



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO

POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS

**INSTITUTO DE INVESTIGACIONES EN ECOSISTEMAS Y SUSTENTABILIDAD
MANEJO INTEGRAL DE ECOSISTEMAS**

**EFFECTO DE LA COMPOSICIÓN DEL PAISAJE Y DE LA INTENSIDAD DE USO DE
LA TIERRA SOBRE LA SUCESIÓN SECUNDARIA EN EL BOSQUE TROPICAL
SECO**

TESIS

**QUE PARA OPTAR POR EL GRADO DE:
MAESTRA EN CIENCIAS BIOLÓGICAS**

PRESENTA:

NATHALIA CAROLINA PÉREZ CÁRDENAS

TUTOR PRINCIPAL DE TESIS: DR. FRANCISCO MORA ARDILA

INSTITUTO DE INVESTIGACIONES EN ECOSISTEMAS Y SUSTENTABILIDAD, UNAM

COMITÉ TUTOR: DR. VÍCTOR ARROYO RODRÍGUEZ

INSTITUTO DE INVESTIGACIONES EN ECOSISTEMAS Y SUSTENTABILIDAD, UNAM

COMITÉ TUTOR: M. C. ANTONIO NAVARRETE PACHECO

CENTRO DE INVESTIGACIONES EN GEOGRAFÍA AMBIENTAL, UNAM

MORELIA, MICHOACÁN

ENERO, 2020



Universidad Nacional
Autónoma de México



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

**INSTITUTO DE INVESTIGACIONES EN ECOSISTEMAS Y SUSTENTABILIDAD
MANEJO INTEGRAL DE ECOSISTEMAS**

EFFECTO DE LA COMPOSICIÓN DEL PAISAJE Y DE LA INTENSIDAD DE USO DE LA TIERRA SOBRE LA SUCESIÓN SECUNDARIA EN EL BOSQUE TROPICAL SECO

TESIS

QUE PARA OPTAR POR EL GRADO DE:

MAESTRA EN CIENCIAS BIOLÓGICAS

PRESENTA:

NATHALIA CAROLINA PÉREZ CÁRDENAS

TUTOR PRINCIPAL DE TESIS: DR. FRANCISCO MORA ARDILA

INSTITUTO DE INVESTIGACIONES EN ECOSISTEMAS Y SUSTENTABILIDAD, UNAM

COMITÉ TUTOR: DR. VÍCTOR ARROYO RODRÍGUEZ

INSTITUTO DE INVESTIGACIONES EN ECOSISTEMAS Y SUSTENTABILIDAD, UNAM

COMITÉ TUTOR: M. C. ANTONIO NAVARRETE PACHECO

CENTRO DE INVESTIGACIONES EN GEOGRAFÍA AMBIENTAL, UNAM

MORELIA, MICHOACÁN

ENERO, 2020

COORDINACIÓN DEL POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS

ENTIDAD IIES-M

OFICIO CPCB/1297/2019

ASUNTO: Oficio de Jurado

M. en C. Ivonne Ramírez Wence
Directora General de Administración Escolar, UNAM
Presente

Me permito informar a usted que en la reunión ordinaria del Subcomité de Ecología y Manejo Integral de Ecosistemas, del Posgrado en Ciencias Biológicas, celebrada el día **30 de septiembre de 2019**, se aprobó el siguiente jurado para el examen de grado de **MAESTRA EN CIENCIAS BIOLÓGICAS** en el campo de conocimiento de **Manejo Integral de Ecosistemas** de la estudiante **PÉREZ CÁRDENAS NATALIA CAROLINA**, con número de cuenta **518491242** con la tesis titulada, "**EFFECTO DE LA COMPOSICIÓN DEL PAISAJE Y DE LA INTENSIDAD DE USO DE LA TIERRA SOBRE LA SUCESIÓN SECUNDARIA EN EL BOSQUE TROPICAL SECO**", realizada bajo la dirección del **DR. FRANCISCO MORA ARDILA**, quedando integrado de la siguiente manera:

Presidente: DR. JORGE ARTURO MEAVE DEL CASTILLO
Vocal: DR. JUAN MANUEL DUPUY RADA
Secretario: M. C. JOSÉ ANTONIO NAVARRETE PACHECO
Suplente: DR. LEONEL ARTURO LÓPEZ TOLEDO
Suplente: DR. MOISÉS MÉNDEZ TORIBIO

