manihot oaxacana*, y las forbias *Euphorbia segoviensis*, *Montanoa tormentosa* y *Ruellia pringlei*. Algunas plantas del género *Heliocarpus* han sido asociadas con la apertura de claros en BTH, como Los Tuxtlas, Veracruz (Salmerón, 1984, Martínez-Ramos, 1985), pero en Nizanda las plantas de este género son elementos comunes en la selva madura y no están presentes en sitios sucesionales jóvenes. Especies que se encontraron con igual frecuencia adentro y afuera de los claros incluyen a los árboles *Bursera simaruba*, *Cnidoculus megacanthus*, *Gyrocarpus moccinoi*, *Lonchocarpus emarginatus* y *L. lineatus*, y a las forbias *Acalypha ostryfolia*, *Aeschynomene compacta*, *Justicia caudata*, *Ruellia inundata* y *Wedelia acapulcensis*. Entre las especies que estuvieron en mayor proporción o sólo bajo el dosel están los árboles *Coursetia oaxacensis*, *Plumeria rubra* y *Lysiloma microphyllum*.

La definición común del gremio de especies “demandantes de luz” o “intolerantes a la sombra” exige que la categoría esté compuesta por especies que se encuentren exclusivamente en claros durante su etapa juvenil. Esta definición podría ser inadecuada para el BTC, pues a pesar de no encontrar individuos juveniles exclusivamente en los claros, esto no implicaría necesariamente que no existiera un grupo de plantas cuyo desarrollo se vería favorecido en éstos. Es decir, en el BTC muchas plantas son capaces de crecer bajo el dosel, pero las oportunidades ofrecidas por los claros aumentarían sensiblemente sus probabilidades de establecimiento y crecimiento. En este sentido, el gremio de las plantas que se encuentran en mayor proporción en

los claros estaría caracterizado por resistencia al estrés hídrico y una intolerancia a condiciones de sombra. Las plantas que se encuentran tanto en los claros como en sitios bajo dosel en gran número y en proporciones parecidas tienen la posibilidad de aprovechar una mayor gama de condiciones para el mantenimiento de sus procesos poblacionales, al tener al mismo tiempo una buena tolerancia al estrés hídrico y a condiciones sombreadas.

4.2.4 Formas de crecimiento

La frecuencia absoluta de individuos o especies de árboles y forbias siempre fue mayor para las parcelas de los claros. Las especies *Euphorbia schlechtendalii*, *Lonchocarpus emarginatus*, *Helliocarpus pallidus* y *Apoplanesia fasciculata* representaron 32% de todos los árboles bajo dosel. Una pregunta importante acerca de las proporciones de formas de crecimiento es la abundancia de árboles jóvenes que más tarde podrían formar parte del dosel. Si éstos no se encontrasen en los claros, difícilmente podríamos argumentar que los claros son importantes para la regeneración del bosque maduro. Debido a que en los claros sí se encontraron creciendo en mayor proporción especies que forman parte del dosel del BTC, se puede argumentar que los claros sí tienen un efecto sobre la regeneración a largo plazo, aunque éste sea moderado.

Dickinson *et al.* (2001) descubrieron que los árboles que crecen a partir de semillas en claros naturales no constituyen una proporción importante del total, sino que predominan los que provienen de rebrote. A partir de los resultados de este estudio no podemos asegurar que las plantas que crecen en los claros se hayan establecido inmediatamente después del disturbio, y de hecho la mayoría podría haber estado ya presentes en la zona donde se abrió el claro, aunque también es poco probable que ninguna planta se haya establecido en los claros después de su apertura. Esta cuestión podría resolverse si en futuros estudios se hiciera un seguimiento desde el momento mismo de la apertura del claro, o por medio de un enfoque experimental basado en la denudación total de las parcelas en los claros.

4.2.5. Contrastes entre claros y sitios sucesionales debido a actividad antrópica

En Nizanda, el establecimiento de especies tardías en los sitios de sucesión secundaria está condicionado por la presencia de especies tolerantes al estrés durante las primeras etapas sucesionales, capaces de formar un dosel incipiente que permita el establecimiento de las primeras (Lebrija-Trejos *et al.*, 2010). En particular, la disminución de la temperatura al nivel del

suelo conforme transcurre la sucesión secundaria es muy importante para los cambios en la composición de las especies presentes en el sotobosque sucesional. Durante las primeras etapas de la sucesión el bosque suele estar dominado por leguminosas de hojas compuestas, mientras que las especies de hojas simples sólo se establecen en etapas posteriores (Pereira *et al.*, 2003; Saynes *et al.*, 2005; Romero-Duque *et al.*, 2007). También, durante las etapas muy tempranas de la regeneración secundaria la mayoría de las especies presentes son arbustos, mientras que en el presente estudio, la mayoría de las especies encontradas fueron forbias y árboles, estando ausentes las especies arbustivas de los acahuales muy jóvenes.

Es probable que los atributos funcionales de las leguminosas, sin duda adecuados para la alta temperatura y en general las condiciones físicas de los sitios abiertos, no resulten igualmente adecuados para las condiciones que prevalecen en los claros. La ausencia de leguminosas sucesionales en los claros también se puede asociar con una dispersión insuficiente de sus semillas desde los sitios donde se producen hasta los claros inmersos en la selva, lejos de los sitios sucesionales en campos agrícolas abandonados. Sin duda, las condiciones de los claros son diferentes de las que hay en el sotobosque bajo dosel cerrado, aunque debido a factores como el sombreado por parte de los árboles circundantes, las diferencias pueden ser menos grandes que las que hay entre la selva y los sitios severamente perturbados.

Este estudio mostró que en los claros algunas especies de forbias son más abundantes que bajo el dosel, como es el caso de *Ruellia inundata*. Este resultado sugiere la posibilidad de que estas especies puedan desempeñar un papel facilitador de la regeneración en claros, aunque también es posible tengan un efecto opuesto, afectando la supervivencia de plantas del dosel a través de la competencia. Estas posibilidades tendrán que ser investigadas en estudios futuros. Ya que los periodos de sequía constituyen un filtro ecológico importante para el reclutamiento de nuevos individuos a partir de semillas (Engelbrecht *et al.*, 2001, 2006), estas especies podrían serían importantes para la regeneración de árboles a largo plazo.

4.3. Comparaciones de claros de *Bursera* spp. y *Pachycereus pecten-aboriginum*

El género *Bursera* es uno de los taxones dominantes en el BTC de México y de otras regiones, y está claramente adaptado a las condiciones prevalecientes en el mismo (Becerra, 2005). El hecho de que la mayor parte de los claros hayan sido provocados por la caída de árboles de *Bursera*

sugiere que estas especies juegan un papel determinante en la regeneración de la vegetación del BTC de Nizanda, debido a sus características como los troncos de madera suave que presentan muchas especies, su capacidad de superar en altura y cobertura de copa a muchos árboles de la región. En particular, la altura relativamente mayor de los árboles, aunada a troncos relativamente débiles, predispone a los individuos de estas especies a caer durante episodios de viento intensos.

