



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO
POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS
FACULTAD DE CIENCIAS
ECOLOGÍA

**RESILIENCIA DEL BOSQUE TROPICAL CADUCIFOLIO:
UN ANÁLISIS DESDE LA PERSPECTIVA DE LOS PROCESOS ANTAGÓNICOS**

TESIS

QUE PARA OPTAR POR EL GRADO DE:
MAESTRO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS

PRESENTA:

BIÓL. RODRIGO MUÑOZ AVILES

TUTOR PRINCIPAL DE TESIS: DR. JORGE ARTURO MEAVE DEL CASTILLO
FACULTAD DE CIENCIAS, UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO

COMITÉ TUTOR: DR. ERNESTO VICENTE VEGA PEÑA
INSTITUTO DE INVESTIGACIONES EN ECOSISTEMAS Y SUSTENTABILIDAD
DR. JUAN MANUEL DUPUY RADA
UNIDAD DE RECURSOS NATURALES, CENTRO DE INVESTIGACIÓN CIENTÍFICA DE YUCATÁN

MÉXICO, CD. MX.

JUNIO, 2018



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.



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO
POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS
FACULTAD DE CIENCIAS
ECOLOGÍA

**RESILIENCIA DEL BOSQUE TROPICAL CADUCIFOLIO:
UN ANÁLISIS DESDE LA PERSPECTIVA DE LOS PROCESOS ANTAGÓNICOS**

TESIS

QUE PARA OPTAR POR EL GRADO DE:
MAESTRO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS

PRESENTA:

BIÓL. RODRIGO MUÑOZ AVILES

TUTOR PRINCIPAL DE TESIS: DR. JORGE ARTURO MEAVE DEL CASTILLO
FACULTAD DE CIENCIAS, UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO

COMITÉ TUTOR: DR. ERNESTO VICENTE VEGA PEÑA
INSTITUTO DE INVESTIGACIONES EN ECOSISTEMAS Y SUSTENTABILIDAD
DR. JUAN MANUEL DUPUY RADA
UNIDAD DE RECURSOS NATURALES, CENTRO DE INVESTIGACIÓN CIENTÍFICA DE YUCATÁN

MÉXICO, CD. MX.

JUNIO, 2018



OFICIO FCIE/DAIP/488/2018

ASUNTO: Oficio de Jurado

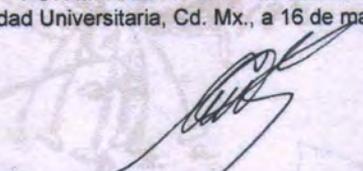
Lic. Ivonne Ramírez Wence
Directora General de Administración Escolar, UNAM
Presente

Me permito informar a usted que en la reunión ordinaria del Comité Académico del Posgrado en Ciencias Biológicas, celebrada el día 26 de febrero de 2018 se aprobó el siguiente jurado para el examen de grado de MAESTRO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS en el campo de conocimiento de Ecología del (la) alumno(a) MUÑOZ AVILÉS RODRIGO con número de cuenta 411002628 con la tesis titulada "Resiliencia del bosque tropical caducifolio: un análisis desde la perspectiva de los procesos antagónicos", realizada bajo la dirección del (la) DR. JORGE ARTURO MEAVE DEL CASTILLO:

Presidente: DR. FRANCISCO MORA ARDILA
Vocal: DR. EDGAR JAVIER GONZÁLEZ LICEAGA
Secretario: DR. ERNESTO VICENTE VEGA PEÑA
Suplente: DRA. JENNIFER SARAH POWERS
Suplente: DR. JUAN MANUEL DUPUY RADA

Sin otro particular, me es grato enviarle un cordial saludo.

ATENTAMENTE
"POR MI RAZA HABLARA EL ESPÍRITU"
Ciudad Universitaria, Cd. Mx., a 16 de mayo de 2018


DR. ADOLFO GERARDO NAVARRO SIGÜENZA
COORDINADOR DEL PROGRAMA



AGNS/MMVA/ASR/grf*

Agradecimientos institucionales

Al Posgrado en Ciencias Biológicas, Universidad Nacional Autónoma de México, por darme la oportunidad de formarme como Maestro en Ciencias.

Al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología por la beca que me otorgó y me permitió llevar a cabo mis estudios de maestría (CVU 742180).

Al Programa de Apoyos a los Estudios de Posgrado (Universidad Nacional Autónoma de México), al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología y al Forest Ecology and Forest Management group (WUR) por el apoyo económico que me otorgaron para realizar mi estancia académica en Wageningen University & Research, Países Bajos.

Además, esta investigación también fue realizada gracias al Programa de Apoyo a Proyectos de Investigación e Innovación Tecnológica (PAPIIT) de la UNAM IN218416 (Dinámica de un bosque tropical caducifolio del sur de México: análisis desde la perspectiva de los procesos antagónicos). Agradezco a la DGAPA-UNAM por la beca recibida, por financiar mi trabajo de campo y por proveer el equipo necesario para su realización.

Al Dr. Jorge Arturo Meave del Castillo por dirigir tan dignamente este proyecto de investigación. Asimismo, al Dr. Ernesto Vicente Vega Peña y al Dr. Juan Manuel Dupuy Rada, miembros del Comité Tutor, por sus comentarios y sugerencias que ayudaron a mejorar este trabajo de tesis.

A los miembros del jurado evaluador de este proyecto, el Dr. Francisco Mora Ardila, el Dr. Edgar J. González y la Dra. Jennifer S. Powers, por revisar con detenimiento este documento y hacer comentarios sumamente útiles para su mejora.

Al Dr. Frans Bongers y a la Dra. Danaë Rozeendal por supervisar mi trabajo de investigación durante mi estancia en el Forest Ecology and Forest Management group de Wageningen University & Research.

Al Biól. Marco Antonio Romero Romero, Técnico Académico del grupo de Ecología y Diversidad Vegetal de la Facultad de Ciencias, por el apoyo logístico y académico proporcionado en este proyecto de investigación.

La vida es de peaje y experimental



| ÍNDICE

RESUMEN | ABSTRACT

1	INTRODUCCIÓN	1
	Presentación del estudio	2
	Resiliencia y estabilidad	3
	La dinámica comunitaria desde la perspectiva de los procesos antagónicos	8
	Planteamiento del estudio	14
2	MÉTODOS	16
	Sitio de estudio	18
	Muestreo de la vegetación	19
	Análisis de datos	22
3	RESULTADOS	26
	Estabilidad en la dinámica del bosque maduro	28
	Dinámica de las variables de estado comunitarias	29
	Dinámica de los procesos antagónicos	31
	Resolución temporal para el análisis de la resiliencia	32



4	DISCUSIÓN	36
	Estabilidad en la dinámica del bosque maduro	38
	Dinámica de las variables de estado comunitarias	40
	Dinámica de los procesos antagónicos	43
	Resolución temporal para el análisis de la resiliencia	45
5	CONCLUSIÓN	48
	REFERENCIAS	52
	ANEXOS	58

| RESUMEN

La resiliencia es una propiedad fundamental de los bosques tropicales para la preservación de sus atributos y los servicios ecosistémicos que brindan. Sin embargo, el papel de los procesos demográficos antagónicos que subyacen a la dinámica de sus variables de estado ha sido poco estudiado. En este estudio se evaluó el efecto de dichos procesos antagónicos sobre el área basal, la densidad de árboles y la riqueza de especies para determinar en qué medida la regulación comunitaria de estos procesos es responsable de la resiliencia de un bosque tropical caducifolio del sur de México. El análisis se basó en la información recopilada durante el periodo 2003–2016 para 31 parcelas de vegetación madura y en recuperación. Los resultados mostraron que la dinámica de los atributos del bosque maduro es relativamente estable en el tiempo, y que la relación entre el cambio en las variables de estado y su propio valor en un momento dado es negativa, lo que sugiere una fuerte regulación comunitaria de los procesos antagónicos. La riqueza fue la variable que mostró mayor regulación a nivel comunitario. Por el contrario, para el área basal sólo los procesos de ganancia (reclutamiento + crecimiento) estuvieron bien regulados, mientras que para la densidad el único proceso bien regulado fue la mortalidad. Dado el comportamiento resiliente observado para todas las variables, estos hallazgos sugieren que sólo es necesario que uno de los procesos antagónicos involucrado en cada variable de estado esté regulado por la comunidad para que ésta sea resiliente. Además, permiten concluir que los procesos aleatorios son tan relevantes como los procesos autorregulados en la dinámica del bosque tropical caducifolio.

ABSTRACT |

Resilience is an essential property of tropical forest, which stands for the preservation of its attributes and the ecosystem services they provide. Nonetheless, the role of the underlying antagonistic demographic processes of its state variable's dynamics has been poorly understood. In this study we evaluated the effect of antagonistic processes on basal area, tree density, and species richness to assess how community-level regulation of these processes drives resilience in a tropical dry forest. We tracked the dynamics of 31 secondary and old-growth forest plots from 2003 to 2016. Results showed that old-growth forest dynamics is relatively stable over time, and that the relationship between the change in state variables and its own value on a given moment is negative, which suggests a strong community-level regulation of antagonistic processes. Richness showed a strong regulation of its two antagonistic processes, while basal area and density only had one well-regulated process (gain processes for basal area, and mortality for density). Given the resilient behavior observed for all the state variables, these findings suggest that the regulation of only one antagonistic process per state variable is necessary to keep community resilience. Furthermore, the results allow us to conclude that random processes are as important as community-regulated processes in the dynamics of tropical dry forests.



1 | INTRODUCCIÓN



1.1 Presentación del estudio

Los bosques tropicales del mundo almacenan más de 1014 Mg de carbono (Bonan, 2008) y albergan 96 % de las especies de árboles conocidas (Fine et al., 2008). El mantenimiento de estos atributos en los bosques tropicales es fundamental para el correcto funcionamiento de los ciclos biogeoquímicos y los sistemas climáticos, la provisión de servicios ecosistémicos y la conservación de la biodiversidad (Balvanera et al., 2006; Gamfeldt et al., 2013). Aunque se sabe que en el pasado los sistemas tropicales sufrieron alteraciones drásticas debido a cambios climáticos de gran escala, aún no es posible comprender con suficiente detalle la velocidad con la que se dan estas variaciones en sus propiedades y, principalmente, sus causas exactas (Purves y Pacala, 2008; Wu et al., 2011). Esto es particularmente difícil de responder en escalas de tiempo cortas o medianas debido a que no conocemos con suficiente precisión la tolerancia de la vegetación a cambios en las condiciones ambientales y disturbios, es decir, desconocemos cuán resiliente es la vegetación tropical (Scheffer et al., 2001; Walker et al., 2003).

La resiliencia es la propiedad de un sistema a través de la cual éste preserva sus propiedades y funcionamiento a lo largo del tiempo (Holling, 1979; Walker et al. 2003; Willis et al., 2018). Aun reconociendo que esta conceptualización de la resiliencia es un tanto simplista, es importante porque, cuando es aplicada a la vegetación, engloba tanto los procesos ecológicos que ocurren en los bosques maduros como en los que están en regeneración. Dicha conceptualización también es relevante debido a que reconoce los dos componentes fundamentales de la resiliencia: la recuperación y la resistencia a los disturbios (Holling, 1979, 1996; Walker et al., 2003). Sin embargo, la mayoría de los estudios sobre resiliencia se han enfocado en la recuperación de los bosques después de grandes disturbios, utilizando al tiempo desde el cese del disturbio como la variable que explica los cambios en el estado de los bosques (Pickett y Cadenasso, 2006). Para romper esta tendencia y así obtener una aproximación más integral en el estudio de la resiliencia, se pueden disgregar los procesos asociados con la resiliencia, relacionándolos con el estado actual de la comunidad (Norden et al., 2015; Rozendaal et al., 2017; van der Sande et al., 2017). Además, este enfoque posibilitaría el estudio de la dinámica de bosques en cualquier régimen de disturbio de manera simultánea y visualizando la transición entre bosques en regeneración y comunidades maduras como un continuo ecológico (Norden et al., 2015; pero ver la conceptualización de bosque de Putz y Romero, 2014). En esta investigación se explora este enfoque, utilizando información sobre la dinámica de vegetación madura y en regeneración de un bosque tropical caducifolio en México.

1.2 Resiliencia y estabilidad

Estabilidad en la dinámica de la vegetación

Las comunidades vegetales, como cualquier sistema ecológico, son entidades que presentan variaciones temporales de diferente magnitud e importancia en sus características (i.e., son entidades dinámicas; Pickett y Cadenasso, 2006; Pretzsch, 2009). Estas variaciones tienen diversos orígenes, pero su motor fundamental radica en los ciclos de vida de los individuos que las componen, ya que a medida que las plantas se transforman de manera individual, transforman necesariamente la dinámica comunitaria (Harper, 1977).

Si bien las comunidades vegetales son entidades dinámicas, sus cambios suelen estar acotados a variaciones menores en sus atributos (Mueller-Dombois y Ellenberg, 1974; Phillips et al., 1994, Sheil y Phillips, 1995). Es notable que la estabilidad en las propiedades comunitarias se manifiesta incluso cuando éstas son sometidas a ciertos disturbios, ya que en la mayoría de los casos tienden a regresar a un estado parecido al que poseían antes de dichos eventos (Pickett y Cadenasso, 2006, Chazdon, 2014). La propiedad de las comunidades vegetales que integra todos estos aspectos es conocida como resiliencia, y se define como la capacidad de un sistema de absorber o resistir disturbios y de reorganizarse para mantener esencialmente igual su función, estructura e identidad a lo largo del tiempo (Holling, 1973; Holling et al., 1996; Walker et al., 2003; Hodgson et al., 2015).

Para estudiar la resiliencia es necesario en primer lugar definir el estado en el que se encuentra el sistema de estudio, para después analizar los cambios que éste sufre en respuesta a un disturbio. Sin embargo, esto no es tarea fácil ya que el estado de una comunidad es un concepto abstracto que hace referencia a todas las propiedades estructurales y funcionales que posee una comunidad, lo que hace de éste un concepto prácticamente incuantificable. Por esta razón, para el estudio de la resiliencia de las comunidades en un contexto real, sólo se consideran variables muy relevantes para la dinámica de las comunidades, como por ejemplo la biomasa, la densidad de individuos o el número de especies presentes, todas ellas relacionadas directamente con funciones y características clave de las comunidades (e.g., Holling, 1996; Poorter et al., 2016; van der Sande et al., 2017). La biomasa, por ejemplo, es un indicador de la cantidad de carbono almacenado en las plantas, es decir, en el nivel trófico más básico (Begon et al., 2006). A su vez, la densidad se relaciona con interacciones poblacionales (Callaway y Walker, 1997) y la distribución de la biomasa en el espacio (Stankova y Diéguez-Aranda, 2017). Finalmente, el número de especies es un indicador de las diferentes estrategias presentes en la comunidad para el aprovechamiento de recursos (Peterson et al., 1998).

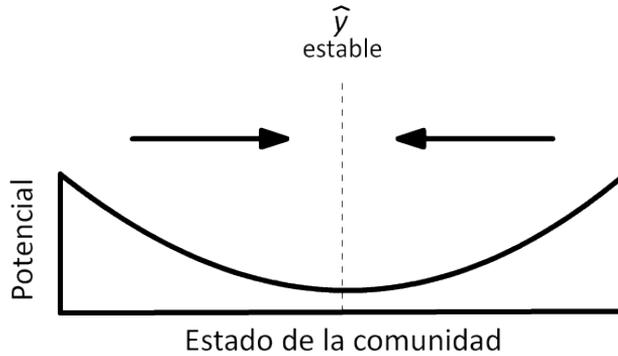


Figura 1. Paisaje de estabilidad. El eje horizontal representa el estado de una comunidad y el eje vertical su potencial de cambio. La comunidad, en ausencia de alteraciones externas, se desplaza de zonas de mayor potencial de cambio a las de menor potencial. Debido a que el fondo de la cuenca de atracción es el punto con menor potencial de cambio, una vez que la comunidad se desplaza hasta él, alcanza su punto de equilibrio estable y ya no cambia en el tiempo. Adaptado de Holling et al., 1973.

La resiliencia se ha conceptualizado de manera gráfica como un espacio donde el eje horizontal representa el estado de la comunidad, y el eje vertical representa el potencial de cambio de una comunidad (Figura 1). En este espacio, la resiliencia del sistema se ilustra como una línea curva con valles y crestas, mientras que la comunidad se representa como una esfera que se desplaza por la línea de la resiliencia (Holling, 1973; Holling et al., 1996). Esta representación gráfica se conoce como paisaje de estabilidad debido a que los valles presentes en la línea que describe la resiliencia son estados estables del sistema, y representan cuencas de atracción hacia donde tiende el estado comunitario en ausencia de disturbios.

Los paisajes de estabilidad representan al estado de la comunidad como una variable de una sola dimensión. Dado que el estado de una comunidad puede ser descrito a través de múltiples variables, éste también puede ser interpretado como una variable n-dimensional. En un paisaje de estabilidad, dicha situación se puede representar graficando el potencial de cambio como la variable de respuesta y las variables de estado como las explicativas; éstas últimas son las variables que se pueden cuantificar directamente y que definen el estado de la comunidad en un momento particular. En la Figura 2 se ilustra el paisaje de estabilidad para una comunidad cuyo estado se ha definido a través de dos variables de estado (biomasa y riqueza de especies). En ausencia de disturbio, la comunidad tendería a desplazarse de las zonas de mayor potencial de cambio a las de menor potencial. En este caso específico, la comunidad se desplaza en el área basal y en la riqueza de forma simultánea hasta alcanzar el fondo de cualquier cuenca de atracción (Walker et al., 2003).