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

ATENTAMENTE
"POR MI RAZA HABLARA EL ESPÍRITU"
Ciudad Universitaria, Cd. Mx., a 29 de noviembre de 2019

COORDINADOR DEL PROGRAMA


DR. ADOLFO GERARDO NAVARRO SIGÜENZA



c. c. p. Expediente del alumno

COORDINACIÓN DEL POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS
UNIDAD DE POSGRADO
Edificio D, 1º Piso. Circuito de Posgrados, Ciudad Universitaria
Alcaldía Coyoacán. C. P. 04510 CDMX
Tel. (+5255)5623 7002 <http://pcbiol.posgrado.unam.mx/>

AGRADECIMIENTOS INSTITUCIONALES

Al Posgrado en Ciencias Biológicas de la Universidad Nacional Autónoma de México por haberme dado la oportunidad de formarme como Maestra en Ciencias.

Al Instituto de Investigaciones en Ecosistemas y Sustentabilidad por el apoyo y las facilidades generadas en la realización de mi investigación.

Al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACYT) por brindarme una beca como apoyo de manutención (CVU: 864299).

Esta investigación fue realizada gracias al Programa de Apoyo a Proyectos de Investigación e Innovación Tecnológica (PAPIIT) de la UNAM IN211417 (Dinámica socioecológica de parcelas agropecuarias, bosques tropicales secos secundarios y servicios ecosistémicos).

Al Dr. Francisco Mora Ardila por dirigir tan atenta y destacablemente este proyecto de investigación. Asimismo, al Dr. Víctor Arroyo-Rodríguez y al M.C. Antonio Navarrete, miembros del Comité Tutor, por sus valiosos comentarios y sugerencias que ayudaron a mejorar este trabajo de tesis.

AGRADECIMIENTOS A TÍTULO PERSONAL

A mi familia quienes siempre me han llenado de libertad, me dieron alas, valor y amor, además de su apoyo incondicional. A mi madre Consuelo, por su infinito amor y cariño y sus importantes lecciones de nobleza. A mi padre Eudoro, por sus tan puras muestras de amor y sus enseñanzas de valor.

A mis hermanas, Mónica y Laura, que son mi fuente inagotable de alegría y amor. Mi inspiración y fuerza lleva su nombre y éste trabajo es completamente para ellas.

A mi tía Gloria, por su apoyo incondicional y su cuidado, ella, mi segunda madre, ha sido hogar en cada regreso y para ella la gratitud y el amor de mi parte son infinitos.

A Jeison, mi primo pero mi hermano por elección. Por su inmenso apoyo y amor a la distancia, esta tesis también es tuya.

A Luis, mi amigo incondicional, tu cariño y apoyo los últimos casi diez años siempre son salvavidas y hogar.

A Pacho, mi admirado y estimado tutor. Por creer en mi desde la distancia y formarme con incontables enseñanzas académicas y morales. Por su apoyo incondicional y por tener siempre la puerta abierta para escuchar. Por quien solo me queda un sentimiento de profunda gratitud. ¡Será siempre un gran honor haber abierto la lista de los numerosos alumnos que llegaran después de mí!

A Patty por todo su apoyo en este proceso, por sus pertinentes comentarios y sugerencias y por su generosidad. Por permitirme ser parte de su laboratorio y formarme en la investigación de la ciencia de manera precisa.

A los miembros del jurado evaluador de este proyecto, el Dr. Jorge Arturo Meave del Castillo, el Dr. Juan Manuel Dupuy Rada, el Dr. Moisés Méndez Toribio y el Dr. Leonel López Toledo, por sus comentarios tan enriquecedores que permitieron mejorar la tesis.

A mis compañeros laboratorio, por los espacios de discusión y aprendizaje.

A Mauricio y Ángel por su gran apoyo, cariño y todas las pláticas con humor y café.

A Michelle, Katy, Pablito, Leidy y Jorge, por momentos inolvidables que generaron aprendizaje personal y académico, además de un profundo cariño.