Estas mismas características se pueden atribuir de forma general al cacto candelabriforme *Pachycereus pecten-aboriginum*. Es importante recalcar que esta cactácea fue la que contribuyó, en segundo lugar después de *Bursera* sp., a la formación de claros, y que el claro más grande registrado en el estudio (ca. 200 m²) fue abierto por un ejemplar de esta especie. Por lo tanto, se puede argumentar que esta especie también es importante para la dinámica de la comunidad, pues es grande y masiva, capaz de abrir grandes claros y de hacerlo con una frecuencia alta; la máxima velocidad de viento que los ejemplares grandes de la especie *Pachycereus pringlei* son capaces de resistir está alrededor de 25 m s⁻¹ (Niklas, 2002), lo que sugiere que las ráfagas que se presentan durante eventos de viento en Nizanda probablemente son capaces de derribar tirar ejemplares grandes de *Pachycereus pecten-aboriginum* con frecuencia. El hecho de que los troncos de esta especie sean grandes (el DAP fue la única característica que difirió respecto a los troncos de los demás árboles), que contengan cantidades relativamente grandes de agua y que se descompongan fácilmente sería otro factor que ayudaría a las plantas jóvenes, al producir flujos grande y rápidos de materia orgánica hacia el suelo. Este factor está entre los más importantes como causas de respuestas fisiológicas en las plantas que se establecen en claros (Collins *et al.* 1985).

En el futuro, sería interesante estudiar si las condiciones particulares de descomposición del ejemplar muerto y de apertura de claros son diferentes tomando en cuenta claros abiertos solamente por estos dos grupos de especies (i.e., *Bursera* spp. y *Pachycereus pecten-aboriginum*).

4.4. Conclusiones

En el BTC de Nizanda, México, los claros provocados por la caída de árboles tienen tamaños relativamente más pequeños (ca. 37 m²) que el tamaño promedio de un claro en bosques tropicales perennifolios (Whigham *et al.*, 1999; Ferreira de Lima *et al.*, 2008). El tamaño promedio de los árboles caídos (ca. 10 m altura) fue mayor que el promedio general reportado

para la zona (7 m; Pérez-García *et al.* 2001), lo cual indica que son los árboles grandes los que tienden a caer. No se encontró una correlación entre la frecuencia apertura de claros y la pendiente. Algunas especies de árboles contribuyen de forma sustancial a la dinámica del sistema. En particular, las especies del género *Bursera* y *Pachycereus pecten-aboriginum* son relativamente grandes y cayeron con más frecuencia, abriendo claros grandes.

Los claros de esta selva tienen repercusiones en la dinámica del dosel, como demuestran las diferencias observadas entre los claros y el sotobosque bajo dosel en número de individuos, especies y familias, así como en la altura de las plantas, la equitatividad y las proporciones de formas de crecimiento (más forbias y árboles). Sin embargo, los claros parecen afectar más cuantitativo que cualitativo: la composición de especies de los claros no es tan diferente como la reportada en estudios hechos en bosques tropicales húmedos (Popma y Bongers, 1988; White y Pickett, 1985; Schnitzer y Carson, 2001). En Nizanda, algunas especies muestran preferencias claras por los claros. Entre las especies de árboles que crecen más frecuentemente en los claros pero que más tarde forman parte del dosel cerrado están *Lonchocarpus emarginatus*, *Heliocarpus pallidus*, *Apoplanesia fasciculata* y *Esembeckia collina*.

Una combinación de factores ofrecida por los claros explica la influencia que éstos tienen en la regeneración de la vegetación, a saber: (1) probablemente su apertura ocurre en eventos discretos asociados a disturbios de origen eólico, además de que la comunidad vegetal alberga especies abundantes cuyas características las hacen propensas a caer y por lo tanto a abrir claros relativamente grandes, y (2) el balance de la cantidad de agua y luz entrante favorece el crecimiento de algunas plantas en los claros, sobre todo de especies de forbias y árboles. Los resultados de este estudio sugieren que existe un patrón general de regeneración de la vegetación en el BTC de Nizanda cuyo factor principal son las corrientes eólicas, y en el que la regeneración del BTC puede darse a manera episódica. Para determinar el grado de generalidad de esta conclusión sería muy importante continuar con la investigación del papel de los claros en la regeneración de este tipo de vegetación en otros sitios, sobre todo en lugares sometidos a regímenes de vientos diferentes.

LITERATURA CITADA

- Abe, S., Masaki, T. y Nakashizuka, T.** 1996. Factors influencing sapling composition in canopy gaps of a temperate deciduous forest. *Vegetatio*, 120: 21-31.
- Allen, E.B., Rincón E., Allen, M.F., Jiménez-Pérez, A. y Huante, P.** 1998. Disturbance and seasonal dynamics of micorrizae in a tropical deciduous forest in Mexico. *Biotropica*, 30: 261-274.
- Anónimo.** 1984a. Carta de efectos climáticos regionales mayo-octubre. Juchitán E15-10 D15-1, escala 1:250,000. Secretaría de Programación y Presupuesto, México, D.F.
- Anónimo.** 1984b. Carta de efectos climáticos regionales mayo-octubre. Juchitán E15-10 D15-1, escala 1:250,000. Secretaría de Programación y Presupuesto, México, D.F.
- Barton, A.M., Fetcher, N. y Redhead, S.** 1989. The relationship between treefall gap size and light flux in a Neotropical rain forest in Costa Rica. *Journal of Tropical Ecology*, 5: 437-439.
- Becerra, J.X.** 2005. Timing the origin and expansion of the Mexican tropical dry forest. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the USA*, 102: 10919-10923.
- Bongers, F.** 2001. Methods to assess tropical rain forest canopy structure: an overview. *Plant Ecology*, 153: 263-277.
- Bongers, F., Poorter, L., Hawthorne, W.D. y Sheil, D.** 2009. The intermediate disturbance hypothesis applies to tropical forests but disturbance contributes little to tree diversity. *Ecology Letters*, 12: 798-805.
- Borchert, R.** 1994. Soil and stem water storage determine phenology and distribution of tropical dry forest trees. *Ecology*, 75: 1437-1449.
- Brennan, M.J., Cobb III, H.D. y Knabb, R.D.** 2009. Observation of Gulf of Tehuantepec gap wind events from QuikSCAT: an updated event climatology and operational model evaluation. *Weather and Forecasting*, 25: 646-658.
- Brienen, R.J.W., Lebrija-Trejos, E., Breugel, M., Bongers, F., Meave, J.A. Pérez-García, E.A. y Martínez-Ramos, M.** 2009. Tree rings in secondary forests in southern Mexico: potential for successional studies in the tropics. *Biotropica*, 41: 186-195.
- Brokaw, N.V.L.** 1985a. Gap-phase regeneration in a tropical forest. *Ecology*, 66: 682-687.
- Brokaw, N.V.L.** 1985b. Treefalls, regrowth, and community structure in tropical forests. En: Pickett, S.T.A. y White, P.S. (eds.), *The ecology of disturbance and patch dynamics*, pp. 53-68, Academic Press, San Diego, California.
- Brouwer, L.C.** 1996. *Nutrient cycling in pristine and logged tropical rain forest. A study in Guyana.* The Tropenbos Foundation, Wageningen.