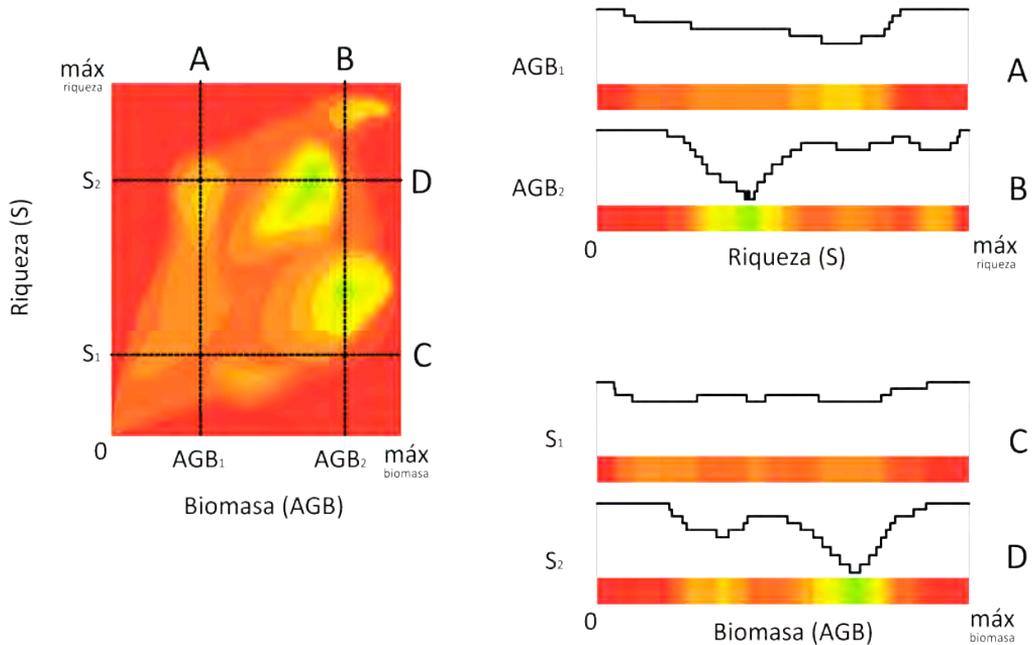


Figura 2. Representación multidimensional del estado de una comunidad. En el panel de la izquierda, el estado de la comunidad se representa por combinaciones de la biomasa (eje horizontal) y la riqueza de especies (eje vertical), como una simplificación del espacio n -dimensional que constituye el estado real de una comunidad. Los colores cercanos al rojo representan estados de mayor potencial de cambio, y los cercanos al verde, los de menor potencial de cambio. En los perfiles del lado derecho se aprecian cuatro escenarios diferentes de la resiliencia de la misma comunidad, similares a los paisajes clásicos de estabilidad (Holling, 1979). En (A) y en (B) se ilustran dos paisajes de estabilidad de la riqueza de especies en condiciones específicas de biomasa (poca biomasa en A [AGB₁] y alta biomasa en B [AGB₂]), correspondientes a las líneas de intersección A y B en el panel izquierdo. En (C) y (D) se ilustran dos paisajes de estabilidad para la biomasa en condiciones específicas de riqueza (riqueza baja en D y riqueza alta en C). Una comunidad teórica en este paisaje bidimensional de estabilidad podría desplazarse libremente a través de este espacio, pero tendría a moverse de zonas de alto potencial de cambio a zonas de bajo potencial de cambio. Adaptado de Walker et al., 2003.

Cuencas de atracción y equilibrio

En un paisaje de estabilidad, el fondo de una cuenca de atracción representa un estado donde la tasa de cambio más probable de dicho estado es cero. Dado que en estos paisajes el eje horizontal representa el estado de la comunidad y el vertical el potencial de cambio, el signo de la pendiente en el paisaje de estabilidad representa el inverso de la tendencia de la dinámica comunitaria (Figura 3). Dicho en otras palabras, si la línea que representa a la resiliencia tiene pendiente negativa, como en la Figura 3A, entonces la comunidad se desplaza

hacia valores mayores del estado comunitario; por el contrario, si la pendiente es positiva, entonces la comunidad se desplaza hacia valores menores del estado comunitario y, por este motivo, la relación entre la dinámica del estado de la comunidad y la pendiente del paisaje de estabilidad es inversa. Si el punto donde se encuentra la comunidad tiene pendiente cero, entonces el cambio potencial es nulo porque la comunidad está en un estado de equilibrio. Dependiendo de si el estado de equilibrio se produce en un valle o en una cresta del paisaje, entonces

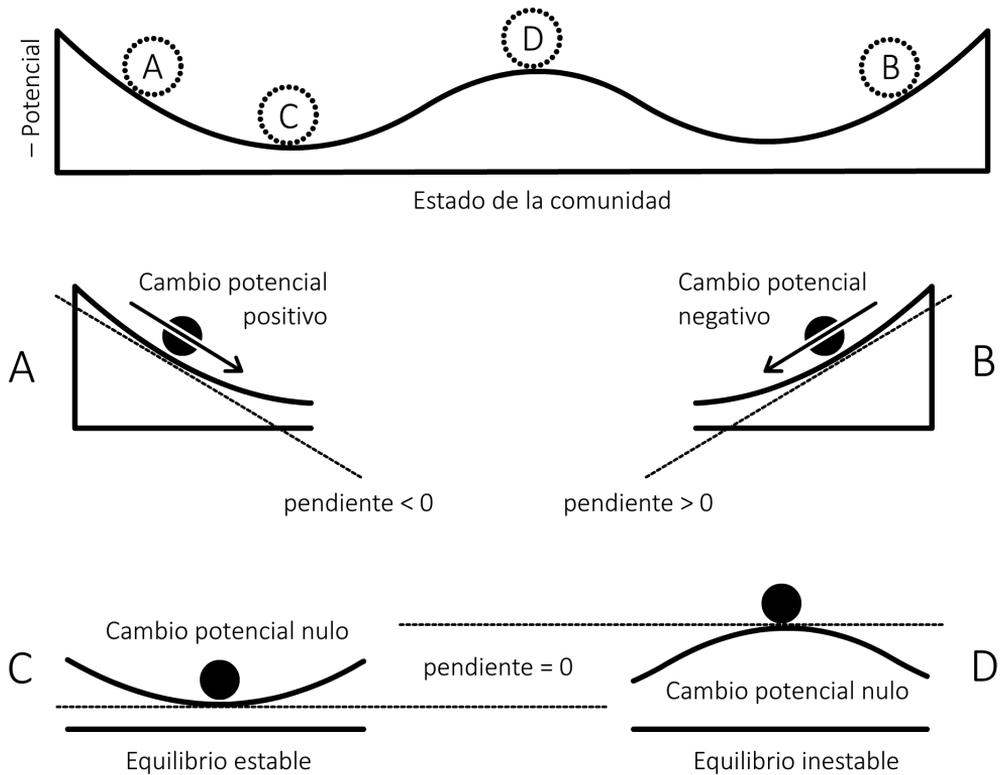


Figura 3. Representación gráfica de la resiliencia y las tendencias de la dinámica comunitaria. En todos los paneles, el eje horizontal representa el estado de la comunidad, mientras que el eje vertical representa el potencial de cambio. El panel superior muestra la posición en el paisaje de estabilidad de las situaciones ilustradas en los paneles inferiores (A-D). (A) La comunidad cambia positivamente en el eje horizontal cuando la pendiente de la curva donde se encuentra la comunidad es negativa. (B) La comunidad cambia negativamente en el eje horizontal cuando la pendiente es positiva. (C) El estado de la comunidad no cambia cuando la pendiente de la curva es nula, y en este caso la comunidad se encuentra en un estado de equilibrio estable debido a que las pendientes circundantes regresarían a la comunidad al estado en que se encuentra en caso de un disturbio. (D) Al igual que en C, la comunidad no cambia cuando la pendiente es nula, pero en este caso las pendientes circundantes generan un estado de equilibrio inestable, en el que un pequeño disturbio podría desplazar permanentemente a la comunidad de su estado actual.

el estado de equilibrio es estable o inestable. Los estados de equilibrio estable se presentan cuando las pendientes circundantes a dicho estado tienden a regresar a la comunidad al estado de equilibrio después de un disturbio (Figura 3C). Por el contrario, en el equilibrio inestable, las pendientes circundantes tienden a alejar a la comunidad de dicho estado, de modo que cualquier disturbio, por mínimo que sea, hará que la comunidad se reorganice para alcanzar el fondo de una cuenca de atracción cercana (Figura 3D).

Los paisajes de estabilidad son representaciones muy útiles para comprender el concepto de resiliencia, el cual en ocasiones puede resultar muy abstracto. Sin embargo, si se quiere estudiar la resiliencia de una comunidad vegetal real, es necesario utilizar variables cuantificables en la naturaleza. La forma más sencilla de transitar de los paisajes de estabilidad a una forma cuantificable de la resiliencia es reemplazando el estado de la comunidad por una variable de estado comunitaria, y el potencial de cambio por la tasa de cambio en la variable de estado estudiada. La Figura 4 ilustra esta idea para dos paisajes de estabilidad, una con una cuenca de atracción (A) y otro con dos (C); en ella es claro que las tasas de cambio de la variable de estado adquieren formas más complejas en el segundo caso (D) que en el primero (B). Esta sustitución de variables es clave para evaluar de forma cuantitativa la resiliencia de un sistema biológico.

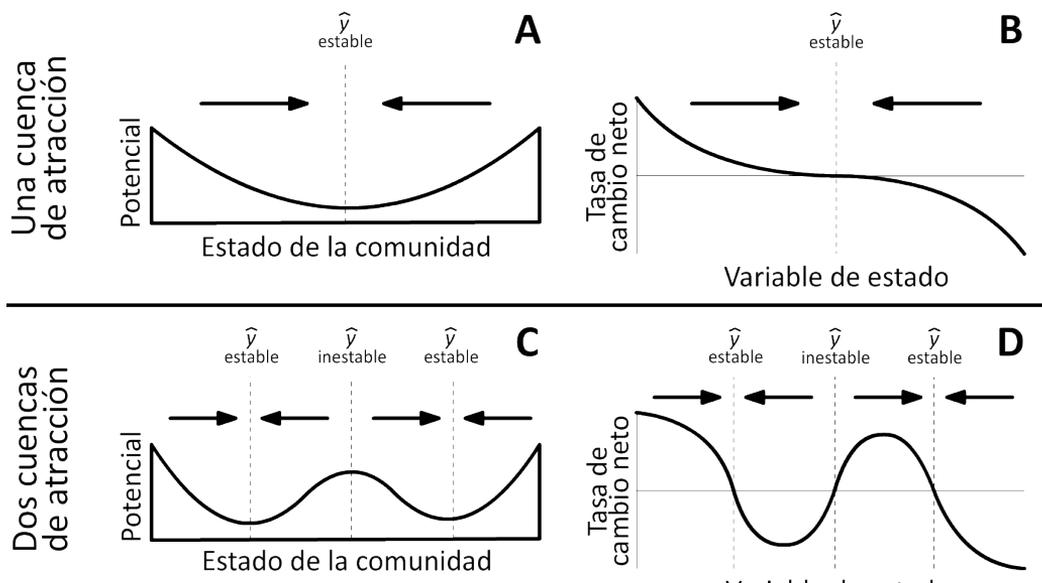


Figura 4. Evaluación cuantitativa de los paisajes de estabilidad que describen la resiliencia de un sistema. Se ilustra una comunidad hipotética con un solo estado de equilibrio estable (A, B) y otra con dos (C, D). En los paisajes de estabilidad clásicos (A, C), el eje horizontal representa el estado de la comunidad y el vertical, el potencial de cambio. Para evaluarlos de forma cuantitativa, es necesario reemplazar el estado de la comunidad por una variable de estado, y el potencial de cambio por la tasa de cambio en dicha variable de estado (B, D).

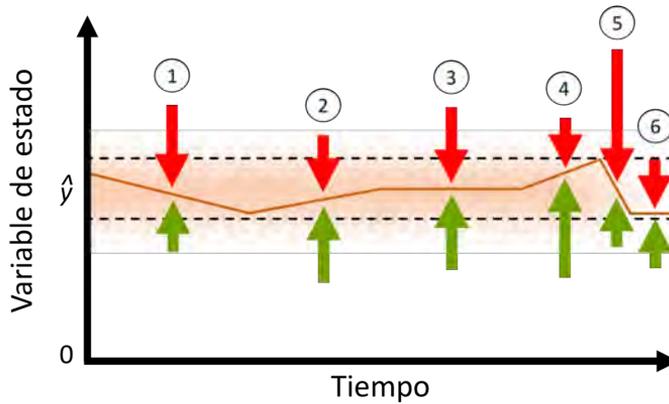


Figura 5. Los procesos antagónicos subyacen todos los cambios temporales en la estructura de una comunidad. En la figura se ejemplifica la dinámica de una variable de estado y , cuyos valores cambian debido a diferentes balances entre procesos de ganancia y de pérdida. El valor de la variable disminuye cuando los procesos de pérdida operan con mayor intensidad que los de ganancia, lo cual puede ocurrir de forma lenta cuando el desbalance es ligero (1) o rápida cuando el desbalance es grande (5). Por el contrario, el valor de la variable incrementa cuando los procesos de ganancia operan con mayor intensidad, ya sea de forma lenta (2) o rápida (4), según el desbalance entre procesos. La variable puede mantener el mismo valor si los procesos de ambos tipos operan con la misma intensidad en un momento dado: éstos pueden operar con una intensidad alta (3), baja (6), o incluso pueden no estar ejerciendo presión sobre la variable. Las líneas punteadas delimitan la zona en la que generalmente oscila el valor de la variable, y \hat{y} denota el estado de equilibrio de la variable de estado, en el que tanto los procesos de ganancia como los de pérdida están balanceados.

1.3 La dinámica comunitaria desde la perspectiva de los procesos antagónicos

Definición de los procesos antagónicos

Los cambios temporales en los atributos comunitarios (variables de estado) pueden concebirse como el resultado de procesos demográficos con efectos contrarios sobre dichos atributos. Estos procesos demográficos son el reclutamiento de nuevos individuos, y el crecimiento, la mortalidad y el decrecimiento de los que ya están presentes en la comunidad. Cuando una comunidad se encuentra en un punto de equilibrio, los respectivos efectos de estos procesos demográficos se anulan mutuamente, de tal manera que la tasa de cambio de la comunidad fuese cero. Cuando la magnitud de las variables de estado incrementa, entonces la acción conjunta del reclutamiento y el crecimiento es mayor en magnitud que la de la mortalidad y el decrecimiento, y viceversa cuando la magnitud de las variables de estado disminuye (MacArthur y Wilson, 1967; Phillips et al., 1994; Sheil y May, 1996; Lewis et al., 2004; Enquist et al., 2009).

La naturaleza opuesta de los dos conjuntos de procesos demográficos comunitarios nos permite referirnos a ellos como procesos antagónicos. Debido a que los procesos antagónicos regulan la magnitud de los atributos comunitarios, no sólo son responsables de la dinámica temporal de los mismos, sino que también son directamente responsables de su resiliencia (Figura 5).

Quizás el ejemplo más claro de un conjunto de procesos antagónicos sea la densidad de individuos en una comunidad y sus dos procesos antagónicos asociados, el reclutamiento (proceso que lo afecta positivamente) y la mortalidad (proceso que lo afecta negativamente). Hablando en términos de una comunidad vegetal, la única forma en que el número de individuos puede incrementar es a través del reclutamiento de nuevos individuos, y sólo puede disminuir si las plantas mueren. Cuando se analizan de manera conjunta, se hace alusión a estos dos procesos como recambio de individuos (Holling, 1973; Phillips et al., 1994; Sheil y Phillips, 1995; Sheil y May, 1996; Lewis et al., 2004; Phillips et al., 2004). Otro ejemplo también ampliamente estudiado es el relacionado con el recambio de especies; los dos únicos procesos capaces de modificar el número de especies en una comunidad son, de forma positiva, la inmigración y la subsecuente colonización de nuevas especies desde comunidades aledañas, o bien, de forma negativa, la extinción local de especies (MacArthur y Wilson, 1967). Los procesos antagónicos asociados con estas variables de estado son fáciles de discernir, ya que éstos sólo incluyen uno positivo y uno negativo (en el caso de las comunidades vegetales). Sin embargo, para otras variables de estado puede haber más de un proceso con efectos positivos o negativos; tal es el caso de la biomasa o la cobertura del dosel, los cuales se ven favorecidas tanto por el reclutamiento como por el crecimiento de los individuos de la comunidad, y se ven afectadas tanto por la mortalidad como por el decrecimiento individual debido al estrés ambiental, al daño físico o a la herbivoría.

Modelo de equilibrio dinámico de los procesos antagónicos

La noción de los procesos antagónicos y su efecto sobre las variables de estado comunitarias no es nueva. Por ejemplo, esta idea ya está presente en el modelo de equilibrio dinámico de la riqueza de especies propuesto por MacArthur y Wilson (1967) en su teoría de la biogeografía de islas, cuyo principio básico establece que cuando las tasas de inmigración y de extinción local de especies se igualan en una isla, se presenta un punto de equilibrio estable. Asimismo, la noción de equilibrio está incorporada en los modelos numéricos poblacionales como función del balance de tasas de mortalidad y natalidad (Begon et al., 2006).

Tomando en cuenta estos antecedentes, llama la atención que esta forma

de conceptualizar la dinámica de los procesos ecológicos no haya sido examinada desde una perspectiva integral de la comunidad ecológica, es decir, englobando todos o muchos de los atributos que la caracterizan. Sin embargo, es posible construir un modelo general en el que las tasas de cambio producidas por procesos con efectos tanto positivos como negativos sean funciones del mismo valor del atributo sobre el que operan. Si los procesos con efectos antagónicos sobre una variable de estado operan con intensidades similares, entonces el valor neto de dicha variable cambiará poco o nada en el tiempo y, aunque en realidad haya un recambio en la dinámica del atributo, se puede decir que éste posee un valor estable, como en el caso de los atributos de las comunidades primarias (Swaine et al., 1987; Phillips y Gentry, 1994; Begon et al., 2006; Santos et al., 2017). Por el contrario, si el valor del atributo es inferior al valor en equilibrio del mismo atributo, entonces la tendencia del atributo será creciente hasta alcanzar dicho punto. Muchas comunidades secundarias en estadios tempranos ejemplifican esta situación (van Breugel et al., 2006; Rozendaal et al., 2017; van der Sande et al., 2017), ya que en ellas los procesos de ganancia son más intensos que los de pérdida, lo que resulta en un incremento neto del valor de los atributos comunitarios, particularmente cuando se analizan con una resolución temporal gruesa. Así mismo, ciertas inercias demográficas o sucesionales podrían elevar el valor de un atributo hasta rebasar el punto de equilibrio, alcanzando niveles en donde las tasas de pérdida superen a las de ganancia (i.e., sobrecompensación; Tausch et al., 1993; Wiegand y Milton, 1996; Begon et al., 2006; Feagin y Wu, 2007), lo que resultaría en un decremento neto en el valor del atributo.