A Liz, mi querida compañera de laboratorio, tu infinita alegría permeo siempre cada preocupación en el laboratorio durante este proceso.

A Viviana por ser una amiga paciente y sabia, agradezco al universo que nos reunió en otro país para redescubrirte y tener tu apoyo y amistad.

A David, por motivarme y apoyarme en el inicio de este sueño. Por tu cariño y apoyo a la distancia.

A David y Kaliman, por las tertulias con chela que siempre fueron un descanso de la cotidianidad y un recordatorio para reflexionar. Por su gran cariño y por ser mi familia.

A Cristian Hernández, por compartir conmigo su alegre y tranquila compañía en los diferentes viajes, aceptar descubrir lugares y siempre tener una broma y la mejor actitud para afrontar cada momento.

A Mónica, Diego, Johana, Aline, Alana, Diego, Ulises, Karen, María, Fredy, Melisa, Angelita, Alfonsina, Lucía (y los que se me escapan), amigos que han acompañado diferentes momentos a lo largo de este proceso y a quienes agradezco cada plática y momento compartido.

A Eugenio, por ser luz y tranquilidad en los momentos finales de mayor tensión. Tu cariño y apoyo hicieron más llevaderos esos días.

A Christian Duarte por ser un polo a tierra ante tantas situaciones en los últimos años, su apoyo y enseñanzas me han transformado y son en parte responsables que hoy esta tesis esté terminada.

A Emilio, gracias por su cariño y apoyo en parte de esta aventura.

A Felipe, quien de forma tan activa y atenta siempre acompañó todo el proceso. Por ser el mejor compañero de campo, el trabajo no hubiese podido ser sin tu ayuda. Por apoyarme en nuevos proyectos y por siempre estar abierto a escuchar. Infinitas gracias

A mis ayudantes de campo Ave, Luis, Liz y Eloy, quienes a 40° de temperatura y con la deshidratación latente siempre tuvieron buena cara y disposición.

A los habitantes y ejidatarios de la región de Chamela, que me permitieron recorrer sus tierras y compartir con ellos experiencias y su profundo conocimiento del bosque.

A los trabajadores de la estación de biología Chamela, ustedes hacen este trabajo posible. La felicidad de regresar cada día en buena parte era gracias a ustedes.

A todos los profesores que contribuyeron a mi formación y gracias a quienes esta maestría fue una grandiosa experiencia académica.

A todos los trabajadores del Instituto de Investigaciones en Ecosistemas y Sustentabilidad, por su siempre amable y cálida atención.

A la Universidad Nacional Autónoma de México por abrirme las puertas de un espacio de conocimiento y excelencia, siempre tendré gratitud por esta casa académica.

Al todo pueblo mexicano por darme la oportunidad de formarme y enamorarme profundamente de sus tierras y su gente, una parte de mi corazón le pertenece a ese país.

Índice

Lista de figuras.....	10
Lista de cuadros.....	11
Resumen	12
Abstract	14
1. Introducción.....	15
1.1 Los bosques secundarios en el contexto de los paisajes tropicales actuales	15
1.2 Causas de la heterogeneidad en la sucesión secundaria.....	16
1.3 Limitaciones ecológicas clave a lo largo de la sucesión	17
1.4 Factores que afectan la sucesión de los bosques tropicales	19
1.4.1. El paisaje como modulador de la sucesión	20
1.4.2. La historia de uso de la tierra como modulador de la sucesión	21
1.5 El estudio de la sucesión en bosques tropicales secos.....	22
1.6 Pregunta e hipótesis de la investigación.....	23
2. Objetivos	24
2.1 Objetivo general	24
3. Materiales y métodos	25
3.1 Área de estudio	25
3.2 Aproximación metodológica.....	26
3.3 Sitios de estudio.....	26
3.4 Muestreo de vegetación	29
3.5 Propiedades de la comunidad vegetal	30
3.6 Predictores.....	32
3.7 Análisis estadístico	34
4. Resultados	38
4.1 Biomasa.....	38
4.2 Riqueza de especies.....	39
4.3 Composición de especies	42