- Bullock, S.H. y Solís-Magallanes, J.A.** 1990. Phenology of canopy trees of a tropical deciduous forest in Mexico. *Biotropica*, 22: 22-35.
- Busing, R.T., White, R.D., Harmon, M.E. y Whiter, P.S.** 2007. Hurricane disturbance in a temperate deciduous forest: patch dynamics, tree mortality and coarse woody detritus. *Plant Ecology*, 201: 351-363.
- Burgos, A. y Maass, J.M.** 2004. Vegetation change associated with land-use in tropical dry forest areas of Western Mexico. *Agriculture, Ecosystems and Environment*, 104:475-481.
- Canham, C.D., Denslow, J.S., Platt, W.J., Runkle, J.R. Spies, T.A. y White, P.S.** 1990. Light regimes beneath closed canopies and tree-fall gaps in temperate and tropical forests. *Canadian Journal of Forest Research*, 20: 620-631.
- Chazdon, R.L. y Fetcher, N.** 1984. Photosynthetic light environments in a lowland tropical rain forest in Costa Rica. *Journal of Ecology*, 72: 553-564.
- Chazdon, R.L. y Pearcy, R.W.** 1986. Photosynthetic responses to light variation in rainforest species. I. Induction under constant and fluctuating light conditions. *Oecologia*, 69: 517-523.
- Chazdon, R.L.** 1988. Sunflecks and their importance to forest understorey plants. En: Begon, M., Fitter, A.H., Ford, E.D. y Macfayden, A. (eds.), *Advances in Ecological Research*, pp. 2-54, Academic Press, San Diego, California.
- Chazdon, R.L.** 2008. Chance and determinism in tropical forests succession. En: Carson, W.P. y Schnitzer, S.A. (eds.), *Tropical Forest Community Ecology*, pp. 384-408, Oxford University Press, Oxford.
- Clark, D.B. y Clark, D.A.** 1991. The impact of physical damage on canopy tree regeneration in a tropical rain forest. *Journal of Ecology*, 79: 447-457.
- Clements, F.E.** 1916. *Plant succession: an analysis of the development of vegetation*. Carnegie Institute, Washington, D.C.
- Colwell, R.K.** 2006. EstimateS: Statistical estimation of species richness and shared species from samples. Version 8. URL <purl.oclc.org/estimates>
- Collins, B.S., Dunne, K.P. y Pickett, S.T.A.** 1985. Responses of forest herbs to canopy gaps. En: Pickett, S.T.A. y White, P.S. (eds.), *The ecology of disturbance and patch dynamics*, pp. 218-234, Academic Press, San Diego, California.
- Connell, J.H.** 1978. Diversity in tropical rain forest and coral reefs. *Science*, 199: 1302-1310.
- Cronquist, A.** 1981. *An integrated system of classification of flowering plants*. Columbia University Press, Nueva York, N.Y.
- Dahlgren, R.M., Clifford, H.T. y Yeo, P.F.** 1985. *The families of the monocotyledons: structure, evolution and taxonomy*. Springer-Verlag, Berlín.

- Denslow, J.S.** 1985. Disturbance-mediated coexistence of species. En: Pickett, S.T.A., White, P.S. (eds.), *The ecology of disturbance and patch dynamics*, pp. 307-321, Academic Press, San Diego, California.
- Denslow, J.S.** 1987. Tropical rainforest gaps and tree species diversity. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 18: 431-451.
- Denslow, J.S. Schultz, J.C., Vitousek, P.M. y Strain, B.R.** 1990. Growth response of tropical shrubs to treefall gap environments. *Ecology*, 71: 165-179.
- Dickinson, M.B., Whigham, D.F. y Hermann, S.M.** 2000. Tree regeneration in felling and natural treefall disturbances in a semideciduous tropical forest in Mexico. *Forest Ecology and Management*, 134: 137-151.
- Dickinson, M.B., Hermann, S.M. y Whigham, D.F.** 2001. Low rates of background canopy-gap disturbance in a seasonally dry forest in the Yucatan peninsula with a history of fires and hurricanes. *Journal of Tropical Ecology*, 17: 895-902.
- Durán, E.** 2004. *Estructura, diversidad y mortalidad del componente arbóreo en un mosaico ambiental de Chamela, México*. Tesis de Doctorado. Universidad Nacional Autónoma de México, México, D.F.
- Elaine, R. Hopper, Legendre, P. y Condit, R.** 2004. Factors affecting community composition of forest regeneration in deforested, abandoned land in Panama. *Ecology*, 85: 2213-3326.
- Endler, J.A.** 1993. The color of light in forests and its implications. *Ecological Monographs*, 63: 1-27.
- Engelbrecht, B.M.J. y Herz, H.M.** 2001. Evaluation of different methods to estimate understorey light conditions in tropical forests. *Journal of Tropical Ecology*, 17: 207-224.
- Engelbrecht, B.M.J., Comita, L.S., Condit, R., Kursar, T.A., Tyree, M.T., Turner, B.L. y Hubbell, S.P.** 2007. Drought sensitivity shapes species distribution patterns in tropical forests. *Nature*, 447: 80-82.
- Ewel, J.J.** 1980. Tropical sucesion: manifold routes to maturity. *Biotropica*, 12: 2-9.
- Ferreira de Lima, R.A., Zanforlin-Martini, A.M., Gandolfi, S. y Ribeiro-Rodrigues, R.** 2008. Repeated disturbances and canopy disturbance regime in a tropical semi-deciduous forest. *Journal of Tropical Ecology*, 24: 85-93.
- Franklin, J.F., Shugart, H.H. y Harmon, M.E.** 1987. Tree death as an ecological process: cause and consequence. *BioScience*, 37: 550-556.
- Fulton, M.R. y Harcombe, P.A.** 2002. Fine scale predictability of forest community dynamics. *Ecology*, 83: 1204-1208.
- Gallardo-Cruz, J.A.** 2004. *Efecto de la orientación y la altitud sobre la heterogeneidad vegetal en el cerro verde, Nizanda (Oaxaca), México*. Tesis de Licenciatura (Biología), Universidad Nacional Autónoma de México. México, D.F.