La naturaleza de estas relaciones implica que los procesos de ganancia están correlacionados negativamente, al menos en promedio, con el valor de la variable de estado (i.e., su intensidad disminuye a medida que la variable de estado aumenta), mientras que los procesos de pérdida lo están positivamente (i.e., su intensidad aumenta a medida que la variable de estado también aumenta; Figura 6). Los procesos de ganancia y de pérdida se evalúan como tasas de cambio (e.g., tasas de reclutamiento, de mortalidad, de crecimiento, y de decrecimiento), las cuales dependen del tiempo para su estimación. Por lo tanto, en este modelo de equilibrio dinámico las tasas de cambio en una variable de estado dependen necesariamente de un estado previo de la comunidad.

Matemáticamente, el modelo de equilibrio dinámico de procesos antagónicos establece que la tasa de cambio neto (Δy ; i.e., el cambio absoluto ocurrido en un periodo determinado) en una variable de estado (y) resulta de la adición del efecto de todos los procesos antagónicos que operan sobre ella, por lo que su valor depende de tantas funciones como haya procesos involucrados. Cada proceso o función contribuye con una porción del cambio absoluto ($\Delta y_{\text{proceso}}$) que ocurre entre el tiempo inicial (t_0) y el tiempo final (t_1) en la variable de estado.

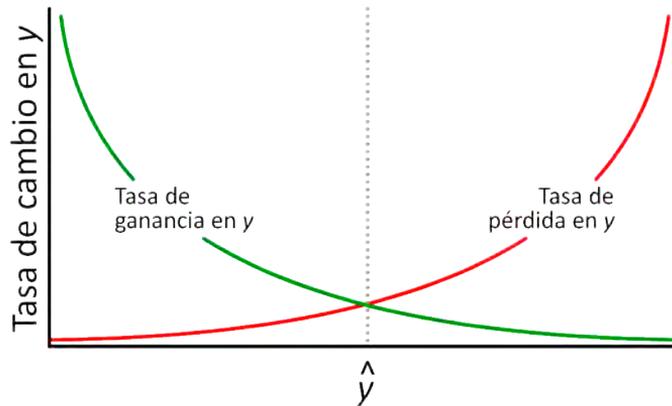


Figura 6. Modelo conceptual del equilibrio dinámico de procesos demográficos antagónicos. En el eje horizontal se encuentra la variable de estado en el tiempo inicial de medición de la tasa de cambio, en el eje vertical izquierdo se encuentra la tasa de ganancia para esa variable de estado, y en el eje vertical derecho se encuentra la tasa de pérdida. La línea verde representa la tasa de ganancia como función del valor de la variable de estado en el tiempo 0, mientras que la línea roja representa la función para la tasa de pérdida. Ambas tasas (i.e., ganancia y pérdida) integran a todos sus procesos antagónicos asociados. El punto en el que se cruzan las funciones representa el valor de equilibrio estable de la variable de estado, y es el valor en el que teóricamente el atributo no cambia.

Dependiendo de la naturaleza de los procesos, estas contribuciones pueden ser positivas ($\Delta y +$ para los procesos de ganancia en conjunto) o negativas ($\Delta y -$ para los procesos de pérdida en conjunto). Las tasas de cambio de todos los procesos de ganancia se suman para obtener el valor de $\Delta y +$, y lo mismo se hace para conocer $\Delta y -$. Finalmente, la suma de $\Delta y +$ y $\Delta y -$ produce la tasa de cambio neto de la variable de estado del t_0 a t_1 (Δy).

Matemáticamente, esto se puede expresar con el siguiente sistema de ecuaciones:

Eqn. 1 $y_{t1} = y_{t0} + \Delta y_{t0} + \Delta y_{t0}$

Eqn. 2 $\Delta y_{t0} = \Delta y_{t0+} + \Delta y_{t0-}$

Eqn. 3 $\Delta y_{t0+} = \Delta y_{t0\text{reclutamiento}} + \Delta y_{t0\text{crecimiento}}$

Eqn. 4 $\Delta y_{t0-} = \Delta y_{t0\text{mortalidad}} + \Delta y_{t0\text{decrecimiento}}$

Eqn. 5 $\Delta y_{t0\text{proceso}} = \Delta y_0 + \Delta y_1 y_0 + \Delta y_2 y_0^2 + \Delta y_3 y_0^3 + \dots + \Delta y_n y_0^n$

Si sustituimos las ecuaciones 3 y 4 en 2, y posteriormente 2 en 1, obtenemos la siguiente ecuación:

$$\text{Eqn 6} \quad y_{t1} = y_{t0} + \alpha y_{t0} \text{reclutamiento} + \beta y_{t0} \text{crecimiento} + \gamma y_{t0} \text{mortalidad} + \delta y_{t0} \text{decrecimiento} + \epsilon$$

Por último, si sustituimos 5 en 6, obtenemos la ecuación que describe la relación entre y_{t0} y y_{t1} :

$$\text{Eqn. 7} \quad y_{t1} = y_{t0} + (\alpha_0 + \alpha_1 y_0 + \alpha_2 y_0^2 + \alpha_3 y_0^3 + \dots + \alpha_n y_0^n) \text{reclutamiento} + (\beta_0 + \beta_1 y_0 + \beta_2 y_0^2 + \beta_3 y_0^3 + \dots + \beta_n y_0^n) \text{crecimiento} + (\gamma_0 + \gamma_1 y_0 + \gamma_2 y_0^2 + \gamma_3 y_0^3 + \dots + \gamma_n y_0^n) \text{mortalidad} + (\delta_0 + \delta_1 y_0 + \delta_2 y_0^2 + \delta_3 y_0^3 + \dots + \delta_n y_0^n) \text{decrecimiento} + \epsilon$$

donde sólo es necesario conocer los coeficientes α que describen la relación de cada uno de los procesos antagónicos con respecto a y y para poder predecir la tendencia y el valor estimado de y en t_1 , partiendo del valor inicial de y en t_0 . Iteraciones sucesivas de este cálculo permiten conocer el valor de y en cualquier tiempo posterior.

Cuando una comunidad hipotética aislada del medio físico (i.e., cuya estructura esté determinada únicamente por las reglas de operación de este modelo) alcanza el punto de equilibrio, los valores de sus variables de estado se mantienen constantes a lo largo del tiempo. Entonces, en dicha comunidad sólo se puede presentar una tendencia en su dinámica: aproximarse cada vez más al valor de equilibrio en cada una de sus variables, ya sea creciendo si la comunidad parte de un valor muy bajo con respecto a su valor de referencia en una o más de sus variables de estado, y decreciendo en caso contrario.

Ciclos de retroalimentación y sus motores ecológicos

Para que los procesos antagónicos puedan fungir como el mecanismo estabilizador de las comunidades, es necesario que las variables de estado (y) y sus tasas de cambio neto (Δy) estén inmersas en un ciclo de retroalimentación. En otras palabras, es necesario que estas dos variables se regulen mutuamente (Figura 7). El modelo de equilibrio de los procesos antagónicos predice que si el valor de una variable de estado es muy bajo, se desencadenan procesos ecológicos que conducen a una tasa de cambio grande y positiva, mientras que si el valor de la variable es muy grande, la tasa de cambio es grande también, pero negativa. A su vez, la tasa de cambio (positiva o negativa) incide sobre el valor de la variable de estado, y se repite el ciclo. Este ciclo de retroalimentación negativa mantiene estable al sistema, a diferencia de los ciclos de retroalimentación positiva, los cuales amplifican una señal o el valor de cierta variable, provocando inestabilidad en los sistemas.

Los ciclos de retroalimentación negativa en las comunidades se pueden fundamentar en las interacciones bióticas donde la adecuación de al menos alguno de sus participantes resulta afectada. Estas interacciones son la competencia, el amensalismo y la depredación (tanto la herbivoría como el parasitismo), de las cuales posiblemente la más importante sea la competencia (Begon et al., 2006; Gurevich #####). El común denominador a todas ellas es que se intensifican a medida que la vegetación aumenta su grado de desarrollo (Callaway y Walker, 1997). En el caso de la competencia y el amensalismo, el incremento del número de individuos y de su talla, así como la inclusión de nuevas especies (y por lo tanto, potencialmente de nuevas estrategias de aprovechamiento de recursos), reduce el espacio entre individuos y la disponibilidad de recursos, haciendo progresivamente más lento y difícil el crecimiento y reclutamiento de nuevos individuos; por el contrario, la dificultad de los individuos para acceder a los recursos que requieren para subsistir puede causar su muerte (Enquist et al., 1998; West et al., 2009). En consecuencia, el incremento de las variables de estado comunitarias también se ralentiza, se detiene por completo, o incluso puede ser negativo. En el caso de la depredación, tanto la herbivoría como el parasitismo densodependientes se intensifican de manera no proporcional cuando aumentan la densidad y la biomasa, promoviendo el decrecimiento y la muerte de los individuos. Estos procesos demográficos generan tendencias dinámicas similares a las de la competencia y el amensalismo.

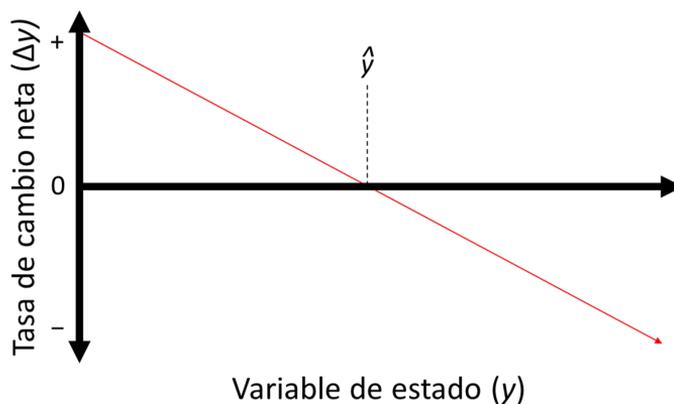


Figura 4. Relación entre la variable de estado (y) y la tasa de cambio neta (Δy). La tasa de cambio neta es el resultado de la suma de todos los procesos antagónicos de una variable de estado. La relación inversa entre dos variables dependientes refleja un ciclo de retroalimentación negativa.

Limitaciones del modelo de equilibrio dinámico

Si bien los procesos ecológicos que afectan la adecuación de al menos una de las especies involucradas producen ciclos de retroalimentación negativa —y potencialmente, le confieren a la comunidad la capacidad para autorregular su dinámica—, no se puede dejar de lado la relevancia y el efecto de las interacciones que, en vez de afectar negativamente la adecuación, la afectan de forma positiva. Estas interacciones son el mutualismo y el comensalismo, generalmente representado por la facilitación en las comunidades vegetales. El establecimiento de estas interacciones tiene efectos positivos sobre al menos una de las poblaciones involucradas y produce ciclos de retroalimentación positiva. Sin embargo, en el contexto del modelo de equilibrio dinámico de los procesos antagónicos, los ciclos de retroalimentación positiva son incapaces de limitar el incremento de las variables de estado. Por este motivo, el efecto de las interacciones positivas no puede ser estudiado bajo este marco conceptual, ya que generaría resultados distintos a los esperados si esta hipótesis fuese cierta. A pesar de la incapacidad de este modelo conceptual de evaluar o reconocer el efecto de dichas interacciones, es importante reconocer su papel potencial en la incremento de las variables de estado, necesario para lograr que una comunidad vegetal perturbada recupere su estado basal; dicho en otras palabras, pueden tener un papel fundamental en la resiliencia de los bosques tropicales.

También es importante reconocer que el modelo de procesos antagónicos se basa implícitamente en una visión autogénica de la comunidad. Sin embargo, es innegable que las comunidades están expuestas a estímulos externos que producen cambios en su estado. Estos factores están relacionados principalmente con el clima y su variación, que pueden afectar la dinámica comunitaria, y son capaces de modificar la intensidad con la que los procesos antagónicos operan sobre la comunidad al causar cambios temporales en la disponibilidad de recursos y en las condiciones ambientales (Mueller et al., 2005; Pretzsch, 2009; Poorter et al., 2017; van der Sande et al., 2017). Estos factores externos han sido reconocidos como la causa de la variación aleatoria en las trayectorias de cambio de las comunidades vegetales (Norden et al., 2015).

1.4 Planteamiento del estudio

El objetivo de este estudio fue evaluar la relación entre el efecto de los procesos antagónicos en el área basal, la densidad de árboles y el número de especies de un bosque tropical caducifolio, a fin de conocer en qué medida la autorregulación de los procesos ecológicos comunitarios determina la resiliencia, tanto en comunidades primarias como secundarias. La hipótesis de la investiga-

ción establece que el estado de la comunidad, como un indicador del desarrollo de la vegetación, refleja la disponibilidad de recursos y las interacciones entre los individuos que la conforman. Estos factores determinan la intensidad de los procesos antagónicos, y por lo tanto el cambio que las variables de estado sufren en un periodo determinado, constituyendo un ciclo de retroalimentación. Dado que el reclutamiento y el crecimiento requieren recursos para operar, estos procesos forman un ciclo de retroalimentación negativa con el desarrollo de la vegetación, mientras que la mortalidad, que incrementa cuando los recursos son escasos y la competencia intensa, conforma un ciclo de retroalimentación positiva con el desarrollo de la vegetación. Estos procesos antagónicos son los mecanismos de la resiliencia, ya que a través de ellos se amortiguan los cambios de la comunidad con respecto a su estado de equilibrio teórico.

En este trabajo se analizan datos de 31 parcelas permanentes establecidas en un bosque tropical caducifolio del sur de México, la mayoría de ellas medidas entre los años 2003 y 2016, con la finalidad de evaluar sus procesos demográficos y su relación con el estado de la comunidad y su resiliencia. Estas parcelas incluyen tanto vegetación primaria como secundaria, permitiendo tener un intervalo amplio de valores de área basal, densidad de árboles y número de especies que permitan poner a prueba la hipótesis de trabajo en un conjunto amplio de estados de la vegetación.





2 | MÉTODOS

2.1 Sitio de estudio

Nizanda es una localidad rural ubicada en la parte sur del Istmo de Tehuantepec, en el estado de Oaxaca, México, y sus coordenadas geográficas son 16.6590° N y 95.0109° O. Aunque Nizanda se ubica en el municipio de Asunción Ixtaltepec, la zona de estudio abarca una pequeña porción del municipio de Ciudad Ixtepec (Figura 8).

La presencia de una estación meteorológica en Ciudad Ixtepec, ubicada a 13 km de Nizanda, cuyos registros datan de 1948, permite conocer con gran precisión el clima de la región (CLICOM, 2017). Nizanda presenta un clima tropical con una larga temporada de secas durante el invierno y la primavera, que de acuerdo con el sistema modificado de Köppen-Geiger se clasifica como Aw (Kottek et al., 2006). La temperatura media anual es de 27.7 °C, y la precipitación anual total promedio es de 913 mm, la cual se presenta principalmente entre los meses de junio y noviembre. La variación interanual en la precipitación anual total es muy alta, con un coeficiente de variación para los últimos 30 años de 44.17 % (CLICOM, 2017). Esta fuerte variación en el régimen de precipitación está asociada en gran medida a fenómenos climáticos periódicos y de gran escala que ocurren en el Océano Pacífico, como El Niño o la Oscilación Decadal del Pacífico (Caso et al., 2007).

El tipo de vegetación predominante en la región es el bosque tropical caducifolio (BTC), el cual aún se encuentra presente en grandes áreas contiguas en Nizanda y regiones aledañas del Istmo de Tehuantepec. La vegetación exhibe una gran heterogeneidad estructural a causa de las diferentes condiciones ambientales presentes en el sitio (Pérez-García et al., 2001; 2009). En Nizanda, el BTC está presente en sitios dominados tanto por caliza como por filita siliciclástica, con diferencias importantes en su fisionomía y su composición entre sustratos (Muñoz, 2015). A pesar de tales diferencias, en general la altura del dosel oscila entre 7 y 9 m, y no se reconocen estratos bien definidos verticalmente (Pérez-García et al., 2010; Muñoz, 2015). Ninguna especie ejerce una dominancia muy clara sobre el resto, aunque ciertas leguminosas de los géneros *Lysiloma* y *Lonchocarpus* son particularmente abundantes en la parte alta del dosel. En la región también se han reconocido otros tipos de vegetación, incluyendo sabana, matorral xerófilo, matorral espinoso, bosque de galería y bosque tropical subperennifolio, de los cuales sólo la sabana alcanza a cubrir grandes extensiones de terreno de forma continua, estando los otros tipos de vegetación restringidos a condiciones ambientales particulares (Pérez-García et al., 2010).