4.4	Abundancia de especies particulares.....	44
5.	Discusión	46
5.1	El paisaje como elemento estructurador de la comunidad sucesional	46
5.2	Escala espacial y temporal.....	48
5.3	Las trayectorias sucesionales también están determinadas por el contexto del paisaje.....	49
5.4	Aportes a la teoría ecológica: factores locales vs. factores a escala de paisaje ...	50
5.5	Consecuencias para la restauración y el manejo del paisaje.....	50
5.6	Limitaciones del estudio	51
6.	Conclusiones	53
	Referencias	54
	Material Suplementario	63

Lista de figuras

Figura 1. Marco conceptual de limitaciones ecológicas clave a lo largo de la sucesión....	18
Figura 2. Ubicación de los sitios de muestreo en la costa mexicana del Océano Pacífico mexicano, en el estado de Jalisco.	25
Figura 3. Sitios de estudio.....	28
Figura 4. Unidades de muestreo.....	29
Figura 5. Imágenes del establecimiento de parcelas permanentes para el muestreo de vegetación y el procedimiento desarrollado durante éste.....	30
Figura 6. Respuesta de las propiedades de la comunidad al tiempo de abandono del sitio.	39
Figura 7. Gráficas de calor que representan los modelos seleccionados para tres propiedades de la comunidad vegetal.....	40
Figura 8. Análisis de redundancia basado en distancia (db-RDA) para explicar la variación de la composición de especies en función de la edad de abandono, las características del paisaje y la intensidad de uso.....	43
Figura 9. Mapa de calor de los valores de coeficientes por especie.....	45

Lista de cuadros

Cuadro 1. Estadísticas descriptivas para las variables de respuesta.....	38
Cuadro 2. Modelos lineales seleccionados para cada atributo de la comunidad vegetal	41
Cuadro 3. Peso total de los predictores en los modelos para las variables respuesta: Biomasa, 0D (densidad de especies) y 2D (diversidad de especies dominantes).	41

Resumen

La regeneración natural ha sido propuesta como una estrategia de recuperación del bosque tropical en áreas que han sido transformadas por actividades humanas. La viabilidad de esta estrategia depende sin embargo de la presencia de condiciones favorables para la recuperación de la vegetación durante la sucesión secundaria. Si bien estudios previos reconocen que la velocidad y trayectoria de dicha recuperación pueden ser influenciadas por la estructura del paisaje y la intensidad de uso, pocos estudios ponen a prueba su importancia relativa, particularmente en el contexto de regiones tropicales estacionalmente secas. En este estudio se evaluó el efecto de la composición del paisaje y de la intensidad de uso sobre la acumulación de biomasa y los cambios en diversidad y composición de especies durante la regeneración secundaria del bosque tropical seco en Chamela, Jalisco. Para tal efecto, se estableció una cronosecuencia constituida por 30 sitios de vegetación secundaria y bosques maduros, distribuidos a través de un gradiente de cobertura forestal circundante, en los que además se caracterizó la intensidad de uso. Se utilizaron modelos lineales y un análisis de redundancia para evaluar el efecto de la composición del paisaje y de la intensidad de uso sobre la velocidad de recuperación de las propiedades de la comunidad vegetal en sucesión. Los resultados mostraron que las propiedades cambian con la edad sucesional y que dicho cambio está modulado por la composición del paisaje, más que por la intensidad de uso. La biomasa de los bosques secundarios estuvo determinada por la interacción entre la edad y la cantidad de pastizal en paisajes de diámetro pequeño (400 m). La riqueza de especies fue definida por la interacción entre la edad y la cantidad de bosque en paisajes de mayor diámetro (1000 m). La regeneración de la diversidad de especies dominantes fue más rápida en áreas con mayor severidad previa al abandono. Finalmente, la variación en la composición de especies fue explicada por la edad y su interacción con el bosque maduro, así como por la disponibilidad de agua. Por tanto, los bosques secundarios inmersos en paisajes con mayor cobertura de bosque maduro y menor de pastizal muestran mayores velocidades de recuperación de la biomasa y la riqueza, y una composición de especies más similar a la de los bosques maduros. Esta investigación muestra que el paisaje juega un papel

importante en la estructuración de las comunidades sucesionales en el bosque tropical seco, en donde la proximidad al bosque acelera la recuperación durante la sucesión, posiblemente a través del incremento en el flujo de propágulos y/o de una reducción en la probabilidad de ocurrencia de disturbios. Los resultados resaltan la importancia de considerar las características del paisaje en el diseño de iniciativas de restauración y manejo del bosque tropical seco.