- Gallardo-Cruz, J.A., Meave, J.A. y Pérez-García, E.A.** 2005. Estructura, composición y diversidad de la selva baja caducifolia del Cerro Verde, Nizanda (Oaxaca), México. *Boletín de la Sociedad Botánica de México*, 76: 19-35.
- Gallardo-Cruz, J.A., Pérez-García, E.A. y Meave, J.A.** 2009. β -Diversity and vegetation structure as influenced by slope aspect and altitude in a seasonally dry tropical landscape. *Landscape Ecology*, 24: 473-482.
- Gallardo-Cruz, J.A., Meave, J.A., Pérez-García, E.A. y Hernández-Stefanoni, J.L.** 2010. Spatial structure of plant communities in a complex tropical landscape: implications for β -diversity, *Community Ecology*, 11: 202-210.
- García, E.** 1988. *Modificaciones al sistema de clasificación climática de Köeppen (para adaptarlo a las condiciones de la República Mexicana)*. Editado por la autora. 4ª ed. México, D.F.
- Garwood, N.C.** 1983. Seed germination in a seasonal tropical forest in Panama: a community study. *Ecological Monographs*, 53: 159-181.
- Garwood, N.C.** 1989. Tropical soil seed banks: a review. En: Leck, M.A., Parker, V.T., Simpson, R.L. (eds.), *Ecology of seed banks*, pp. 149-209, Academic Press, San Diego, California.
- Geiger, R.** 1965. *The climate near the ground*. Harvard University Press, Cambridge, Massachusetts.
- Gleason, H.A.** 1926. The individualistic concept of plant association. *Bulletin of the Torrey Botanical Club*, 53: 7-26.
- Grau, H.R.** 2002. Scale-dependent relationships between treefalls and species richness in a Neotropical montane forest. *Ecology*, 83: 2591-2601.
- Hall, J.B. y Swaine, M.D.** 1988. The mosaic theory of forest regeneration and the determination of forest composition in Ghana. *Journal of Tropical Ecology*, 4: 253-269.
- Holdridge, L.R., Grenke, W.C., Hatheway, W.H. Liang, T. y Tosi, J.A.** 1971. *Forest environments in tropical rainforests*, Yale University Press, Nueva York, N.Y.
- Houghton, R.A. Lefkowitz, D.S. y Skole, D.L.** 1991. Changes in the landscape of Latin America between 1850 and 1985. I. Progressive loss of forest. *Forest Ecology and Management*, 38: 143-172.
- INEGI (Instituto Nacional de Estadística, Geografía e Informática).** 1981. Juchitán E15-10 D15-1. Escala 1: 250, 000. Carta topográfica. México, D.F.
- INEGI.** 1985. Santo Domingo E15 C64. Escala 1: 50,000. Carta topográfica, México, D.F.
- INEGI.** 1988. Santo Domingo E15 C63. Escala 1: 50,000. Carta topográfica, México, D.F.
- Janzen, D.** 1988. Tropical dry forests, the most endangered major tropical ecosystems. En: Wilson, E.O. (ed.), *Biodiversity*, pp. 130-137, National Academy Press, Washington, D.C.

- Jaramillo, V.J., Kauffman, J.B., Rentería-Rodríguez, L., Cummings, D.L. y Ellingson, L.J.** 2003. Biomass, carbon and nitrogen pools in Mexican tropical dry forest landscapes. *Ecosystems*, 6: 609-629.
- Jetten, V.G.** 1994. *Modelling the effects of logging on the water balance of a tropical rain forest. A study in Guyana.* The Tropenbos Foundation, Wageningen.
- Kennard, D.K., Gould, K., Putz, F.E., Fredericksen, T.S. y Morales, F.** 2002. Effect of disturbance intensity on regeneration mechanisms in a tropical dry forest. *Forest Ecology and Management*, 162: 197-208.
- Kovach Computing Services.** 2009. ORIANA Circular Statistics Package. Versión 3. Anglesey, Gales.
- Lebrija-Trejos, E.E.** 2001. Análisis estructural de la vegetación ribereña en la región de Nizanda, Oaxaca, México. Tesis de Licenciatura (Biología), Universidad Nacional Autónoma de México, México, D.F.
- Lebrija-Trejos, E., Bongers, F., Pérez-García, E.A. y Meave, J.A.** 2008. Successional change and resilience of a very dry tropical deciduous forest following shift agriculture. *Biotropica*, 40: 422-431.
- Lebrija-Trejos, E., Meave, J.A., Poorter, L. Pérez-García, E.A. y Bongers, F.** 2010a. Pathways, mechanisms and predictability of vegetation change during tropical dry forest succession. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics*, 12: 267-275.
- Lebrija-Trejos, E., Pérez-García, E.A., Meave, J.A., Bongers, F. y Poorter, L.** 2010b. Functional traits and environmental filtering drive community assembly in a species-rich tropical system. *Ecology*, 92: 386-398.
- Lee, D.W.** 1989. Canopy dynamics and light climates in a tropical moist deciduous forest in India. *Journal of Tropical Ecology*, 5: 65-79.
- Lerdau, M., J. Whitbeck, y Holbrook. N.M.** 1991. Tropical deciduous forest - death of a biome. *Trends in Ecology and Evolution*, 6: 201-202.
- Lieberman, M., Lieberman, D., Peralta, R. y Hartshorn, G.S.** 1995. Canopy closure and the distribution of tropical forest tree species at La Selva, Costa Rica. *Journal of Tropical Ecology*, 11: 161-177.
- López-Olmedo, L.I., E.A. Pérez-García y Meave J.A.** 2006. Estructura y composición florística de las sabanas de la región de Nizanda, Istmo de Tehuantepec (Oaxaca), México. *Acta Botanica Mexicana*, 77: 41-67.
- López-Olmedo, L.I., J.A. Meave y Pérez-García E.A.** 2007. Floristic and structural contrasts between natural savannas and anthropogenic pastures in a tropical dry landscape. *The Rangeland Journal*, 29: 181-190.