Durante mucho tiempo las poblaciones humanas en la zona de estudio han practicado la agricultura (Alonso, 2015), sobre todo en las planicies de inundación adyacentes al cauce de los ríos, así como en algunos otros sitios accesibles

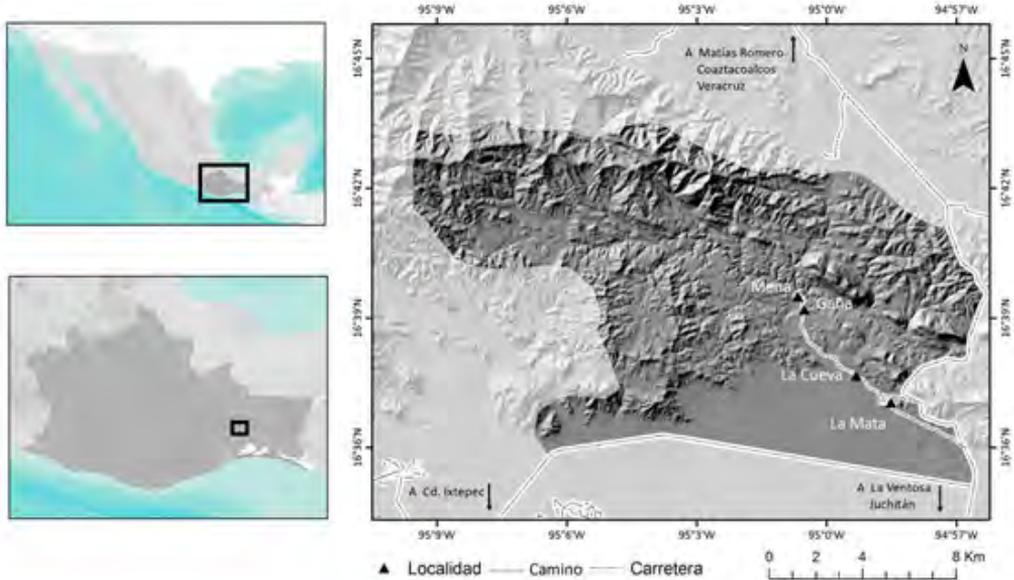


Figura 8. Ubicación y delimitación de la zona de estudio alrededor de la localidad de Nizanda, Oaxaca, México. El polígono indica la microcuena en la que se encuentra la localidad.

como las laderas de menor inclinación de los lomeríos (Calzada et al., en preparación). Estos sitios son cultivados por algunas temporadas y posteriormente son abandonados con el fin de recuperar su fertilidad; esta práctica ha propiciado un mosaico muy diverso de vegetación en diferentes estadios de conservación y de recuperación (Lebrija-Trejos et al., 2008, 2011). Estos sitios en diferentes estados sucesionales poseen una amplia gama de variación en las variables de estado que las definen, yendo desde la ausencia completa de cobertura vegetal hasta valores altos de área basal, riqueza de especies y de densidad de árboles. A pesar de la influencia humana, en la región también hay grandes zonas continuas de vegetación poco perturbada, localizadas por lo general lejos de los asentamientos humanos, o en sitios con pendientes pronunciadas (Gallardo-Cruz et al., 2012).

2.2 Muestreo de la vegetación

La información necesaria para construir y evaluar el modelo de equilibrio dinámico deriva de los muestreos de largo plazo de la vegetación primaria y secundaria que se han realizado en la región de estudio (Lebrija-Trejos et al., 2008, 2010a, 2010b, 2011; Romero-Pérez, 2011, 2014; Muñoz, 2015). Aunque el sistema de muestreo adoptado en ambos tipos de vegetación es similar, existen algunas diferencias entre ellos, las cuales se describen a continuación.

Vegetación secundaria

La vegetación secundaria se ha estudiado desde 2003 utilizando un conjunto de 17 sitios que abarca un intervalo amplio de edades sucesionales (0 – ca. 60 años), concebida inicialmente como una cronosecuencia pero la cual se ha mantenido y monitoreado anualmente desde su montaje (Lebrija-Trejos et al., 2008, 2010, 2011; Romero-Pérez, 2011, 2014). Los sitios fueron elegidos procurando la homogeneidad de condiciones entre ellos; principalmente, que su uso previo incluyera pocos años de cultivo, sin siembra de pastizales para ganado, que el sustrato geológico fuera filita siliciclástica y que la posición topográfica preferente fueran laderas de poca inclinación o piedemontes. La historia de uso de cada sitio fue determinada a través de entrevistas minuciosas a los propietarios de los mismos (Lebrija-Trejos et al., 2008).

En cada sitio se estableció una parcela de 30 × 30 m, la cual fue cercada con alambre de púas para disuadir la entrada de ganado y personas. En su interior se establecieron cuatro transectos de 20 × 5 m, los cuales fueron subdivididos en cuatro cuadros de 5 × 5 m. En cada uno de estos cuadros se hizo un muestreo estratificado siendo el procedimiento que se describe a continuación (hecho referido en adelante como muestreo estratificado). En el primer cuadro, se midieron únicamente las plantas leñosas cuyo diámetro a la altura del pecho (DAP, 1.3 m sobre el suelo) fuera ≥ 1 cm; en el segundo, las plantas con un DAP ≥ 2.5 cm; y en los últimos dos, las plantas con un DAP ≥ 5 cm (Figura 9A).

Para todos los individuos presentes en cada cuadro se registraron los tallos que cumplieron con el criterio de inclusión en dicho cuadro, y se trazó una línea de pintura permanente en el lugar preciso donde se midió del DAP. Cada árbol se marcó con una etiqueta metálica, se registraron las coordenadas de su ubicación en la parcela, y se identificó hasta el nivel taxonómico más preciso posible, generalmente a nivel de especie (cuando esto no fue posible se recolectó un espécimen para su posterior determinación). Las parcelas se censaron cada año al final de la temporada de lluvias, generalmente entre septiembre y noviembre. En los censos subsecuentes se registró el DAP de los individuos sobrevivientes. Asimismo, en caso de haber nuevos individuos que cumplieran con el criterio de inclusión de su cuadro, se repitió el proceso de marcado, identificación y registro de medidas (Lebrija-Trejos et al., 2008; Romero-Pérez, 2011, 2014; Muñoz, 2015). A este último procedimiento se le denominó reclutamiento.

Vegetación primaria

La vegetación primaria se ha monitoreado de forma similar a la vegetación secundaria desde 2008, por supuesto sin considerar la edad sucesional de las

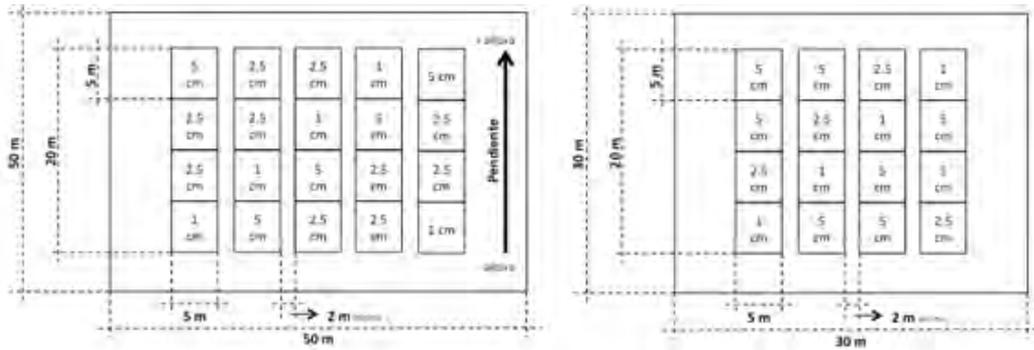


Figura 9. Diseño experimental de las parcelas de bosque secundario (A) y bosque maduro (B). Se muestran los transectos, los cuadros y el DAP mínimo con el que se incluyeron los individuos en cada cuadro de una parcela modelo. La flecha en (B) representa la ubicación de la parcela respecto a la pendiente de la ladera.

parcelas (Muñoz, 2015). Aunque el BTC también se establece sobre roca caliza, las siete parcelas de bosque primario para este estudio se establecieron en áreas de filita siliciclástica (mismo sustrato que las de bosque secundario), para estandarizar el efecto potencial del sustrato sobre las propiedades estáticas y dinámicas de la vegetación (Muñoz, 2015). Estos sitios se eligieron con base en el estado de conservación del bosque tropical caducifolio, procurando que no mostraran señales de haber sido talados total o parcialmente, realizando entrevistas a los pobladores de la región y buscando indicadores de perturbación como troncos cortados o heces fecales de ganado; también se procuró que su estructura y composición se asemejara a aquella que muestran los BTC en buen estado de conservación (Gallardo-Cruz et al., 2005; Lebrija-Trejos et al., 2008). El diseño de muestreo de la vegetación primaria en estas parcelas fue casi idéntico al utilizado para el BTC secundario, aunque añadiendo un transecto a cada parcela; es decir, el área de muestreo incrementó de 400 a 500 m². Los criterios de inclusión del diseño estratificado también fueron ligeramente distintos a los utilizados en la vegetación secundaria, ya que las plantas con un DAP ≥ 2.5 cm fueron registradas en dos cuadros por transecto en vez de sólo en uno (Muñoz, 2015; Figura 9B).

Base de datos

Todos los datos obtenidos en los censos de vegetación fueron vertidos en hojas de cálculo de Microsoft Excel. Para evitar en la medida de lo posible errores de captura e incongruencias entre registros anuales de un mismo individuo, la base de datos fue curada utilizando fórmulas lógicas que permitían detectar incrementos y decrementos súbitos o anómalos en los atributos de un mismo individuo. Cuando se detectó que había datos anómalos (e.g., un árbol con un DAP

de 2.0 cm en un año y 18.0 cm en el segundo) se recurría a los datos de campo para averiguar si se trataba de un error de captura. De no ser así, se evaluaba la información disponible para todos los años de ese individuo, y si la información era consistente para todos los años excepto para ese, se procedía a interpolar el valor del año anómalo con los datos previo y posterior. Si no era posible interpolar porque se trataba del primer dato a partir del reclutamiento de ese árbol, o el último censo disponible, se estimaba la tasa de crecimiento promedio de esa especie y con ella se extrapolaba el valor faltante. En los casos donde sólo había dos años de datos (e.g., 2011 y 2012), se evaluaba cuál el valor más probable en función de la especie del individuo y su posición dentro del diseño experimental de la parcela, y se sustituía en lugar del menos probable (Muñoz, 2015). Este procedimiento de corrección por interpolación se aplicó a una fracción de la base de datos de entre 1 y 2 % del total de datos.

2.3 Análisis de datos

Estimación de las variables de estado

Con la información obtenida en los muestreos se calcularon tres variables de estado que comprenden ámbitos relevantes de la estructura y la diversidad de la vegetación: área basal, densidad de árboles y riqueza de especies (Chazdon, 2007; Norden et al., 2015). Estas variables se calcularon para cada combinación de parcela y año de censo. Para hacer comparables los valores de área basal y de densidad de los árboles de los distintos grupos de tamaño, éstos se expresaron con sus valores extrapolados a una hectárea.

Los procesos antagónicos asociados a la densidad fueron únicamente el reclutamiento y la mortalidad, los cuales se estimaron con los datos de inclusión y de exclusión de individuos en cada parcela. Para el área basal, los procesos antagónicos asociados fueron el reclutamiento de nuevos individuos, la mortalidad, y el crecimiento. Debido a que el seguimiento temporal de los árboles se llevó a cabo por individuo y no por tallo, no fue posible identificar los diferentes procesos ecológicos que inciden en el cambio de medidas de un individuo a lo largo del tiempo (estos procesos incluyen el crecimiento natural de los árboles, los daños físicos que sufre el individuo por la caída de ramas y el decrecimiento producido por pérdida de agua en años secos, entre otros).

La riqueza de especies se cuantificó como el número de especies presentes en la parcela. Debido a que las áreas muestreadas en las parcelas de bosque secundario y primario fueron diferentes, y como la riqueza no crece linealmente con el área de muestreo (Begon et al., 2006), se eliminó al azar un transecto de cada parcela de bosque primario para estimar esta variable. Los procesos antagó-

nicos de la riqueza de especies fueron la inclusión y la exclusión local de especies.

Modelación de los procesos antagónicos

Para determinar el estado de equilibrio de la vegetación, se evaluó la presencia de tendencias direccionales en la dinámica de las variables de estado del bosque maduro. Esto se hizo estimando el efecto del año de censo sobre el valor de las variables de estado usando modelos lineales de efectos mixtos (linear mixed-effects models, LMEMs), considerando a las parcelas como el efecto aleatorio. Para cada variable se evaluó un LMEM que sólo ajustaba el valor del intercepto (modelo nulo) y otro que también ajustaba el valor de un predictor lineal (modelo lineal). El modelo nulo representa un escenario donde la variación interanual en los valores de una variable de estado es aleatoria y oscila alrededor de un valor promedio, lo cual indicaría un balance entre los procesos de pérdida y ganancia. Por el contrario, el modelo lineal representa un escenario en el que la variable de estado tiende consistentemente a incrementar o disminuir.

Para evaluar el grado de resiliencia de las variables de estado de la comunidad (el conjunto de bosques maduros y secundarios), se estimó el efecto del estado de la comunidad —medido como el valor de una variable de estado en el tiempo t — sobre la tasa de cambio neto de cada variable de estado; para tal fin se usaron de nuevo LMEMs, con las parcelas como efecto aleatorio. Como el registro de datos se basó en periodos anuales, cada combinación periodo–parcela representaba un solo dato. Al igual que para el análisis del estado de equilibrio de la comunidad, se construyeron LMEMs que representaban modelos nulos y lineales, pero además se construyeron modelos que también incluían un predictor cuadrático. Se esperaba que los LMEMs con funciones lineales o cuadráticas tuvieran el mejor ajuste, y que la pendiente promedio de los mismos (al menos en el dominio de los valores usados para construir el modelo) fuera negativa en todos los casos, ya que esto indicaría que dicha variable forma parte de un ciclo de retroalimentación negativa con su tasa de cambio y, por lo tanto, que probablemente tenga un comportamiento resiliente.

Se utilizaron LMEMs para evaluar si la respuesta al estado comunitario de los procesos antagónicos asociados a cada variable de estado era similar a la respuesta del cambio neto descrita en el párrafo anterior. Se construyeron modelos nulos, lineales y cuadráticos, y se definieron a las parcelas como el efecto aleatorio. En este caso se esperaba que los procesos antagónicos de ganancia estarían asociados negativamente con la variable de estado y, por el contrario, que los procesos de pérdida estarían asociados positivamente.

Finalmente, para explorar posibles retrasos en la respuesta de los procesos

antagónicos al estado de la comunidad, se hizo una reducción en la resolución temporal de los datos del cambio neto en las variables de estado y sus procesos antagónicos, y se volvió a analizar su relación con el estado de la comunidad. El cambio neto se calculó como la diferencia entre los valores inicial y final del seguimiento de cada parcela, dividida entre el número de años transcurridos en el periodo. Los procesos antagónicos también se calcularon de nuevo utilizando los censos inicial y final del seguimiento de una parcela. Este cambio implica que no se aprecia el efecto de individuos que fueron incluidos y excluidos en cualquier momento del periodo; por el contrario, sólo se refleja el efecto de los individuos que habiendo sido reclutados en algún momento, sobrevivieron hasta el final, de los individuos vivos al inicio del estudio y que murieron, y de los individuos que permanecieron vivos durante todo el periodo (para el crecimiento en área basal). Al igual que con el cambio neto, los procesos antagónicos fueron divididos entre el número de años transcurridos en cada periodo, para hacer comparables los valores obtenidos entre parcelas con periodos diferentes de seguimiento. A continuación se evaluó tanto la relación entre la tasa de cambio neto y el valor inicial de cada variable de estado, como la relación entre este último y los procesos antagónicos. Dicha relación fue evaluada con modelos lineales de efectos fijos (regresiones lineales), pues se elimina la necesidad de incluir a las parcelas como efecto aleatorio. Aunque esta aproximación reduce la información disponible, también elimina el ruido asociado a la variabilidad climática interanual, y proporciona una herramienta sencilla para hacer una evaluación inicial de la escala de tiempo en que responden los diferentes procesos antagónicos al estado de la comunidad.

Los procedimientos descritos en los párrafos anteriores resultaron en la construcción de un número grande de modelos. Por lo tanto, fue necesario hacer una selección de los mejores basada en el Criterio de Información de Akaike (AIC), ya que esto permite identificar el modelo mejor apoyado por los datos (menor valor de AIC). Dos modelos fueron considerados igualmente apoyados si había una diferencia máxima de dos unidades de AIC entre ellos, y cuando dos modelos tuvieron menos de dos unidades de AIC de diferencia, se determinó que el mejor modelo era el más simple. La variación explicada por los modelos se estimó por medio del coeficiente de determinación (R^2). En el caso de los LMEMs, se estimaron los valores de R^2 marginal y R^2 condicional. R^2 marginal estima la variación explicada por el efecto fijo en el modelo, sin considerar los efectos aleatorios, mientras que R^2 condicional sí los considera, por lo que es sistemáticamente mayor o igual que R^2 marginal. Para los modelos lineales se estimó R^2 ajustada, estadístico que penaliza la complejidad de un modelo en su cálculo.

Toda la modelación se llevó a cabo en R (R Core Team, 2017). Se utilizó el paquete nlme para ajustar los LMEMs (Pinheiro et al., 2017), el paquete piecewi-

seSEM para la estimación de R^2 en los LMEMs (Lefcheck, 2015), y los paquetes preinstalados para el resto de la modelación y la graficación.

RESILIENCIA DEL BOSQUE
TROPICAL CADUCIFOLIO



3 | RESULTADOS



3.1 Estabilidad en la dinámica del bosque maduro

La dinámica de las variables de estado del bosque maduro mostró un comportamiento estable en el caso del área basal y de la riqueza de especies durante el periodo estudiado (2008–2016; Figura 10). De acuerdo con la amplitud relativa del intervalo de confianza para dichas variables, que fue la medida utilizada para evaluar la amplitud de la zona de equilibrio, el número de especies fue la variable con menos fluctuaciones en su valor, seguida del área basal y, por último, la densidad. Esta última variable, además de tener el intervalo más amplio, mostró una dinámica ligeramente direccional, ya que el modelo lineal fue el que mejor describió su relación con el año de censo, con una tendencia a incrementar 13.5 individuos por año en promedio.