Abstract

Natural regeneration has been proposed as a strategy to recover the tropical forest in areas that have been transformed by human activities. However, the suitability of this strategy depends on the presence of benign conditions for forest recovery during secondary succession. While previous studies recognize that the speed and trajectory of such recovery may be influenced by landscape structure and land use intensity, few studies test their relative importance, particularly in the context of seasonally dry tropical regions. This study evaluated the effect of landscape composition and land use intensity on biomass accumulation and changes in species diversity and composition during regeneration of the tropical dry forest in Chamela, Jalisco. For this purpose, a chronosequence was established consisting of 30 secondary and mature forests sites, distributed along an adjacent forest cover gradient, where land use was also characterized. Linear models and redundancy analysis were used to evaluate the effect of these predictors on the speed of recovery of plant community properties. Selected models indicate that community properties change with successional age and that this change is modulated by landscape composition rather than land use intensity. Secondary forest biomass was determined by the interaction between age and grassland quantity in small diameter (400 m) landscapes. Species richness was defined by the interaction between age and amount of forest in larger diameter landscapes (1000 m). The recovery of diversity of dominant species was faster in areas with greater severity prior to abandonment. Finally, variation in species composition was partially explained by age and its interaction with amount of mature forest, along with water availability. From these patterns it emerges that secondary forests immersed in landscapes with higher mature forest and lower grassland cover show higher rates of biomass and species richness recovery, and a species composition more similar to that of mature forests. This research shows that landscape plays a relevant role structuring successional communities in the tropical dry forest, where proximity to forest accelerates recovery during succession, possibly through increased propagule flow or a reduction in the probability of disturbance occurrence. The results highlight the importance of considering landscape features in the design of landscape restoration and management initiatives.

1. Introducción

1.1 Los bosques secundarios en el contexto de los paisajes tropicales actuales

El aumento en la demanda de tierras para agricultura y ganadería ha dado lugar a una creciente conversión de bosques tropicales en campos agrícolas y ganaderos (Hansen et al., 2013). Paralelamente, otras tierras agrícolas son abandonadas debido a la pérdida de la productividad y cambios en su contexto demográfico y socioeconómico (Chazdon y Guariguata, 2016; Levy et al., 2012). En dichas áreas abandonadas ocurren comúnmente procesos de regeneración forestal, por lo que recientemente se ha producido un aumento de la cobertura forestal secundaria (Hansen et al., 2013; Meyfroidt y Lambin, 2011; Wright y Muller-Landau, 2006). Esta dinámica modifica la estructura del paisaje, generando cambios en el tipo y número de las diferentes coberturas (composición del paisaje) y en su distribución espacial (configuración del paisaje) (Brennan et al., 2002). Como resultado de ello, en la actualidad los paisajes tropicales están compuestos por un mosaico de parches de diferentes hábitats (Turner, 2003), con remanentes de bosques conservados (referidos de aquí en adelante como bosques maduros) inmersos en una matriz de tierras agrícolas, parches de bosques secundarios y tierras degradadas (Laurance et al., 2014), en donde los bosques secundarios representan un tipo de vegetación frecuente o incluso dominante (Wright y Muller-Landau, 2006).

El incremento en la representatividad de los bosques secundarios en los paisajes tropicales durante las últimas décadas ha abierto el debate acerca de su valor para conservar biodiversidad (Melo et al., 2013; Wright, 2005; Wright y Muller-Landau, 2006). Estudios de síntesis recientes muestran la existencia de tendencias generales de recuperación de propiedades como la biomasa acumulada o la riqueza de especies en función de la edad del bosque (Chazdon, 2003; Poorter et al., 2016; Rozendaal et al., 2019). Sin embargo, estos mismos estudios sugieren que el tiempo estimado de recuperación es muy variable, ya que pueden transcurrir desde décadas hasta siglos antes de que se alcancen valores similares a los del bosque maduro, incluso en condiciones climáticas similares. Otros estudios han demostrado que la composición de las comunidades