- Maass, J.M., Martínez-Yrizar, A., Patiño, C. y Sarukhán, J.** 2002. Distribution and annual net accumulation of above-ground dead phytomass and its influence on throughfall quality in a Mexican tropical deciduous forest ecosystem. *Journal of Tropical Ecology*, 18: 821-834.
- Magurran, A.E.** 2004. *Measuring biological diversity*. Blackwell, Maldan, Massachusetts.
- Martínez-Ramos, M.** 1985. Claros, ciclos vitales de los árboles tropicales, y la regeneración natural de las selvas altas perennifolias. En Gómez-Popma, A., del Amo, S. (eds.), *Investigaciones sobre la regeneración de selvas altas en Veracruz, México, Volumen II*, pp. 191-239, Alhambra, México, D.F.
- Martínez-Ramos, M.** 1994. Regeneración natural y diversidad de especies arbóreas en selvas húmedas. *Boletín de la Sociedad Botánica de México*, 54: 179-224.
- Martínez-Ramos, M., Álvarez-Buylla, E., Sarukhán, J. y Piñero, D.** 1988. Treefall age determination and gap dynamics in a tropical forest. *Journal of Ecology*, 76: 700-716.
- Matteucci, S.D. y Colma, A.** 1982. *Metodología para el estudio de la vegetación*. Organización de los Estados Americanos, Washington, D.C.
- McLaren, K.P. y McDonald, M.A.** 2003. The effects of moisture and shade on seed germination and seedling survival in a tropical dry forest in Jamaica. *Forest Ecology and Management*, 183: 61-75.
- Mena Gallardo, A.** 2009. *Variación del banco de semillas a lo largo de la sucesión secundaria en un bosque tropical caducifolio del sur de México*. Tesis de Licenciatura (Biología), Universidad Nacional Autónoma de México. México, D.F.
- Mueller-Dombois, D. y Ellenberg, H.** 1974. *Aims and methods of vegetation ecology*. John Wiley & Sons, Nueva York, N.Y.
- Murphy P.E. y Lugo A.E.** 1995. Dry forests of Central America and the Caribbean. En: Bullock, S.H., Mooney, H.A., y Medina E. (eds.), *Seasonally dry tropical forests*, pp. 9-34, Cambridge University Press, Cambridge.
- Nicotra, A.B., Babicka, N. y Westoby, M.** 2002. Seedling root anatomy and morphology: an examination of ecological differentiation with rainfall using phylogenetically independent contrasts. *Oecologia*, 130: 136-145.
- Niklas, K.J.** 2002. Wind, size and tree safety. *Journal of Arboriculture*, 3: 84-93.
- Oldeman, R.A.A.** 1978. Architecture and energy exchange of dycotiledoneous trees in the forest. En: Tomlinson, P.B. y Zimmerman, M.H (eds.), *Tropical trees as living systems*, pp. 535-560, Cambridge University Press, Cambridge.
- Oliver, C.D. y Larson, B.C.** 1996. *Forest stand dynamics*. John Wiley & Sons, New York, N.Y.
- Ostertag, R.** 1998. Belowground effects of gaps in tropical wet forests. *Ecology*, 79: 1294-1304.
- Parker, G., Tinoco-Ojanguren, C., Martínez-Yrizar, A. y Maass, M.** 2005. Seasonal balance

and vertical pattern of photosynthetically active radiation within canopies of a tropical dry deciduous forest ecosystem in Mexico. *Journal of Tropical Ecology*, 21: 283-295.

- Paz, H.** 2003. Root/shoot allocation and root architecture in seedlings: variation among forest sites, microhabitats, and ecological groups. *Biotropica*, 35: 318-332.
- Pereira, I.M., Andrade, L.A., Sampaio, E.V.S.B. y Barbosa, M.R.V.** 2003. Use-history effects on structure and flora of Caatinga. *Biotropica*, 35: 1131-1138.
- Pérez-García, E., Meave, J. y Gallardo, C.** 2001. Vegetación y flora de la región de Nizanda, Istmo de Tehuantepec, Oaxaca, México. *Acta Botanica Mexicana*, 56: 19-88.
- Pérez-García, E.A.** 2002. Enclaves de vegetación xerofítica en regiones mésicas: caracterización, análisis de su diversidad florística e importancia en el mantenimiento de floras xerofíticas. Tesis de Maestría (Ecología Básica), Universidad Nacional Autónoma de México, México, D.F.
- Pérez-García, E.A. y Meave J.A.** 2006. Coexistence and divergence of tropical dry forests and savannas in southern México. *Journal of Biogeography*, 33: 438-447.
- Pérez-García, E.A., Sevilha, A.C., Meave, J.A. y Scariot A.** 2009. Floristic differentiation in limestone outcrops of southern Mexico and central Brazil: a beta diversity approach. *Boletín de la Sociedad Botánica de México*, 84: 45-58.
- Pérez-García, E.A., Meave, J.A., Villaseñor, J.L., Gallardo-Cruz, J.A. y Lebrija-Trejos, E.** 2010. Vegetation heterogeneity and life-strategy diversity in the flora of the heterogeneous landscape of Nizanda, Oaxaca, Mexico. *Folia Geobotanica*, 45: 143-161.
- Peterson, C.J. y Pickett, S.T.A.** 1995. Forest reorganization: a case study in an old-growth forest catastrophic blowdown. *Ecology*, 76: 763-774.
- PISCES Conservation Ltd.** 1999. Community Analysis Package. Version for Windows.
- Pickett, S.T.A. y White, P.S.** (eds.). 1985a. *The ecology of disturbance and patch dynamics*. Academic Press, San Diego, California.
- Pickett, S.T.A. y White, P.S.** 1985b. Patch dynamics: a synthesis. En: Pickett, S.T.A. y White, P.S. (eds.), *The ecology of disturbance and patch dynamics*, pp. 371-384, Academic Press, San Diego, California.
- Poorter, L. y Markesteijn, L.** 2008. Seedling traits determine drought tolerance of tropical tree species. *Biotropica*, 40: 321-331.
- Popma, J. y Bongers, F.** 1988. The effect of canopy gaps on growth and morphology of seedlings of rain forest species. *Oecologia*, 75: 625-632.
- Popma, J., Bongers, F., Martínez-Ramos, M. y Veneklaas, E.** 1988. Pioneer species distribution in treefall gaps in Neotropical rain forests: a gap definition and its consequences. *Journal of Tropical Ecology*, 4: 77-88.
- Poulson, T.L. y Platt, W.J.** 1989. Gap light regimes influence canopy tree diversity. *Ecology*,

70: 553-555.