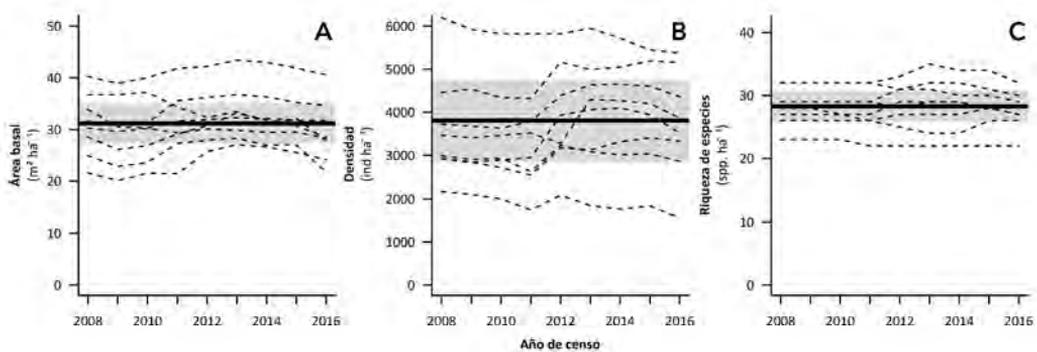


Figura 10. Dinámica temporal de las variables de estado en el bosque maduro. Las líneas continuas gruesas representan el LMEM donde sólo se ajustó el intercepto; la banda gris representa el intervalo de confianza del 95 % del LMEM; las líneas punteadas representan las trayectorias observadas de las parcelas individuales. Se muestra la dinámica del área basal (A), de la densidad de árboles (B) y de la riqueza de especies (C).

Con respecto a la riqueza de especies, fue notorio que el valor promedio de las parcelas fue muy similar entre sí. Aunque el área basal mostró un comportamiento similar, cuando se comparó en términos relativos con la riqueza de especies, los intervalos de confianza y los valores extremos (mínimo y máximo) fueron ligeramente más amplios que para la riqueza, lo que indica que el área basal fue relativamente menos estable (Cuadro 1). También fue relevante que el análisis individual de las parcelas mostró que éstas tuvieron comportamientos dinámicos similares tanto en el área basal como en la densidad. Además, tanto para el área basal como para la densidad algunas parcelas tuvieron comportamientos asincrónicos con el resto; este fenómeno fue más conspicuo en la densidad, ya que las dos parcelas con los valores mínimo y máximo, respectivamente, mostraron un decremento constante a lo largo del estudio (Figura 10B).

Cuadro 1. Medidas de tendencia central de la dinámica del bosque maduro. La amplitud relativa (AR) del intervalo absoluto (mínimo – máximo) y del intervalo de confianza del 95 % (IC 95 %) se calcularon dividiendo la amplitud de cada intervalo entre la media.

Variable de estado	Media	Intervalo (mín–máx)	IC 95 %	AR mín–máx	AR IC 95 %
Área basal (m ² ha ⁻¹)	31.2	20.1–43.4	27.3–35.0	74.7 %	24.7 %
Densidad (ind. ha ⁻¹)	3807	1747–7575	2857–4757	153.1	49.9 %
Riqueza (spp.)	28.3	22–35	25.9–30.7	45.9 %	17.0 %

3.2 Dinámica de las variables de estado

Los LMM utilizados para evaluar la relación entre las variables de estado y sus respectivas tasas de cambio mostraron relaciones negativas en todos los casos (Figura 11). Tanto para la densidad como para la riqueza de especies, el cruce de la función con respecto al eje horizontal ocurrió dentro del intervalo de confianza del bosque maduro. Por el contrario, el cruce del modelo para el área basal ocurrió por debajo de dicho intervalo de confianza.

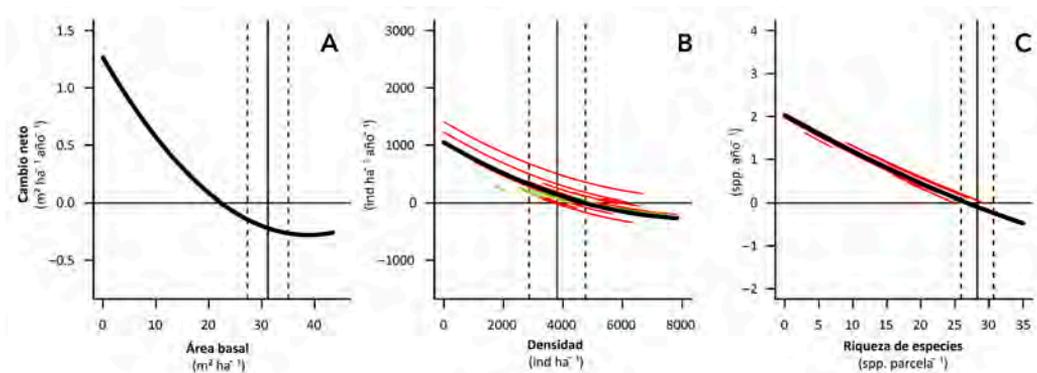


Figura 11. Relación de la tasa de cambio neto con el valor de las variables de estado. Las líneas negras más gruesas representan los LMEMs con el mejor ajuste, mientras que las líneas rojas y verdes representan a los modelos ajustados para el bosque secundario y primario, respectivamente, considerando a las parcelas como efecto aleatorio. Las líneas verticales continuas y punteadas representan, respectivamente, los estimados para el intercepto y su intervalo de confianza del 95 % por el modelo nulo (sólo intercepto) en el bosque maduro. Se muestra la respuesta de las tasas de cambio neto del área basal (A), la densidad de árboles (B), y la riqueza de especies (C) a sus respectivas variables de estado. Las trayectorias de las parcelas individuales no se observan en A debido que su inclusión no produjo una mejora notable del ajuste del modelo, de modo que quedan ocultas por el modelo global.

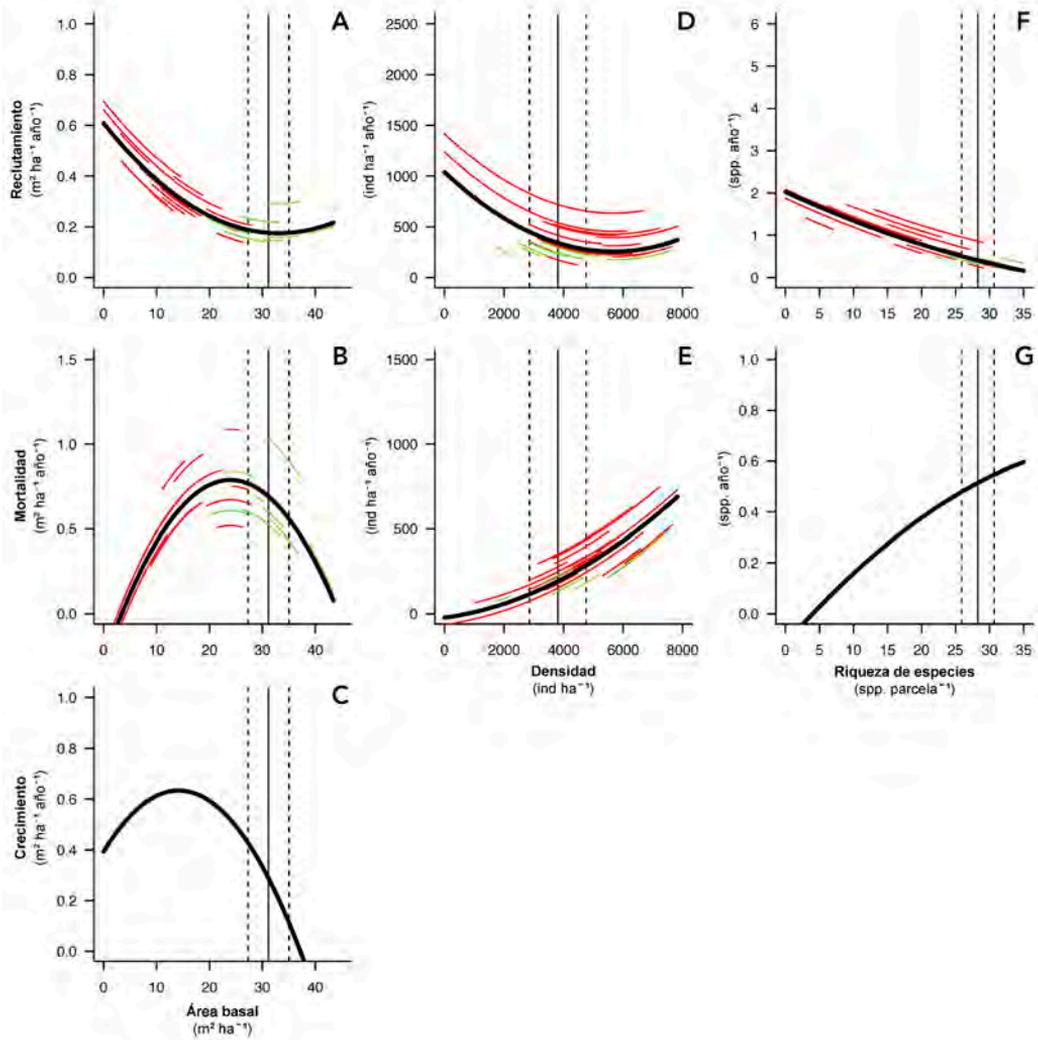


Figura 12. Efecto de las variables de estado sobre los procesos antagonísticos asociados. Las líneas negras gruesas representan los LMEMs mejor ajustados, mientras que las líneas rojas y verdes representan a los modelos ajustados para el bosque secundario y primario, respectivamente, considerando a las parcelas como efecto aleatorio. Las líneas verticales continuas y punteadas representan, respectivamente, los estimados para el intercepto y su intervalo de confianza del 95 % por el modelo nulo (sólo intercepto) en el bosque maduro. Se muestra la respuesta de los procesos antagonísticos asociados al área basal (reclutamiento [A], mortalidad [B], crecimiento [C]), a la densidad de árboles (reclutamiento [D], mortalidad [E]), y a la riqueza de especies (reclutamiento [F], mortalidad [G]).

En los tres casos, el modelo que mostró mejor ajuste fue el cuadrático. No obstante, la constante estimada para el término cuadrático fue pequeña para la densidad y para la riqueza, por lo que el modelo se asemeja a una línea recta. La inclusión de las parcelas como factor aleatorio en los LMEMs fue poco relevante tanto para el área basal como para la riqueza, ya que en ambos casos la mejoría en la R2 de los modelos fue inferior a 2 % (Anexo – Tabla 1B). En el caso de la densidad, la inclusión de los efectos aleatorios produjo una mejoría del 10 % en la R2 del LMEM. Aunque en todos los casos el mejor modelo fue el cuadrático, para el área basal la varianza explicada por el modelo fue muy baja ($R^2_{cond} = 0.07$), a diferencia de lo que ocurrió con la densidad y la riqueza, cuyos valores de R^2_{cond} fueron 0.27 y 0.20, respectivamente.

3.3 Dinámica de los procesos antagónicos

La mayoría de los procesos antagónicos mostró la relación esperada según la hipótesis con respecto a sus variables de estado (Figura 12). En todos los casos, el modelo con el mejor ajuste fue el cuadrático (Anexo – Cuadro 1C), aunque los coeficientes del término cuadrático variaron mucho entre variables de estado y procesos antagónicos. El reclutamiento tuvo una relación promedio negativa con respecto a todas las variables de estado (Figura 12A, D, F). La mortalidad mostró una relación promedio positiva para la densidad y la riqueza de especies (Figura 12E, G), mientras que el modelo para el área basal tiene un máximo de mortalidad en valores intermedios de la variable de estado (Figura 12B). El crecimiento en área basal tuvo un comportamiento similar al de la mortalidad, pero con un máximo en valores un poco más bajos de la variable de estado (Figura 12C).

Al analizar la relación de los procesos antagónicos positivos con el área basal, es decir, el reclutamiento y el crecimiento en conjunto, se observó que la relación de éstos con la variable de estado fue negativa en promedio (Figura 13). Además, los procesos positivos combinados tuvieron valores negativos sólo cuando el área basal $> 40 \text{ m}^2 \text{ ha}^{-1}$.

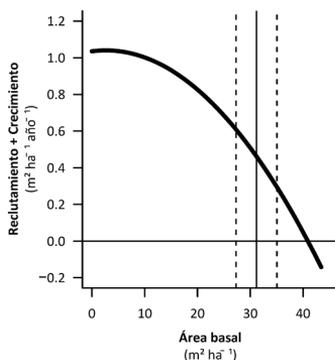


Figura 13. Respuesta conjunta del reclutamiento y el crecimiento a la variación en el área basal de la comunidad.

Entre todos los procesos antagónicos analizados, es notable que en ningún caso el modelo nulo fue el tuvo el mejor ajuste. De hecho, aún más notable fue que, exceptuando a la respuesta de la mortalidad a los cambios en área basal, todos los modelos mostraron la relación predicha por la hipótesis del estudio.

3.4 Resolución temporal para el análisis de la resiliencia

Si bien los LMEMs del cambio neto y de los procesos antagónicos siempre tuvieron relaciones de algún tipo con las variables de estado (i.e., el mejor modelo en ningún caso fue el nulo), también es cierto que en la mayoría de los casos los coeficientes de determinación mostraron valores relativamente bajos (Cuadro 2; Anexo – Cuadro 1B, C, D). Cuando se reemplazaron los LMEMs por regresiones lineales simples para analizar dichas relaciones, los coeficientes de determinación incrementaron de manera considerable (Cuadro 2; Figuras 14, 15 y 16). El caso más notable fue el del cambio neto en área basal, que pasó de una R^2_{cond} de 0.06 en los LMEMs a una R^2_{adj} de 0.43 en su respectiva regresión lineal (Figura 14A).

La función de enlace que mejor describió la relación entre las tasas de cambio y las variables de estado pasó de cuadrática en los LMEMs a lineal en las regresiones (Cuadro 2). A pesar de este cambio en las funciones involucradas, tanto

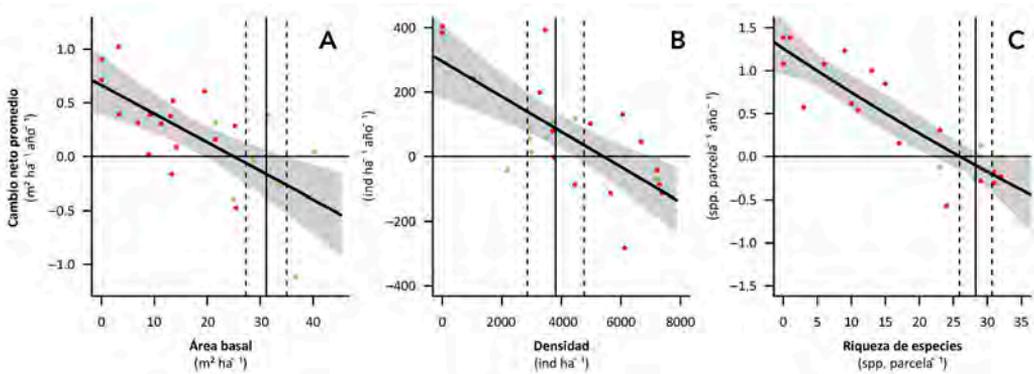


Figura 14. Efecto de las variables de estado sobre los procesos antagónicos asociados. Las líneas negras gruesas representan los LMEMs mejor ajustados, mientras que las líneas rojas y verdes representan a los modelos ajustados para el bosque secundario y primario, respectivamente, considerando a las parcelas como efecto aleatorio. Las líneas verticales continuas y punteadas representan, respectivamente, los estimados para el intercepto y su intervalo de confianza del 95 % por el modelo nulo (sólo intercepto) en el bosque maduro. Se muestra la respuesta de los procesos antagónicos asociados al área basal (reclutamiento [A], mortalidad [B], crecimiento [C]), a la densidad de árboles (reclutamiento [D], mortalidad [E]), y a la riqueza de especies (reclutamiento [F], mortalidad [G]).

Cuadro 2. Comparación de las funciones ajustadas y los coeficientes de determinación para los LMEMs y para las regresiones lineales de las variables de estado, sus tasas de cambio y sus procesos antagónicos. La columna ‘Función’ muestra la función de enlace con mejor ajuste (i.e., menor AIC y mayor simplicidad). Para los LMEMs el coeficiente de determinación mostrado es el condicional, que considera el efecto de las parcelas como factor aleatorio, mientras que para las regresiones el coeficiente de determinación mostrado es el ajustado, que está penalizado en función de la complejidad del modelo lineal.

<i>Cambio neto o proceso antagónico</i>	<i>LMM</i>		<i>LM</i>	
	<i>Función</i>	<i>R2cond</i>	<i>Función</i>	<i>R2</i>
Área basal				
Cambio neto	Cuadrática	0.07	Lineal	0.43
Reclutamiento	Cuadrática	0.11	Cuadrática	0.70
Mortalidad	Cuadrática	0.15	Cuadrática	0.31
Crecimiento	Cuadrática	0.04	Cuadrática	0.35
Rec + Crec	Cuadrática	0.05	Lineal	0.23
Densidad				
Cambio neto	Cuadrática	0.27	Lineal	0.57
Reclutamiento	Cuadrática	0.23	Cuadrática	0.16
Mortalidad	Cuadrática	0.38	Lineal	0.61
Riqueza de especies				
Cambio neto	Cuadrática	0.21	Lineal	0.35
Reclutamiento	Cuadrática	0.19	Lineal	0.70
Mortalidad	Cuadrática	0.06	Lineal	0.61

el signo de la pendiente como el valor puntual de la variable de estado cuando la función cruza el eje horizontal fueron muy similares en ambos tipos de modelos. Para las regresiones lineales, la función del área basal cruzó en valores inferiores a los del intervalo de confianza para el bosque maduro, la densidad lo hizo por encima, mientras que la riqueza de especies lo hizo dentro del intervalo de confianza, si bien en el límite inferior de éste.

En las regresiones lineales los procesos antagónicos tuvieron relaciones con su variable de estado congruentes con las encontradas por los LMEMs (Figura 15). En el caso del área basal, el modelo cuadrático fue el mejor apoyado

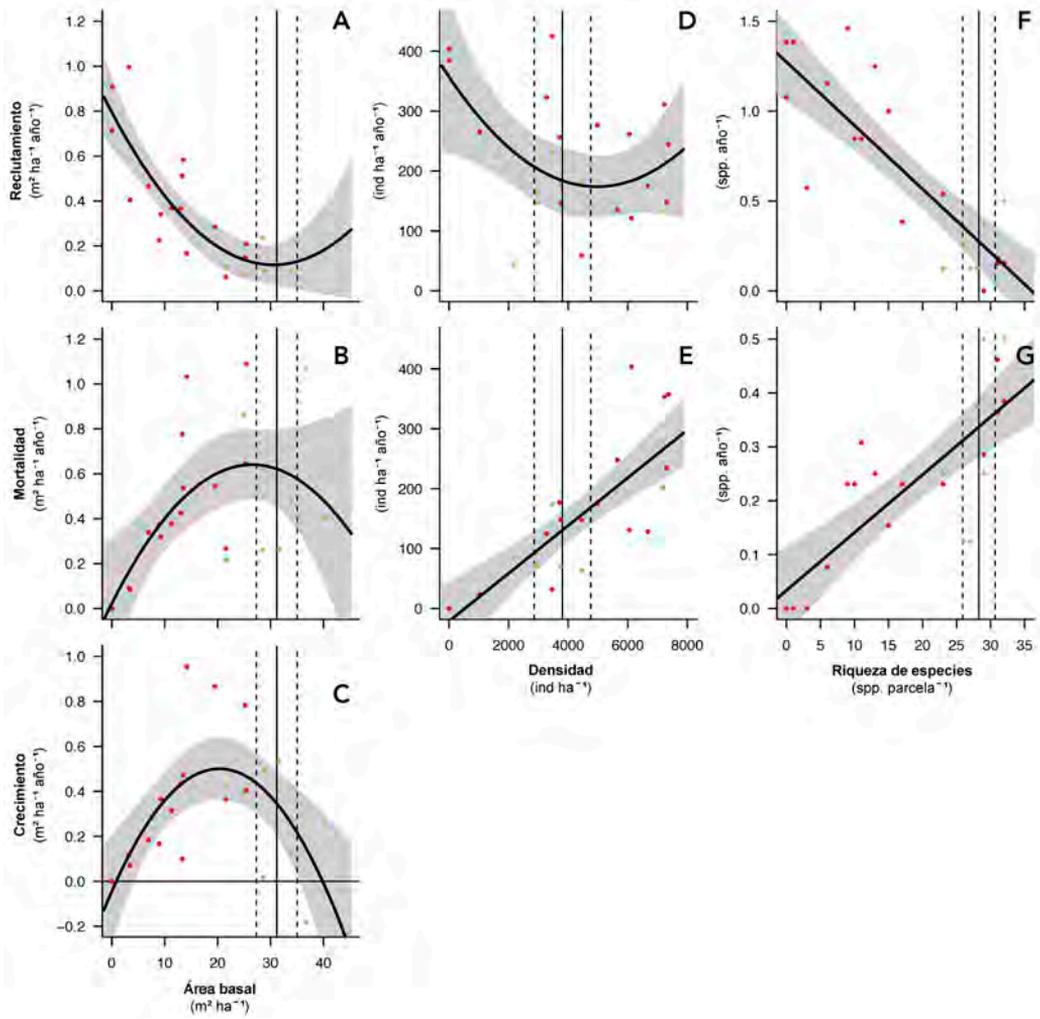


Figura 15. Análisis de la resiliencia comunitaria desglosada por procesos antagónicos, evaluado de inicio a fin del periodo de seguimiento de cada parcela.

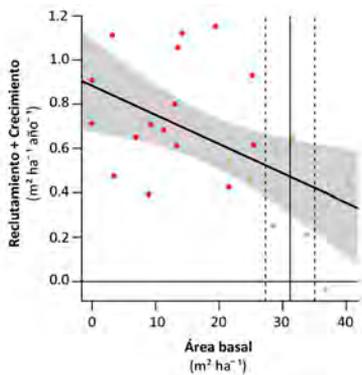


Figura 16. Análisis conjunto del reclutamiento y el crecimiento para el área basal, evaluado de inicio a fin del periodo de seguimiento de cada parcela.

para todos sus procesos antagónicos asociados (Figura 15A-C), con excepción de la combinación del reclutamiento y el crecimiento, en cuyo caso el modelo mejor apoyado fue el lineal (Figura 16). En el caso de la densidad, la mortalidad estuvo mejor descrita por el modelo lineal (Figura 15E), mientras que en el caso de la riqueza de especies, tanto su relación con el reclutamiento como con la mortalidad fueron mejor descritas por el modelo lineal (Figura 15 F y G). Para la mayoría de las combinaciones de procesos antagónicos y variables de estado se observaron incrementos en el ajuste de los modelos, siendo las más notables el reclutamiento en el área basal, la mortalidad en la densidad, y tanto el reclutamiento como la mortalidad en la riqueza de especies (Cuadro 2; Anexo–Cuadro A1 B-G). La única excepción correspondió al reclutamiento en la densidad (R^2_{cond} de 0.23; R^2_{adj} de 0.16).





4 | DISCUSIÓN

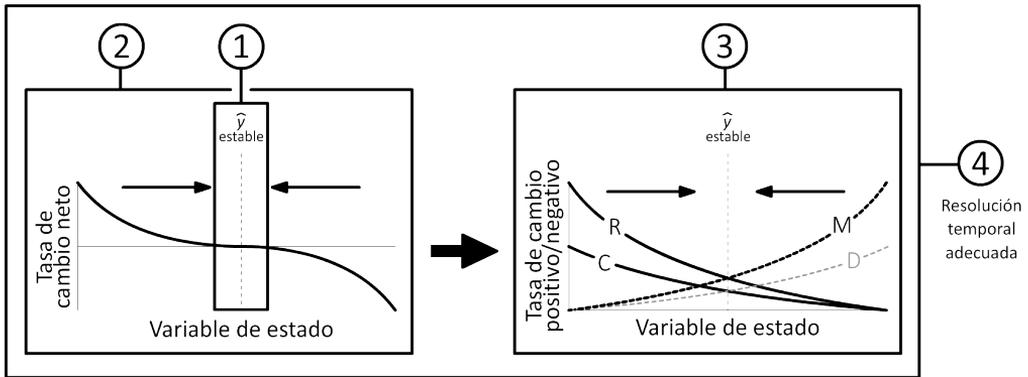


Figura 17. Estructura de la discusión. Los números encerrados en un círculo representan cada una de las subdivisiones de ésta: (1) Estabilidad en la dinámica del bosque maduro; (2) Dinámica de las variables de estado; (3) Dinámica de los procesos antagónicos; (4) Resolución temporal para el análisis de la resiliencia.

Para responder a la pregunta de esta investigación, que fue explorar la regulación comunitaria de los procesos demográficos antagónicos y su papel en la resiliencia de un bosque tropical caducifolio, la discusión de este trabajo se dividió en cuatro apartados. Estos apartados están relacionados con diferentes aspectos de la resiliencia (Figura 17). Primero, el apartado de Estabilidad en la dinámica del bosque maduro discute la estabilidad de las variables de estado observada en este tipo de bosques, y busca establecer un valor de referencia o una zona de equilibrio para cada una de las variables analizadas en esta investigación. El apartado de Dinámica de las variables de estado explora la resiliencia de las variables de estado a través de la respuesta de sus respectivas tasas de cambio, bajo la premisa de que una variable resiliente tiene una relación negativa con su tasa de cambio. Posteriormente, el apartado de Dinámica de los procesos antagónicos disgrega las causas del cambio en las variables de estado, y explora la relación de cada uno de los procesos antagónicos con sus respectivas variables de estado. Por último, el apartado de Resolución temporal para el análisis de la resiliencia analiza las dos diferentes resoluciones temporales empleadas en esta investigación, y discute cuál de ellas es más adecuada para evaluar la resiliencia de un bosque tropical caducifolio. Esta estructura permite alinear las observaciones hechas en esta investigación con el marco teórico de la resiliencia.

4.1 Estabilidad en la dinámica del bosque maduro

Como se esperaba, el bosque maduro tuvo un comportamiento relativamente estable a lo largo de periodo de estudio. Este comportamiento parece reflejar, al menos en parte, el balance en el efecto de los procesos antagónicos. Es

destacable el hecho de que la interpretación de la dinámica del bosque maduro difiere de la hecha previamente para este mismo bosque, donde se hipotetizaba que la dinámica de los atributos comunitarios tenía un comportamiento direccional (Muñoz, 2015). La nueva información incorporada a este análisis muestra de forma más clara que los valores de los atributos comunitarios no se alejan demasiado del valor medio de cada variable (Swaine et al., 1987; Santos et al., 2017); en algunos casos, incluso hay fuertes indicios de la existencia de un patrón cíclico en su dinámica. Dichas fluctuaciones cíclicas fueron observadas principalmente para el área basal y el número de especies. En términos de los procesos antagónicos y de los ciclos de retroalimentación hipotetizados inicialmente, la amplitud de los ciclos (i.e., su duración) es una forma potencial de evaluar cuantitativamente el retraso en la respuesta de las tasas de cambio a incrementos o decrementos del valor de la variable de estado.

A diferencia de los resultados para el área basal y la riqueza de especies, la dinámica de la densidad de individuos siguió un patrón completamente diferente: si bien el modelo lineal ajustado a la dinámica de esta variable fue el mejor apoyado, al examinar la dinámica individual de cada parcela emergieron dos patrones comunes a todas ellas. El primero consiste en un decremento generalizado en los valores de inicio a fin del periodo de estudio (similar a lo observado por Enquist y Enquist, 2011), que resultó en una pendiente negativa para el modelo lineal ajustado. A su vez, el segundo patrón sugiere que hubo un pulso de reclutamiento entre los años 2011 y 2013 en las parcelas cuyos valores estaban incluidos en el intervalo de confianza, entre las cuales las únicas excepciones fueron las dos parcelas ubicadas en los extremos alto y bajo de la densidad. Cabe hacer notar que este pulso de reclutamiento incidió particularmente sobre los individuos más pequeños ($DAP < 2.5$ cm), los cuales contribuyen con poca biomasa a la comunidad, y por esta razón dicho incremento numérico no se reflejó en la dinámica del área basal. Además, el cambio numérico tampoco afectó notoriamente al número de especies, variable que sólo se incrementó ligeramente ante el drástico reclutamiento de nuevos individuos. Probablemente esta falta de coordinación entre las variables de estado se deba a que la riqueza de especies es una variable que puede dar cabida a mucha redundancia, en el sentido de que los individuos que se incorporan a la comunidad pocas veces representan a especies que estaban ausentes en ella (Gotelli y Coldwell, 2001).

Los diferentes comportamientos de las distintas variables comunitarias constituyen un hallazgo relevante para el estudio de la dinámica y resiliencia de los bosques tropicales. Sin embargo, debe reconocerse que esta aparente independencia entre dichas variables está acotada a ciertos límites. Por ejemplo, si el número de individuos disminuye drásticamente, la riqueza de la comunidad seguramente disminuiría también (Gotelli y Coldwell, 2001). De igual manera,

una reducción del número de especies podría afectar negativamente la diversidad funcional de la comunidad (Villegger et al., 2008), afectando a su vez la tasa de captura y la capacidad de almacenamiento de carbono de estos bosques (Peterson et al., 1998; Tilman et al., 2001; Poorter et al., 2015). Aun con estas posibles restricciones, los resultados de este estudio sugieren que al menos para la magnitud de los cambios registrados en el bosque maduro, que suelen ser poco drásticos, no parece haber una correlación entre las dinámicas de las diferentes variables de estado. Esta observación justifica el análisis por separado de las variables de estado (e.g., Chave et al., 2008; Mora et al., 2015; Poorter et al., 2016, 2017; Rozendaal et al., 2017; Hu et al., 2018), a pesar de la tendencia creciente de realizar análisis integrados (si bien analíticamente complejos) del cambio en distintas variables de la comunidad (Walker et al., 2003; Norden et al., 2015; van der Sande et al., 2017).

Los patrones en la dinámica de la densidad se asemejan mucho a los reportados por Enquist y Enquist (2011) para Guanacaste, Costa Rica, quienes registraron un decremento general en la densidad en bosques secundarios de edades muy avanzadas de recuperación (> 80 años). Si bien estas observaciones fueron hechas en bosques secundarios, hay evidencia que apunta a que la estructura de la comunidad (i.e., configuración tridimensional) es la característica que más rápidamente se recupera después de un fuerte disturbio, y que su dinámica se asemeja mucho a la de los bosques maduros en etapas tardías (Poorter et al., 2016; R. Muñoz, J.A. Meave y E.J. González, datos no pub.). De este modo, el estudio de Enquist y Enquist (2011) podría revelar una dinámica direccional en torno a esta variable —y por lo tanto un cambio en el estado de equilibrio de la comunidad—, o bien, una dinámica cíclica apreciable en un plazo mayor que el periodo de estudio utilizado tanto en dicha investigación (20 años) como en la de la presente tesis (9 años). En cualquier caso, la reducción promedio de la densidad fue poco importante (tan baja como 0.3 % anual), por lo que se consideró la predicción del modelo nulo (tanto el valor medio como el intervalo de confianza de 95 %) como el estimador de la zona de equilibrio.

4.2 Dinámica de las variables de estado comunitarias

La dinámica cíclica de algunas parcelas para el área basal y para el número de especies, así como la variación relativamente pequeña en sus valores a lo largo del tiempo, sugieren que la amplitud de la zona de equilibrio para dichas variables es relativamente estrecha. Este hecho por sí mismo podría apuntar a la existencia de un atractor fuerte en la cuenca de atracción de la comunidad, pero la incorporación de parcelas alejadas de esta supuesta zona de equilibrio puede arrojar información que refuerce esta hipótesis. Tal como se planteó en la intro-

ducción de este trabajo, la predicción de dicha hipótesis es que las parcelas más alejadas de la zona de equilibrio mostrarían tasas de cambio más altas y tendientes a alcanzar dicha zona y que, una vez alcanzados los parámetros establecidos por la zona de equilibrio, la tasa de cambio dejaría de ser direccional y mostraría más bien un balance dinámico entre los procesos antagónicos que afectan a las variables de estado (van Breugel et al., 2006).

Las Figuras 11 y 14, que incorporan tanto las tasas de cambio de los bosques maduros como de los que están en regeneración, apoyan la hipótesis del balance de los procesos antagónicos, ya que en ellas se aprecia que las tasas de cambio son positivas cuando se está por debajo de la zona de equilibrio, y negativas cuando se está por encima. Así mismo, el cruce de la función a través del eje horizontal, el cual describe el valor puntual donde la comunidad no cambia en el tiempo, se localizó dentro del intervalo de confianza de la zona de equilibrio comunitaria para el área basal y para la riqueza de especies. Esto constituye una evidencia muy fuerte de que la comunidad, en promedio, cambia relativamente poco cuando se acerca a dicha zona y de que, en consecuencia, se alcanza un balance entre el efecto de los procesos antagónicos. Esto es congruente con lo encontrado por Lebrija Trejos et al. (2008) para la densidad de los bosques secundarios del mismo sitio de estudio, quienes encontraron que el valor de esta variable muestra una función sigmoideal que se satura (i.e., se estabiliza) conforme se aproxima a los valores del bosque maduro. También es congruente con lo encontrado por Guariguata y Ostertag (2001) para varios sitios de bosques neotropicales húmedos, así como por Rozendaal et al. (2017) para los sitios de Kiuic (bosque seco) y Sarapiquí (bosque húmedo), donde en cronosecuencias de muy largo plazo (> 100 años) encontraron que el área basal describía tendencias similares a las encontradas por Lebrija-Trejos et al. (2008). Si bien Lebrija-Trejos et al. (2008) encontraron que la función que mejor describía la trayectoria sucesional de la riqueza era la lineal (i.e., incremento constante), los valores encontrados para las parcelas en estados sucesionales tardíos (> 35 años) son muy similares a los encontrados para el bosque maduro.

Por el contrario, tanto los modelos de efectos mixtos como el análisis del periodo completo mostraron que la función de la tasa de cambio y la densidad cruza el eje horizontal por encima de la zona de equilibrio. En términos reales, esto puede interpretarse como un incremento potencial en la densidad de la comunidad, aun después de alcanzar la zona de equilibrio. Si bien las observaciones hechas en el bosque maduro y los resultados de Enquist y Enquist (2011) en Costa Rica apoyan esta idea, un incremento ad infinitum en la densidad es poco razonable debido a que la capacidad de carga de cualquier comunidad es finita (Begon et al., 2006; Stankova y Diéguez-Aranda, 2017). Otro hecho que refuta esta posibilidad es la posición relativa de las parcelas de bosque maduro y secun-

dario, ya que todas ellas se encuentran en su mayoría por encima de los valores medios para el bosque maduro (véase también Romero-Pérez, 2011). Esto es el caso opuesto de los hallazgos para el área basal y en la riqueza de especies, donde la mayoría de las parcelas de bosque secundario mostró valores inferiores a los del bosque maduro (Lebrija-Trejos et al., 2008; Romero-Pérez, 2011; Poorter et al., 2016), aunque es idéntico a los hallazgos de van Breugel et al. (2006) en un bosque húmedo del sur de México.