- Putz, F.E., Coley, P.D., Lu, K., Montalvo, A. y Aiello, A.** 1983. Uprooting and snapping of trees: structural determinants and ecological consequences. *Canadian Journal of Forest Research*, 13: 1011-1020.
- Putz, F.E. y Appanah, S.** 1987. Buried seeds, newly dispersed seeds, and the dynamics of a lowland forest in Malaysia. *Biotropica*, 19: 326-333.
- Putz, F.E. y Sharitz, R.R.** 1991. Hurricane damage to old-growth forest in Congaree Swamp National Monument, South Carolina, U.S.A. *Canadian Journal of Forest research*, 21: 1765-1770.
- Rendón-Carmona, H., Martínez-Yrizar, A., Balvanera, P. y Pérez-Salicrup, D.** 2009. Selective cutting of woody species in a Mexican tropical dry forest: incompatibility between use and conservation. *Forest Ecology and Management*, 257: 567-579.
- Richards, P.W.** 1996. *The tropical rain forest. An ecological study*. 2a ed., Cambridge University Press, Cambridge.
- Romero-Centeno, R., Zavala-Hidalgo, J., Gallegos, A. y O'Brien, J.J.** 2003. Isthmus of Tehuantepec wind climatology and ENSO signal. *Journal of Climate*, 16: 2628-2639.
- Romero-Duque, L.P., Jaramillo, V.J. y Pérez-Jiménez, A.** 2007. Structure and diversity of secondary tropical dry forests in Mexico, differing in their prior land-use history. *Forest Ecology and Management*, 253: 38-47.
- Rzedowski, J.** 2006. *Vegetación de México*. 1ra. edición digital, Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad, México, D.F.
- Salmerón, R.** 1984. Germinación de semillas acumuladas en el suelo de una selva húmeda tropical, "Los Tuxtlas" Veracruz, México. Tesis de Licenciatura (Biología), Universidad Nacional Autónoma de México. México, D.F.
- Saynes, V., Hidalgo, C., Etchevers, J.D. y Campo, J.E.** 2005. Soil C and N dynamics in primary and secondary seasonally dry tropical forests in Mexico. *Applied Soil Ecology*, 29: 282-289.
- Segura G. y Snook L.C.** 1992. Stand dynamics and regeneration patterns of a pinyon pine forest in east central Mexico. *Ecology Management*, 47: 175-194.
- Segura, G., Balvanera, P., Durán, E. y Pérez A.** 2003. Tree community structure and stem mortality along a water availability gradient in a Mexican tropical dry forest. *Plant Ecology*, 169: 259-271.
- Schnitzer, S.A. y Carson, W.P.** 2001. Treefall gaps and the maintenance of species diversity in a tropical forest. *Ecology*, 82: 913-919.
- Southwood, T.R.E.** 1978. Ecological methods, with particular reference to the study of insect

populations. Chapman and Hall, Londres.

- Sprugel, D.G.** 1985. Natural disturbance and ecosystem energetics. En: Pickett, S.T.A. y White, P.S. (eds.), *The ecology of disturbance and patch dynamics*, pp. 335-352. Academic Press, San Diego, California.
- StatSoft, Inc.** 1995. STATISTICA for Windows. Versión 7. Tulsa, Oklahoma.
- Strong, D.R.** 1977. Epiphyte loads, treefalls, and perennial forest disruption: a mechanism for maintaining higher tree species richness in the tropics without animals. *Journal of Biogeography*, 4: 215-218.
- Swaine, M.D., Lieberman, D. y Putz, F.E.** 1987. The dynamics of tree populations in tropical forest: a review. *Journal of Tropical Ecology*, 3: 359-366.
- Swaine, M.D., Lieberman, D. y Hall, J.B.** 1990. Structure and dynamics of a tropical forest in Ghana. *Vegetatio*, 88: 31-51.
- Trejo Vázquez, I.** 1999. El clima de la selva baja caducifolia en México. *Boletín de Investigaciones Geográficas*, 39: 40-52.
- Trejo, I. y Dirzo, R.** 2000. Deforestation of seasonally dry tropical forest: a national and local analysis in Mexico. *Biological Conservation*, 94: 133-142.
- Van der Meer, P.J., Bongers, F., Charton, L. y Riera, B.** 1994. Defining canopy gaps in a tropical rain forest: effects on gap size and turnover time. *Acta Oecologica*, 15: 701-714.
- Van der Meer, P.J. y Bongers, F.** 1996. Formation and closure of canopy gaps in the rain forest at Nouragues, French Guyana. *Vegetatio*, 126: 167-179.
- Van der Meer, J., Cerda, I.G.D.L., Perfecto, I., Boucher, D., Ruiz, J. y Kauffmann, A.** 2004. Multiple basins of attraction in a tropical forest: evidence for nonequilibrium community structure. *Ecology*, 85: 575-579.
- Vázquez-Yanes, C.** 1980. Notas sobre la autoecología de los árboles pioneros de rápido crecimiento de la selva tropical lluviosa. *Tropical Ecology*, 21: 103-112.
- Vieira, D.L.M. y Scariot, A.** 2006. Principles of natural regeneration of tropical dry forests for restoration. *Restoration Ecology*, 14: 11-20.
- Walker, L.R. y Chapin, F.S.I.** 1987. Interactions among processes controlling successional change. *Oikos*, 50: 131-135.
- West, D.C., Shugart, H.H. y Botkin, D.B.** (eds.). 1981. *Forest succession: concepts and application*. Springer-Verlag, Berlín y Nueva York, N.Y.
- Whigham, D.F., Dickinson, M.B. y Brokaw, N.V.L.** 1999. Background canopy gap and catastrophic wind disturbances in tropical forests. En: Walker, L.R. (ed.), *Ecosystems of disturbed ground*, pp. 223-252, Elsevier Science, Amsterdam.
- Whittaker, R.H.** 1960. Vegetation of the Siskiyou Mountains, Oregon and California. *Ecological Monographs*, 30: 279-338.

- Whittaker, R.H.** 1972. Evolution and measurement of species diversity. *Taxon*, 21: 213-251.
- White, P.S.** 1979. Pattern, process and natural disturbance in vegetation. *Botanical Review*, 45: 230-281.
- White, P.S. y Pickett, S.T.A.** 1985. Natural disturbance and patch dynamics: an introduction. En: Pickett, S.T.A. y White, P.S. (eds.), *The ecology of disturbance and patch dynamics*, pp. 3-9, Academic Press, San Diego, California.
- Whitmore, T.C.** 1975. *Tropical Forests of the far east*. Oxford University Press, Oxford.
- Whitmore, T.C.** 1978. Gaps in the forest canopy. En: Tomlinson, P.B. y Zimmerman, M.H. (eds.), *Tropical trees as living systems*, pp. 639-655, Cambridge University Press, Cambridge.
- Yavitt, J.B., Battles, J.J., Lang, G.E. y Knight D.H.** 1995. The canopy gap regime in secondary Neotropical forest in Panama. *Journal of Tropical Ecology*, 11: 391-402.
- Young, T.P. y Hubell, S.P.** 1991. Crown asymmetry, treefalls, and repeated disturbance of broad-leaved forest gaps. *Ecology*, 72: 1464-1471.
- Zar, J.H.** 1999. *Biostatistical analysis*. Prentice-Hall. Upper Saddle River, N.J.

APÉNDICE

Listado florístico de las 176 morfoespecies registradas en 50 claros (600 m²) de bosque tropical caducifolio en la región de Nizanda, Oaxaca (formas de crecimiento: Ar = Árbol, Arb=Arbusto, H = hierba, Gr = gramínea, Ro = Roseta, Tr = Trepadora).