Los incrementos en la densidad por encima del valor de referencia del bosque maduro pueden deberse a una inercia sucesional en la densidad de individuos (Chazdon et al., 2007; del Castillo, 2015). En términos ecológicos, la cantidad de biomasa almacenada por individuo es relativamente pequeña al inicio de la sucesión, y por ello el requerimiento de recursos también lo es (Pretzsch, 2005). Cuando la disponibilidad de recursos es alta, como al inicio de la sucesión, el número de individuos en la comunidad aumenta rápidamente (van Breugel et al., 2006), sobrepasando en pocos años el valor de referencia del bosque maduro. A medida que la sucesión avanza, los individuos aumentan su biomasa y su requerimiento de recursos, compitiendo entre sí e iniciando un proceso de autoclareo (Westoby, 1984; Stankova y Diéguez-Aranda, 2017; Trouvé et al., 2017). La densidad de individuos se convierte entonces en una función de la biomasa de la comunidad y del tamaño de los individuos (Westoby, 1984; Pretzsch, 2005), mientras que, a su vez, el tamaño de los individuos está determinado por su edad y su identidad taxonómica. Debido a que el tamaño de los individuos y la composición taxonómica de la comunidad pueden ser relativamente bien descritos utilizando modelos sucesionales (i.e., incorporando a la edad desde el abandono como variable explicativa), es razonable pensar que la densidad pueda ser mejor explicada por el modelo sucesional que por el modelo hipotetizado en esta tesis. Ejemplo de ello es lo encontrado por Lebrija-Trejos et al. (2008) para esta misma localidad, quienes utilizaron a la edad como variable explicativa del cambio en la densidad, si bien es cierto que ellos también encontraron una gran variación en los valores observados de densidad cuando su función sigmoideal se saturaba alrededor de los 6000 ind ha⁻¹.

De acuerdo con el marco teórico de la resiliencia (Holling, 1973), el comportamiento observado para la densidad podría explicarse a través de la existencia de un atractor débil en el paisaje de estabilidad de esta variable. Esta idea se apoya en el comportamiento de la densidad con respecto al valor de referencia del bosque maduro, si se toma en cuenta la edad sucesional de las parcelas. La densidad describe una transición rápida de los valores bajos (parcelas con 0, 1 y 5 años) a los valores muy altos (parcelas con 7, 9, 11 y 16 años) en un periodo de tiempo muy corto. Posteriormente, la mayoría de las parcelas que adquieren valores por encima del valor de referencia adquieren una tasa de cambio nega-

tiva, por lo que tienden a regresar hacia el valor de referencia. Si el atractor de la cuenca de atracción fuera realmente fuerte, como en el caso del área basal o de la riqueza de especies, la densidad debería tender a ir desde los valores bajos hacia la zona de equilibrio, y una vez que alcanzara la zona de equilibrio, el atractor debería retener el estado de la comunidad cerca de él (e.g., Swaine et al., 1987; Sheil y May, 1996; Muñoz, 2015; Santos et al., 2017). En consistencia con lo descrito por Holling (1973) en su artículo original sobre resiliencia, en algunos casos el estado de la comunidad tiende hacia el atractor siguiendo una trayectoria espiral. Dicho de otra manera, si bien el atractor posee la capacidad de atraer y retener a la comunidad, cuando la comunidad tiene inercia suficiente puede pasar de largo por el atractor y alejarse hasta llegar a una zona donde la fuerza del atractor compense la inercia y frene el escape de la comunidad (siempre y cuando la comunidad no escape de la cuenca de atracción; Walker et al., 2003).

4.3 Dinámica de los procesos antagónicos

Tal como se estableció en el marco teórico, las tasas de cambio neto resultan del balance de los procesos antagónicos que actúan sobre ellas. Cuando la intensidad de los procesos antagónicos positivos es mayor que la de los negativos, la tasa de cambio se hace positiva. Por el contrario, cuando los procesos negativos son más intensos, entonces la tasa de cambio es negativa. En consecuencia, cuando actúan con una intensidad similar, aunque el balance tenga cierto desfase, la tasa de cambio promedio es cero. De acuerdo con la hipótesis de este trabajo, los procesos antagónicos de ganancia deberían estar relacionados negativamente con su variable de estado debido a que, a medida que incrementa el valor de la variable de estado, la comunidad se satura y las interacciones bióticas de signo negativo se intensifican. Así mismo, los procesos antagónicos de pérdida deberían estar positivamente relacionados si la cantidad de recursos disminuye y las interacciones negativas se intensifican a medida que incrementa el valor de la variable de estado. Por este motivo, se esperaba que los procesos antagónicos guardaran una estrecha relación con su variable de estado, pero sorprendentemente en algunos casos no fue así.

El área basal y la densidad tuvieron ambas sólo un proceso antagónico bien asociado. Para el área basal el proceso mejor asociado fue la ganancia por reclutamiento, mientras que para la densidad el proceso mejor asociado fue la pérdida por mortalidad. A diferencia de estas dos variables, para la riqueza de especies tanto ganancia por inclusión de especies como la pérdida por su exclusión estuvieron bien asociadas a los cambios en la variable de estado. La explicación que puede proponerse para la regulación de los procesos antagónicos, cuando éstos están bien asociados con su variable de estado, es la hipótesis misma de esta in-

vestigación. Por este motivo, resulta interesante explorar las posibles causas de la asociación marginal observada entre el área basal y la mortalidad, así como entre la densidad y el reclutamiento.

La relación entre los valores del área basal y la mortalidad ha sido evaluada en otros estudios, cuyos resultados son contrastantes. Por una parte, van Breugel et al. (2006) encontraron que la mortalidad está mejor explicada por la edad sucesional que por el área basal inicial del periodo. Sin embargo, el valor de R^2 que encontraron para la relación entre el área basal y la mortalidad fue de 0.67, sustancialmente más alto que el encontrado en esta investigación (la R^2_{cond} para el LMEM correspondiente fue 0.15 y la R^2_{adj} para la regresión del periodo completo fue de 0.30). Por otra parte, Rozendaal et al. (2017), que modelaron el efecto de la mortalidad únicamente como función de la edad para sitios de bosque tanto seco como húmedo, obtuvieron un ajuste sustancialmente inferior al obtenido por van Breugel et al., pero similar al de esta investigación; dicho hallazgo podría interpretarse como un desempeño pobre tanto de la edad como del estado comunitario —los cuales están fuertemente correlacionados en general (Lebrija-Trejos et al., 2008)— para explicar la magnitud de la mortalidad. El contraste entre lo encontrado por estas investigaciones sugiere que la importancia de los factores estocásticos puede variar en función de la comunidad estudiada, tal como demuestran los hallazgos de Swenson et al. (2012) y de Norden et al. (2015), que expresamente evaluaron la importancia este factor en la dinámica de los bosques tropicales. Es posible que en el caso de Nizanda la mortalidad esté asociada a factores difícilmente predecibles, tales como el ataque de patógenos (Hubbell y Foster, 1986) o la susceptibilidad diferencial de las especies ante sequías (Phillips et al., 2010; Enquist y Enquist, 2011).

Para el caso de la densidad y su reclutamiento, el estudio de van Breugel et al., tampoco encontró una relación estrecha entre estas dos variables, ni tampoco entre la densidad y su reclutamiento con la edad sucesional. En contraste, para este sitio de estudio, Lebrija Trejos et al. (2008) encontraron que el reclutamiento de nuevos individuos sí respondía fuertemente a la edad de abandono de cada parcela ($R^2 = 0.66$), particularmente para las especies pioneras ($R^2 = 0.98$). Esto sugiere que el reclutamiento y su efecto sobre la densidad están influidos por la edad de las plantas, por el ensamblaje de especies de la comunidad y por la etapa sucesional en que ésta se encuentra. Es posible suponer también que la ausencia de relación entre el reclutamiento y la densidad no necesariamente refuta la hipótesis de esta investigación, sino que más bien sugiere que la predicción para el reclutamiento fue errónea.

Los individuos recién reclutados acaparan pocos recursos, por lo que es posible que se dé una competencia sumamente asimétrica con los individuos

previamente establecidos en la comunidad, que generalmente tienen una capacidad para competir y acaparar recursos más alta. Tal como Tokeshi (1999) señala, esta competencia asimétrica puede fungir más bien como amensalismo en términos ecológicos, por lo que afecta poco o nada a los otros individuos e, indirectamente, a la disponibilidad de recursos. A su vez, la densidad puede ser un mal indicador de la disponibilidad de recursos ya que no considera el tamaño de los individuos.

Fue notable que aun cuando el área basal y la densidad sólo tuvieron un proceso antagónico bien asociado, en el análisis global para estas variables mostró que tuvieron un comportamiento resiliente. Esto apunta a que sólo es necesario que un proceso antagónico esté autorregulado para poder recuperar o mantener el estado de equilibrio. Esto es posible debido a que la tasa de cambio neta es el resultado del balance de los procesos antagónicos; si uno de los procesos antagónicos responde fuertemente al valor de la variable de estado, entonces puede modular el resultado de dicho balance y dirigir la dinámica del atributo hacia su estado de equilibrio.

4.4 Resolución temporal para el análisis de la resiliencia

Prácticamente todas las tasas de cambio neto y los procesos antagónicos mejoraron el ajuste de su respuesta a las variables de estado cuando se redujo la resolución temporal de los análisis. En principio esto puede ser sorprendente debido a que se produce una fuerte pérdida de información al utilizar este enfoque analítico. Sin embargo, también resulta razonable en vista de que este enfoque elimina toda la variabilidad interanual en los datos, que puede ser producto de factores difícilmente predecibles, como el clima. Éste último factor es particularmente importante, ya que los bosques tropicales caducifolios son sistemas muy limitados por la disponibilidad de agua. La precipitación y la manera en que se distribuye a lo largo de la temporada de lluvias su determinan el potencial de crecimiento de las plantas y también el periodo de su actividad metabólica, ya que éstas detienen o ralentizan su crecimiento durante la temporada de secas. Debido a que el bosque estudiado está compuesto principalmente por plantas caducifolias (Pérez-García et al., 2001, 2008; Lebrija-Trejos et al., 2008), el régimen de precipitación (Figura 18) pudo haber jugado un papel importante en la variación no explicada por los modelos construidos.

La variación aleatoria en la precipitación anual puede añadir ruido en la manera en que se comportan las tasas de cambio o los procesos antagónicos durante periodos de tiempo cortos. Sin embargo, por ser variación aleatoria, no afecta de forma consistente a los procesos antagónicos en el largo plazo. Por este

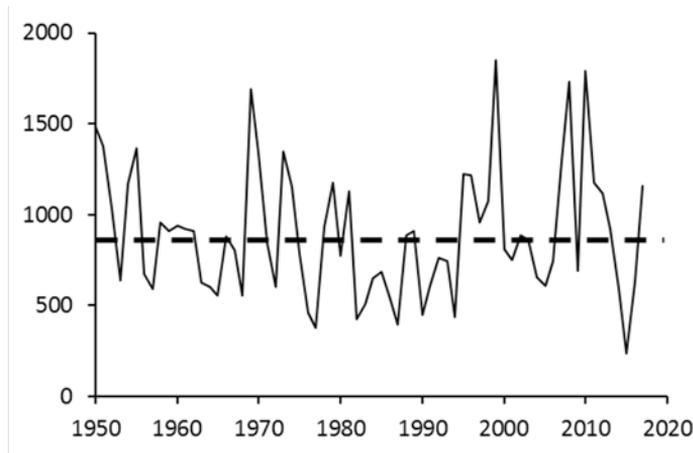


Figura 18. Régimen de precipitación anual entre 1950 y 2017 en Ciudad Ixtepec. Se aprecia que la variación interanual es muy alta con respecto al promedio para el periodo (línea punteada). La estación meteorológica está ubicada a 13 km en línea recta del sitio de estudio. Los datos fueron obtenidos de CLICOM (2017) y CONAGUA.

motivo, resulta razonable suponer que las tendencias dinámicas observadas en esta investigación, particularmente en las tasas de cambio neto y procesos antagonísticos con buena asociación a su variable de estado, fueron producto de los mecanismos ecológicos propios de la comunidad, mientras que la variación no explicada por la hipótesis fue producto de un efecto no evaluado (aunque presumiblemente grande) del clima (e.g., Nakagawa et al., 2000; Bunker y Carson, 2005; Phillips et al., 2010) y otros factores bióticos o abióticos no estudiados (Hubbel y Foster, 1986; Swenson et al., 2012; Norden et al., 2015; van der Sande et al., 2017). Por este motivo, cuando se reduce la resolución temporal del análisis, también se reduce el ruido añadido por estos factores y es posible apreciar las tendencias generales de recuperación o mantenimiento del estado de equilibrio, es decir, de la resiliencia de la comunidad.

Conocer la escala temporal adecuada de análisis para la dinámica de los bosques tropicales es importante para hacer una correcta evaluación de su resiliencia. Ventanas temporales muy cortas, como los periodos anuales utilizados en los LMEMs, muestran que las variables de estado tienen comportamientos resilientes en términos generales (el modelo nulo en todos los casos fue el que recibió menos apoyo de los datos), pero también tienen un ajuste relativamente pobre a los datos, si bien el periodo de estudio completo fue el mismo que para las regresiones lineales. Los análisis donde se ignoró por completo lo ocurrido en la parte intermedia del periodo de estudio (i.e., donde sólo se consideró el inicio y el final de dicho periodo) tuvieron mucho mejor ajuste, pues describen la tendencia general de la dinámica en un periodo de tiempo más largo (de 8 a 13 años,

dependiendo de la parcela). En un futuro sería deseable analizar los datos utilizados en esta investigación, así como en otras realizadas en diferentes localidades, para determinar qué efecto ejerce la resolución temporal sobre las conclusiones que se pueden hacer al respecto.





5 | CONCLUSIÓN

El estudio de la dinámica del bosque tropical caducifolio, su resiliencia, y el análisis de sus procesos demográficos antagónicos arrojó cuatro principales conclusiones.

1. La dinámica del bosque maduro mostró un comportamiento estable con respecto al área basal y a la riqueza de especies. Esto permitió establecer la zona y la amplitud relativa del atractor de la cuenca de atracción en que se encuentra la comunidad con respecto a estas variables de estado. Por su parte, la densidad de individuos mostró una dinámica ligeramente direccional. Esto podría indicar dos posibles escenarios: que la comunidad está transitando de un estado estable a otro, o bien que la densidad está también en un estado de equilibrio estable, pero es necesario un lapso temporal más grande para apreciarlo.

2. El análisis conjunto de los bosques maduros y secundarios mostró que todas las variables de estado tuvieron un comportamiento resiliente; esto significa que cuando el bosque estaba fuera del atractor, tendía a ir hacia él, y cuando estaba en el atractor, tendía a permanecer en él. Sin embargo, reafirmando la primera conclusión con respecto a la densidad, ésta fue la variable de estado que mostró el comportamiento menos resiliente en relación con las otras. Esto refuerza la idea de que la densidad posee un atractor relativamente débil en su cuenca de atracción.

3. El desglose por proceso antagónico de la dinámica de las variables de estado mostró que, si bien todos estos procesos están asociados con su respectiva variable de estado, la magnitud de dicha asociación varía fuertemente entre procesos y variables. También mostró que, en muchos casos, la relación no era la que se esperaba según el modelo de equilibrio dinámico de los procesos antagónicos. Lo anterior no descalifica la hipótesis de este trabajo, sino que más bien apoya la idea de que ciertos procesos no forman un ciclo de retroalimentación negativo muy estrecho con su variable de estado, ya que puede haber procesos estocásticos o externos a la comunidad que los afecten en mayor medida. También puede sugerir que interacciones que afectan positivamente la adecuación de las poblaciones involucradas (es decir, el mutualismo y la facilitación) sean más relevantes de lo que esperaba originalmente.

4. La mejora en el ajuste de los modelos cuando se redujo la resolución temporal del análisis sugiere dos cosas. Primero, que puede haber retrasos notables en la respuesta de los procesos antagónicos al estado de la comunidad, y que éstos se diluyen cuando se amplía la ventana temporal del estudio. Segundo, que las inferencias con respecto a la resiliencia de las comunidades están fuertemente determinadas por la duración de los estudios. Esto último es particularmente importante, sobre todo porque se pueden obtener conclusiones totalmente opuestas si se utilizan ventanas y longitudes temporales distintas en el análisis de una misma comunidad.

Este trabajo pone de manifiesto que, efectivamente, la regulación comunitaria de los procesos demográficos con efectos antagónicos es muy relevante para la dinámica de sus variables de estado y su resiliencia. Sin embargo, también expone la necesidad de estudiar los factores ajenos a la comunidad para entender su dinámica, y particularmente la precipitación en lo que respecta al bosque tropical caducifolio. Una comprensión adecuada de la dinámica y la resiliencia de los bosques tropicales nos permitirá diseñar mejores estrategias para combatir la degradación y transformación de éstos a nivel mundial, así como entender los efectos potenciales del cambio climático global sobre la vegetación de los trópicos.

| REFERENCIAS

A hombros de gigantes

- Balvanera P, Pfisterer AB, Buchmann N, He JS, Nakashizuka T, Raffaelli D & Schmid B (2006). Quantifying the evidence for biodiversity effects on ecosystem functioning and services. *Ecology Letters*, 9(10), 1146-1156.
- Begon M, Townsend CR y Harper JL (2006). *Ecology: from Individuals to Ecosystems* (4a ed.). Malden, E.U.A.: Blackwell Publishing.
- Bonan GB (2008). Forests and climate change: Forcings, feedbacks, and the climate benefits of forests. *Science*, 320(5882), 1444-1449.
- Callaway RM y Walker LR (1997). Competition and facilitation: a synthetic approach to interactions in plant communities. *Ecology*, 78(7), 1958-1965.
- Chao A, Gotelli NJ, Hsieh TC, Sander EL, Ma KH, Colwell RK y Ellison AM (2014). Rarefaction and extrapolation with Hill numbers: a framework for sampling and estimation in species diversity studies. *Ecological Monographs*, 84(1), 45-67.
- Chave J, Coomes D, Jansen S, Lewis SL, Swenson NG y Zanne AE (2009). Towards a worldwide wood economics spectrum. *Ecology Letters*, 12(4), 351-366.
- Chave J, Réjou-Méchain M, Búrquez A, Chidumayo E, Colgan MS, Delitti WBC, Duque A, Eid T, Fearnside PM, Goodman RC, Henry M, Martínez-Yrizar A, Mugasha WA, Muller-Landau HC, Mencuccini M, Nelson BW, Ngomanda A, Nogueira EM, Ortíz-Malavassi E, Péliissier R, Ploton P, Ryan CM, Saldarriaga JG y Vieilledent G (2014). Improved allometric models to estimate the aboveground biomass of tropical trees. *Global Change Biology*, 20(10), 3177-3190.
- Chazdon RL, Letcher SG, van Breugel M, Martínez-Ramos M, Bongers F y Finegan B (2007). Rates of change in tree communities of secondary Neotropical fo-

- rests following major disturbances. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, 362(1478), 273-289.
- Clark JA y Covey KR (2012). Tree species richness and the logging of natural forests: A meta-analysis. *Forest Ecology and Management*, 276, 146-153.
- Davies SJ (2001). Tree mortality and growth in 11 sympatric *Macaranga* species in Borneo. *Ecology*, 82(4), 920–932.
- del Castillo RF (2015). A conceptual framework to describe the ecology of fragmented landscapes and implications for conservation and management. *Ecological Applications*, 25(6), 1447–1455.
- Enquist BJ y Enquist CA (2011). Long-term change within a Neotropical forest: assessing differential functional and floristic responses to disturbance and drought. *Global Change Biology*, 17(3), 1408-1424.
- Feagin RA y Wu XB (2007). The spatial patterns of functional groups and successional direction in a coastal dune community. *Rangeland Ecology & Management*, 60(4), 417–425.
- Fine PVA, Ree RH y Burnham RJ (2008). The disparity in tree species richness among tropical, temperate, and boreal biomes: The geographical area and age hypothesis. En Carson, R. P., y Schnitzer, S. A. (Eds.), *Tropical Forest Community Ecology*. Oxford, Reino Unido: Blackwell, pp. 31–45.
- Gamfeldt L, Snäll T, Bagchi R, Jonsson M, Gustafsson L, Kjellander P, Ruiz-Jaen MC, Fröberg M, Stendahl J, Philipson CD, Mikusiński G, Andersson E, Westerlund B, Andrén H, Moberg F, Moen J y Bengtsson J (2013). Higher levels of multiple ecosystem services are found in forests with more tree species. *Nature Communications*, 4, 1340.
- Hu J, Herbohn J, Chazdon RL, Baynes J, Wills J, Meadows J y Soheli MSI (2018). Recovery of species composition over 46 years in a logged Australian tropical forest following different intensity silvicultural treatments. *Forest Ecology and Management*, 409, 660-666.
- Kottek M, Grieser J, Beck C, Rudolf B y Rubel F (2006). World map of the Köppen-Geiger climate classification updated. *Meteorologische Zeitschrift*, 15(3), 259–263.
- Lebrija-Trejos E, Bongers F, Pérez-García EA y Meave JA (2008). Successional change and resilience of a very dry tropical deciduous forest following shifting agriculture. *Biotropica*, 40(4), 422–431.
- Lebrija-Trejos E, Meave JA, Poorter L, Pérez-García EA y Bongers F (2010). Pa-

- thways, mechanisms and predictability of vegetation change during tropical dry forest succession. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics*, 12(4), 267–275.
- Lebrija-Trejos E, Pérez-García EA, Meave JA, Poorter L y Bongers F (2011). Environmental changes during secondary succession in a tropical dry forest in Mexico. *Journal of Tropical Ecology*, 27(5), 477–489.
- Lewis SL, Phillips OL, Sheil D, Vinceti B, Baker TR, Brown S, Graham AW, Higuchi N, Hilbert DW, Laurance WF, Lejoly J, Malhi Y, Monteagudo A, Núñez Vargas P, Sonké B, Nur Supardi MN, Terborgh JW y Vásquez Martínez R (2004). Tropical forest tree mortality, recruitment and turnover rates: calculation, interpretation and comparison when census intervals vary. *Journal of Ecology*, 92(6), 929–944.
- Mac Arthur RH y Wilson EO (1967). *The Theory of Island Biogeography*. Nueva Jersey, E.U.A.: Princeton University Press.
- Mueller RC, Scudder CM, Poorter ME, Talbot Trotter R, Gehring CA y Whitham TG (2005). Differential tree mortality in response to severe drought: evidence for long-term vegetation shifts. *Journal of Ecology*, 93(6), 1085–1093.
- Mueller-Dombois D y Ellenberg H (1974). *Aims and Methods of Vegetation Ecology*. Nueva York, E.U.A.: John Wiley & Sons.
- Muñoz R (2015). Dinámica de la estructura y la diversidad de un bosque tropical caducifolio del Istmo de Tehuantepec, Oaxaca, México. Tesis (Licenciatura en Biología), Universidad Nacional Autónoma de México, México D.F.
- Norden N, Angarita HA, Bongers F, Martínez-Ramos M, Granzow de la Cerda I, van Breugel M, Lebrija-Trejos E, Meave JA, Vandermeer J, Williamson GB, Finegan B, Mesquita R y Chazdon RL (2015). Successional dynamics in Neotropical forests are as uncertain as they are predictable. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 112(26), 8013–8018.
- Pérez-García EA y Meave JA (2004) Heterogeneity of xerophytic vegetation of limestone outcrops in a tropical deciduous forest region in southern México. *Plant Ecology*, 175(2), 147–163.
- Pérez-García EA, Meave JA 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 EA, Meave JA, Villaseñor JL, Gallardo-Cruz JA y Lebrija-Trejos EE (2010). Vegetation heterogeneity and life-strategy diversity in the flora of

- the heterogeneous landscape of Nizanda, Oaxaca, Mexico. *Folia Geobotanica*, 45(2), 143–161.
- Pérez-Gutiérrez R, Solari LA, Gómez-Tuena A y Valencia VA (2009). El terreno Cuicateco: ¿cuenca oceánica con influencia de subducción del Cretácico Superior en el sur de México? Nuevos datos estructurales, geoquímicos y geocronológicos. *Revista Mexicana de Ciencias Geológicas*, 26(1), 222–242.
- Peterson G, Allen CR y Holling CS (1998). Ecological resilience, biodiversity, and scale. *Ecosystems*, 1(1), 6-18.
- Phillips OL y Gentry AH (1994). Increasing turnover through time in tropical forests. *Science*, 263(5149), 954–958.
- Phillips OL, Baker TR, Arroyo L, Higuchi N, Killeen TJ, Laurance WF, Lewis SL, Lloyd J, Malhi Y, Monteagudo A, Neill DA, Núñez Vargas P, Silva JNM, Terborgh J, Vásquez Martínez R, Alexiades M, Almeida S, Brown S, Chave J, Comiskey JA, Czimczik CI, Di Fiore A, Erwin T, Kuebler C, Laurance SG, Nascimento HEM, Olivier J, Palacios W, Patiño S, Pitman NCA, Quesada CA, Saldías M, Torres Lezama A y Vinceti B (2004). Pattern and process in Amazon tree turnover, 1976-2001. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London: Biological Sciences*, 359(1443), 381–407.
- Pickett STA y Cadenasso ML (2006). Vegetation dynamics. En: van der Maarel, E. (Ed.), *Vegetation Ecology* (2da ed.). Malden, E.U.A.: Blackwell Publishing, pp. 174–198.
- Poorter L, Bongers F, Aide M, Almeyda Zambrano AM, Balvanera P, Becknell J, Boukili V, Broadbent E, Chazdon R, Craven D, de Almeida-Cortez JS, Cabral GAL, de Jong B, Denslow J, Dent D, DeWalt SJ, Dupuy JM, Durán SM, Espíritu-Santo MM, Fandino MC, Hall J, Hernández Stefanoni JL, Jakovac CC, Junqueira AB, Kennard D, Letcher S, Lohbeck M, Marín-Spiotta E, Martínez-Ramos M, Massoca P, Meave JA, Mesquita R, Mora F, Muñoz R, Muscarella B, Nunes YRF, Ochoa-García S, Orihuela-Belmonte E, Peña-Claro M, Pérez-García EA, Piotta D, Powers JS, Rodríguez-Velázquez J, Romero-Pérez IE, Ruiz J, Sanaphre L, Sánchez-Azofeifa A, Swenson N, Toledo M, Uriarte M, van Breugel M, van der Wal H, Veloso MDM, Vizcarra Bentos T, Williamson GB y Rozendaal DMA (2016). Biomass resilience of tropical secondary forests. *Nature*, 530, 211-214.
- Pretzsch H (2009). *Forests Dynamics, Growth and Yield: from Measurement to Model*. Berlín, Heidelberg, Alemania: Springer.
- Putz, F. E., & Romero, C. (2014). Futures of tropical forests (sensu lato). *Biotropi-*

ca, 46(4), 495-505.

- Romero-Pérez IE (2011). Sucesión Secundaria en un Bosque Tropical Caducifolio: Evaluación al Quinto Año del Establecimiento de una Cronosecuencia. Tesis (Licenciatura en Biología), Universidad Nacional Autónoma de México, México D.F.
- Romero-Pérez IE (2014). Atributos Funcionales y Desempeño de Especies Arbóreas Durante la Sucesión Secundaria de un Bosque Tropical Caducifolio. Tesis (Maestría en Ciencias), Universidad Nacional Autónoma de México, México D. F.
- Santos PF, Garcia PO, Santos RM, Morel JD, Benício MH, Apgaua DM y Tng DY (2017). Cambios temporales en la estructura y riqueza de la comunidad arbórea en un bosque tropical estacionalmente seco en Minas Gerais, sudeste de Brasil. *BOSQUE*, 38(3), 535-543.
- Sheil D y May RM (1996). Mortality and recruitment rate evaluations in heterogeneous tropical forests. *Journal of Ecology*, 84(1), 91–100.
- Sheil D y Phillips OL (1995). Evaluating turnover in tropical forests. *Science*, 268(5212), 894–895.
- Stankova TV y Diéguez-Aranda U (2017). A two-component dynamic stand model of natural thinning. *Forest Ecology and Management*, 385, 264-280.
- Stiling P (1999). *Ecology: Theories and Applications* (3ra ed.). Upper Saddle River, E.U.A.: Prentice Hall.
- Swaine MD, Lieberman D y Putz FE (1987). The dynamics of tree populations in tropical forest: a review. *Journal of Tropical Ecology*, 3(4), 359–366.
- Tausch RJ, Wigand PE y Burkhardt JW (1993). Viewpoint: plant community thresholds, multiple steady states, and multiple successional pathways: legacy of the Quaternary? *Journal of Range Management*, 46(5), 439–447.
- Trouvé R, Nitschke CR, Robinson AP y Baker PJ (2017). Estimating the self-thinning line from mortality data. *Forest Ecology and Management*, 402, 122-134.
- Wiegand T y Milton SJ (1996). Vegetation change in semiarid communities. *Vegetatio*, 125(2), 169–183.
- Willis KJ, Jeffers ES y Tovar C (2018). What makes a terrestrial ecosystem resilient? *Science*, 359, 988-989.
- Wu Z, Dijkstra P, Koch GW, Penuelas J y Hungate BA (2011). Responses of terrestrial ecosystems to temperature and precipitation change: a meta-analysis

of experimental manipulation. *Global Change Biology*, 17(2), 927-942.

Zanne AE, Lopez-Gonzalez G, Coomes DA, Ilic J, Jansen S, Lewis SL, Miller RB, Swenson NG, Wiemann MC y Chave J (2009). Data from: Towards a worldwide wood economics spectrum. Dryad Digital Repository. (www.datadryad.org).

|ANEXOS

Tabla A1. Resumen de los modelos probados en todas las figuras incluidas en el capítulo de resultados. La selección de modelos se llevó a cabo a través del criterio de información de Akaike (AIC), seleccionando siempre los modelos con el valor de AIC más bajo. Se consideraron diferentes todos los modelos con una diferencia de AIC mayor a 2 unidades. En caso de empate entre dos modelos, se seleccionó siempre el más sencillo. También se calculó el coeficiente de determinación para todos los modelos. En el caso de los modelos lineales de efectos mixtos (figuras 1 – 4), se calculó R2 marginal (cociente de variación explicada por el efecto fijo únicamente) y R2 condicional (cociente de variación explicada por el efecto fijo y el aleatorio). En el caso de los modelos lineales (figuras 5 – 7), se estimó el coeficiente de determinación ajustado (penalizado por la complejidad del modelo). Los modelos elegidos para las figuras en el capítulo de resultados se indican con un asterisco en la última columna.

Figura 10. Dinámica temporal de las variables de estado.

<i>Variable de estado</i>	<i>Proceso</i>	<i>Modelo</i>	ΔAIC	R^2_{marg}	R^2_{cond}	<i>Modelo elegido</i>
Área basal	Cambio neto	Nulo	0	0	0	*
		Lineal	7.27	0	0.88	
Densidad	Cambio neto	Nulo	2.25	0	0	
		Lineal	0	0	0.88	*
Riqueza	Cambio neto	Nulo	0	0	0	*
		Lineal	6.95	0	0.91	

Figura 11. Análisis de la resiliencia comunitaria a través de la tasa de cambio neto.

<i>Variable de estado</i>	<i>Proceso</i>	<i>Modelo</i>	ΔAIC	R^2_{marg}	R^2_{cond}	<i>Modelo elegido</i>
Área basal	Cambio neto	Nulo	10.46	0	0	
		Lineal	6.05	0.07	0.08	
		Cuadrático	0	0.07	0.07	*
Densidad	Cambio neto	Nulo	66.12	0	0	
		Lineal	27.53	0.10	0.26	
		Cuadrático	0	0.12	0.30	*
Riqueza	Cambio neto	Nulo	38.27	0	0	
		Lineal	6.01	0.20	0.28	
		Cuadrático	0	0.23	0.33	*

Figura 12. Análisis de la resiliencia comunitaria disgregada por procesos antagónicos.

<i>Variable de estado</i>	<i>Proceso</i>	<i>Modelo</i>	ΔAIC	R^2_{marg}	R^2_{cond}	<i>Modelo elegido</i>
Área basal	Reclutamiento	Nulo	0	0	0	*
		Lineal	6.39	0.05	0.11	
		Cuadrático	2.65	0.05	0.10	
	Mortalidad	Nulo	8.55	0	0	
		Lineal	15.59	0.06	0.18	
		Cuadrático	0	0.08	0.17	*
	Crecimiento	Nulo	0	0	0	*
		Lineal	9.01	0.02	0.02	
		Cuadrático	0.45	0.05	0.07	
Densidad	Reclutamiento	Nulo	49.61	0	0	
		Lineal	27.51	0.01	0.28	
		Cuadrático	0	0.02	0.30	*
	Mortalidad	Nulo	75.51	0	0	
		Lineal	28.96	0.22	0.36	
		Cuadrático	0	0.26	0.42	*

Figura 12. Análisis de la resiliencia comunitaria disgregada por procesos antagónicos.

<i>Variable de estado</i>	<i>Proceso</i>	<i>Modelo</i>	ΔAIC	R^2_{marg}	R^2_{cond}	<i>Modelo elegido</i>
Riqueza	Reclutamiento	Nulo	22.66	0	0	
		Lineal	6.35	0.14	0.26	
		Cuadrático	0	0.18	0.35	*
	Mortalidad	Nulo	3.18	0	0	
		Lineal	3.25	0.06	0.06	
		Cuadrático	0	0.06	0.06	*

Figura 13. Análisis conjunto del reclutamiento y el crecimiento para el área basal.

<i>Variable de estado</i>	<i>Proceso</i>	<i>Modelo</i>	ΔAIC	R^2_{marg}	R^2_{cond}	<i>Modelo elegido</i>
Área basal	Reclutamiento + Crecimiento	Nulo	3.58	0	0	
		Lineal	5.48	0.05	0.05	
		Cuadrático	0	0.06	0.07	*

Figura 14. Análisis de la resiliencia comunitaria a través de la tasa de cambio neto, evaluado de inicio a fin del periodo de seguimiento de cada parcela.

<i>Variable de estado</i>	<i>Proceso</i>	<i>Modelo</i>	ΔAIC	R^2	<i>Modelo elegido</i>
Área basal	Cambio neto	Nulo	12.45	0	
		Lineal	0	0.43	*
		Cuadrático	1.71	0.41	
Densidad	Cambio neto	Nulo	14.41	0	
		Lineal	0	0.47	*
		Cuadrático	0.60	0.48	
Riqueza	Cambio neto	Nulo	39.00	0	
		Lineal	5.88	0.67	
		Cuadrático	0	0.73	*

Figura 15. Análisis de la resiliencia comunitaria disgregada por procesos antagónicos, evaluado de inicio a fin del periodo de seguimiento de cada parcela.

<i>Variable de estado</i>	<i>Proceso</i>	<i>Modelo</i>	ΔAIC	R^2	<i>Modelo elegido</i>
Área basal	Reclutamiento	Nulo	26.72	0	
		Lineal	7.62	0.57	
		Cuadrático	0	0.70	*
	Mortalidad	Nulo	7.11	0	
		Lineal	2.54	0.21	
		Cuadrático	0	0.31	*
	Crecimiento	Nulo	8.43	0	
		Lineal	9.85	0.02	
		Cuadrático	0	0.35	*
Densidad	Reclutamiento	Nulo	2.33	0	
		Lineal	1.97	0.05	
		Cuadrático	0	0.16	*
	Mortalidad	Nulo	21.71	0	
		Lineal	0	0.61	*
		Cuadrático	1.43	0.60	
Riqueza	Reclutamiento	Nulo	29.17	0	
		Lineal	3.03	0.70	*
		Cuadrático	0	0.63	
	Mortalidad	Nulo	12.23	0	
		Lineal	0.24	0.61	*
		Cuadrático	0	0.37	

Figura 16. Análisis conjunto del reclutamiento y el crecimiento para el área basal, evaluado de inicio a fin del periodo de seguimiento de cada parcela.

<i>Variable de estado</i>	<i>Proceso</i>	<i>Modelo</i>	ΔAIC	R^2	<i>Modelo elegido</i>
Área basal	Reclutamiento + Crecimiento	Nulo	5.62	0	
		Lineal	0.29	0.23	*
		Cuadrático	0	0.27	