Familias y especies	Forma de crecimiento						
	Ar	Arb	H	Gr	Ce	Ro	Tr
Acanthaceae							
<i>Aphelandra scabra</i> (Vahl) Sm.		*					
<i>Aphelandra schiedeana</i> Schltl. et Cham.		*					
<i>Holographis leticiana</i> T.F.Daniel		*					
<i>Justicia candicans</i> (Nees) L.D.Benson		*					
<i>Justicia caudata</i> A.Gray			*				
<i>Ruellia inundata</i> Kunth			*				
<i>Ruellia pringlei</i> Fernald			*				
<i>Siphonoglossa sessilis</i> (Jacq.) D.Gibson			*				
<i>Acanthaceae sp. 01</i>							
<i>Acanthaceae sp. 02</i>							
<i>Acanthaceae sp. 03</i>							
<i>Jacobinia mollis</i>							
Agavaceae							
<i>Agave angustifolia</i> Haw.						*	
Amaranthaceae							
<i>Amaranthaceae sp. 01</i>							
<i>Amaranthaceae sp. 02</i>							
<i>Amaranthaceae sp. 03</i>							
<i>Amaranthaceae sp. 04</i>							
Anacardiaceae							
<i>Astronium graveolens</i> Jacq.		*					
<i>Spondias purpurea</i> L.		*					
Annonaceae							
<i>Annona squamosa</i> L.		*					
<i>Mossanona depressa</i> (Baill.) Chatrou		*					
Apocynaceae							
<i>Plumeria rubra</i> L. f. <i>acutifolia</i> (Poir.) Woodson		*					
<i>Stemmadenia eubracteata</i> Woodson		*					
<i>Stemmadenia obovata</i> (Hook. Et Arn.) K.Schum.		*					

Familias y especies	Forma de crecimiento						
	Ar	Arb	H	Gr	Ce	Ro	Tr
<i>Theuetia plumeriaefolia</i>							
Araceae							
<i>Philodendron hederaceum</i> (Jacq.) Schott							*
Asclepiadaceae							
<i>Marsdenia coulteri</i> Hemsl.							*
<i>Marsdenia mexicana</i> Decne.							*
Asteraceae							
<i>Chromolaena collina</i> (DC.) R.M.King et H.Rob.							*
<i>Chromolaena odorata</i> (L.) R.M.King et H.Rob.							*
<i>Koanophyllon solidaginoides</i> (Kunth) R.M.King et H.Rob.					*		
<i>Lasianthaea fruticosa</i> (L.) K.M.Becker var. <i>fruticosa</i>		*					
<i>Montanoa tomentosa</i> Cerv. subsp. <i>microcephala</i> (Sch.Bip.) V.A.Funk					*		
<i>Perymenium grande</i> Hemsl. var. <i>nelsonii</i> (B.L.Rob. et Greenm.) J.J.Fay		*					
<i>Sinclairia andrieuxii</i> (DC.) H.Rob. et Brettell					*		
<i>Verbesina oaxacana</i> DC.		*					
<i>Wedelia acapulcensis</i> Kunth var. <i>tehuantepecana</i> (B.L.Turner) Strother					*		
<i>Asteraceae sp. 01</i>							
<i>Asteraceae sp. 02</i>							
<i>Asteraceae sp. 03</i>							
<i>Asteraceae sp. 04</i>							
Bignoniaceae							
<i>Adenocalymma inundatum</i> C.Mart. ex DC.							*
<i>Amphilophium paniculatum</i> (L.) Kunth							*
<i>Arrabidaea floribunda</i> (Kunth) Loes.							*
<i>Arrabidaea patellifera</i> (Schltdl.) Sandw.							*
<i>Tabebuia heterophylla</i> (DC.) Britton		*					
<i>Tabebuia impetiginosa</i> (Mart. ex DC.) Standl.		*					
<i>Tecoma stans</i> (L.) Kunth					*		
Boraginaceae							
<i>Cordia dentata</i> Poir.		*					
<i>Boraginaceae sp. 01</i>							
<i>Boraginaceae sp. 02</i>							
Bromeliaceae							
<i>Hechtia caudata</i> L.B.Sm.							*

Familias y especies	Forma de crecimiento						
	Ar	Arb	H	Gr	Ce	Ro	Tr
Burseraceae							
<i>Bursera ovalifolia</i> (Schltdl.) Engl.	*						
<i>Bursera simaruba</i> (L.) Sarg.	*						
Cactaceae							
<i>Neobuxbaumia scoparia</i> (Poselg.) Backeb.	*						
<i>Pachycereus pecten-aboriginum</i> (A.Berger) Britton et Rose	*						
Caesalpiniaceae							
<i>Senna fruticosa</i> (Mill.) H.S.Irwin et Barneby	*						
<i>Caesalpinia platyloba</i> S.Watson	*						
<i>Senna holwayana</i> (Rose) H.S.Irwin et Barneby		*					
Capparaceae							
<i>Capparis baducca</i> L.	*						
<i>Capparis incana</i> Kunth	*						
<i>Capparis verrucosa</i> Jacq.	*						
<i>Forchhammeria pallida</i> Liebm.	*						
<i>Capparaceae sp. 01</i>							
Caricaceae							
<i>Jacaratia mexicana</i> A.DC.	*						
Celastraceae							
<i>Wimmeria confusa</i> Hemsl.	*						
Combretaceae							
<i>Bucida macrostachya</i> Standl.	*						
Commelinaceae							
<i>Callisia multiflora</i> (M.Martens et Galeotti) Standl.					*		
<i>Commelina rufipes</i> Seub. var. <i>glabrata</i> (D.R.Hunt.) Faden et D.R.Hunt			*				
<i>Tradescantia andrieuxii</i> C.B.Clarke			*				
Convolvulaceae							
<i>Ipomoea nil</i> (L.) Roth							*
<i>Ipomoea populina</i> House							*
<i>Ipomoea suaveolens</i> (M. Martens et Galeotti) Hemsl.							*
<i>Jacquemontia mexicana</i> (Loes.) Standl. et Steyerm.							*
<i>Convolvulaceae sp. 02</i>							
Erythroxylaceae							
<i>Erythroxylum havanense</i> Jacq		*					

Familias y especies	Forma de crecimiento						
	Ar	Arb	H	Gr	Ce	Ro	Tr
Euphorbiaceae							
<i>Acalypha ostryifolia</i> Riddell			*				
<i>Acalypha pseudalopecuroides</i> Pax et K.Hoffm.			*				
<i>Acalypha villosa</i> Jacq.		*					
<i>Cnidoscolus aconitifolius</i> (Mill.) I.M.Johnst.		*					
<i>Cnidoscolus megacanthus</i> Breckon	*						
<i>Croton fragilis</i> Kunth		*					
<i>Croton niveus</i> Jacq.		*					
<i>Croton pseudoniveus</i> Lundell		*					
<i>Euphorbia schlechtendalii</i> Boiss.		*					
<i>Euphorbia segoviensis</i> (Klotzsch et Garcke) Boiss.	*						
<i>Hippomane mancinella</i> L.	*						
<i>Jatropha alamanii</i> Müll.Arg.	*						
<i>Manihot oaxacana</i> D.J. Rogers et Appan	*						
<i>Pedilanthus tithymaloides</i> (L.) Poit. subsp. <i>tithymaloides</i>		*					
<i>Sapium glandulosum</i> (L.) Morong	*						
<i>Sapium macrocarpum</i> Müll.Arg.	*						
Euphorbiaceae sp. 01							
Euphorbiaceae sp. 02							
Euphorbiaceae sp. 01							
Euphorbiaceae sp. 03							
Euphorbiaceae sp. 04							
Euphorbiaceae sp. 05							
Euphorbiaceae sp. 06							
Fabaceae							
<i>Aeschynomene compacta</i> Rose		*					
<i>Apoplanesia paniculata</i> C.Presl	*						
<i>Coursetia oaxacensis</i> M.Sousa et Rudd	*						
<i>Erythrina lanata</i> Rose	*						
<i>Lonchocarpus emarginatus</i> Pittier	*						
<i>Lonchocarpus lineatus</i> Pittier	*						
<i>Lonchocarpus longipedicellatus</i> Pittier	*						
<i>Lonchocarpus torresorum</i> M.Sousa (sp. nov. ined.)	*						
Flacourtiaceae							
<i>Casearia nitida</i> (L.) Jacq.	*						

Familias y especies	Forma de crecimiento						
	Ar	Arb	H	Gr	Ce	Ro	Tr
Hernandiaceae							
<i>Gyrocarpus mocinoi</i> Espejo	*						
Iridaceae							
<i>Neomarica variegata</i> (M.Martens et Galeotti) Henrich et Goldblatt			*				
Malpighiaceae							
<i>Bunchosia strigosa</i> Schldl.	*						
<i>Hiraea reclinata</i> Jacq.							*
<i>Lasiocarpus salicifolius</i> Liebm.		*					
<i>Malpighia emarginata</i> Sessé et Moc.		*					
<i>Malpighia glabra</i> L.		*					
<i>Malpighia mexicana</i> A.Juss.	*						
<i>Mascagnia diphlophylla</i> (Small) Bullock		*					
<i>Malpighiaceae sp 01</i>							
<i>Malpighiaceae sp 02</i>							
<i>Malpighiaceae sp 03</i>							
Malvaceae							
<i>Abutilon haenkeanum</i> C.Presl	*						
<i>Bakeridesia integerrima</i> (Hook.f.) D.M.Bates	*						
<i>Hibiscus phoeniceus</i> Jacq.		*					
<i>Malvaviscus arboreus</i> Cav.		*					
<i>Pavonia paniculata</i> Cav.			*				
<i>Malvaceae sp. 01</i>							
<i>Malvaceae sp. 02</i>							
<i>Malvaceae sp. 03</i>							
<i>Malvaceae sp. 04</i>							
<i>Malvaceae sp. 05</i>							
<i>Malvaceae sp. 06</i>							
Marantaceae							
<i>Maranta arundinacea</i> L.			*				
Mimosaceae							
<i>Acacia picachensis</i> Brandege	*						
<i>Albizia guachapele</i> (Kunth) Dugand	*						
<i>Leucaena lanceolata</i> S.Watson	*						
<i>Lysiloma divaricatum</i> (Jacq.) J.F.Macbr.	*						
<i>Lysiloma microphyllum</i> Benth.	*						
<i>Zapoteca formosa</i> (Kunth) H.M.Hern. subsp. <i>rosei</i> (Wiggins) H.M.Hern.		*					
<i>Zapoteca tehuana</i> H.M. Hern.		*					

Familias y especies	Forma de crecimiento						
	Ar	Arb	H	Gr	Ce	Ro	Tr
Moraceae							
<i>Dorstenia contrajerva</i> L.			*				
Myrtaceae							
<i>Eugenia</i> aff. <i>salamensis</i> Donn.Sm.	*						
<i>Psidium salutare</i> (Kunth) O.Berg		*					
Nyctaginaceae							
<i>Grajalesia fasciculata</i> (Standl.) Miranda							*
<i>Mirabilis</i> sect. <i>Oxybaphoides</i> A. Gray Sp.			*				
Oxalidaceae							
<i>Oxalis neaei</i> DC.			*				
Phytolaccaceae							
<i>Rivina humilis</i> L.			*				
Piperaceae							
<i>Piper auritum</i> Kunth		*					
Poaceae							
<i>Panicum trichoides</i> Sw.				*			
Portulacaceae							
<i>Portulaca pilosa</i> L.			*				
Rhamnaceae							
<i>Gouania lupuloides</i> (L.) Urb.							*
<i>Krugiodendron ferreum</i> (Vahl) Urb.	*						
Rubiaceae							
<i>Guettarda macrosperma</i> Donn.Sm.	*						
<i>Hintonia latiflora</i> (Sessé et Moc. ex DC.) Bullock	*						
<i>Psychotria horizontalis</i> Sw.	*						
<i>Randia thurberi</i> S.Watson		*					
<i>Rubiaceae</i> sp. 01							
Rutaceae							
<i>Amyris sylvatica</i> Jacq.	*						
<i>Esenbeckia collina</i> Brandege	*						
<i>Pilocarpus racemosus</i> Vahl var. <i>racemosus</i>	*						
Sapindaceae							
<i>Paullinia cururu</i> L.							*
<i>Serjania grosii</i> Schlttdl.							*
<i>Thouinia acuminata</i> S.Watson	*						
<i>Thouinia villosa</i> DC.	*						

Familias y especies	Forma de crecimiento						
	Ar	Arb	H	Gr	Ce	Ro	Tr
Sapotaceae							
<i>Sideroxylon obtusifolium</i> (Roem. et Schult.) T.D.Penn. subsp. <i>buxifolium</i> (Roem. et Schult.) T.D.Penn.	*						
<i>Sideroxylon stenospermum</i> (Standl.) T.D.Penn.	*						
Simaroubaceae							
<i>Recchia connaroides</i> (Loes. et Soler) Standl.	*						
Solanaceae							
<i>Capsicum annuum</i> L. var. <i>glabriusculum</i> (Dunal) Heiser et Pickersgill		*					
<i>Solandra nizamensis</i> Matuda							*
<i>Solanum americanum</i> Mill.			*				
<i>Solanum glaucescens</i> Zucc.							*
<i>Solanum hazenii</i> Britton	*						
<i>Solanaceae sp. 01</i>							
<i>Solanaceae sp. 02</i>							
<i>Solanaceae sp. 03</i>							
Theophrastaceae							
<i>Jacquinia macrocarpa</i> Cav.		*					
Tiliaceae							
<i>Heliocarpus pallidus</i> Rose	*						
<i>Tilliaceae sp. 01</i>							
<i>Tilliaceae sp. 02</i>							
Ulmaceae							
<i>Celtis iguanaea</i> (Jacq.) Sarg.							*
Urticaceae							
<i>Pouzolzia nivea</i> S.Watson		*					
<i>Urticaeae sp. 01</i>							
Verbenaceae							
<i>Priva lappulacea</i> (L.) Pers.			*				
Zygophyllaceae							
<i>Guaiacum coulteri</i> A.Gray	*						