vegetales entre bosques secundarios de la misma edad sucesional es igualmente variable (Mora et al., 2015; Norden et al., 2015; van Breugel et al., 2013) y puede tomar incluso períodos mayores de tiempo en recuperarse (Rozendaal et al., 2019). La estructura y la diversidad de los bosques secundarios no dependen únicamente del tiempo transcurrido desde el cese del disturbio, sino que también son resultado de la acción de numerosos procesos y factores, tanto determinísticos como estocásticos (Chazdon, 2008; Norden et al., 2015), y cuyo efecto puede derivar en trayectorias sucesionales alternativas (Arroyo-Rodríguez et al., 2017; Ferraz et al., 2014; Gardner et al., 2009). En el presente trabajo se evalúa la relevancia relativa de dos de estos factores, la intensidad de uso y el contexto de paisaje, como moduladores de las trayectorias que siguen las propiedades de la comunidad de árboles a través de la sucesión secundaria en un bosque tropical seco.

1.2 Causas de la heterogeneidad en la sucesión secundaria

La sucesión secundaria es definida como el cambio en la composición y/o estructura de una comunidad biológica después de un disturbio a la comunidad existente (Walker et al., 2010). La sucesión es entonces un proceso vinculado al ensamblaje de especies de un ecosistema particular (Chazdon, 2014). Este proceso está comúnmente acompañado por cambios en la estructura y funcionamiento del ecosistema en general: cambios en la biomasa y la disponibilidad de nutrientes (Walker et al., 2010), en los rasgos funcionales de las especies (Lebrija-Trejos et al., 2010), en la complejidad de las interacciones ecológicas (Schweiger et al., 2000), entre otros. Por su parte, la regeneración es un término análogo, que se refiere a la recuperación de las propiedades de un sistema, aplicable a diferentes escalas y objetos, desde tejidos a un individuo hasta ecosistemas completos (Chazdon, 2014).

La heterogeneidad de las trayectorias que siguen las propiedades de una comunidad vegetal a través de la sucesión secundaria responde, según Pickett et al. (1987), a tres causas fundamentales: (1) la historia y las condiciones del sitio, (2) la disponibilidad diferencial de especies, y (3) su desempeño diferencial. La historia y las condiciones de los sitios reflejan las características de los regímenes de disturbio previos

y actuales de un sitio y la disponibilidad de recursos (Meiners et al., 2015), y están definidas por el disturbio, cuyos atributos específicos son la severidad, el tamaño, la duración y su distribución espacial (Meiners et al., 2015; Pickett y White, 1985; Pickett et al., 1989). La segunda causa, hace referencia a la presencia o abundancia relativa de los propágulos en el sitio donde ocurrirá el proceso sucesional. Los procesos que definen la disponibilidad diferencial son la dispersión hacia el sitio, así como la persistencia de propágulos existentes antes del disturbio, por ejemplo, plántulas, o los generados a partir del mismo, como los rebrotes. Dicha disponibilidad está determinada por los agentes de dispersión, las características del paisaje, el uso de suelo y tiempo desde el disturbio (Pickett et al., 1987; Meiners et al., 2015). Por último, el desempeño diferencial de las especies, engloba los mecanismos por los cuales las especies interactúan y se organizan dentro de una comunidad y es la causa más estudiada (Meiners et al., 2015). Dicho desempeño está definido por la tolerancia a las condiciones del sitio, la eficiencia en el uso de los recursos y las interacciones entre especies (Martínez-Ramos y García-Orth, 2007; Pickett et al., 1987). La variación en estos factores puede dar lugar a cambios de la comunidad vegetal en sucesión (Meiners et al., 2015).

1.3 Limitaciones ecológicas clave a lo largo de la sucesión

Diferencias espaciales o temporales en la acción de las causas de la sucesión pueden favorecer o reducir el establecimiento de los árboles durante la sucesión y generar limitaciones en la regeneración de la comunidad vegetal (Hooper et al., 2004; Martínez-Ramos et al., 2016; Figura 1). La disponibilidad de especies refleja principalmente la cercanía a, y la abundancia de, cobertura forestal, la proporción de bosque en el paisaje, el tipo de matriz dominante y la presencia de agentes dispersores. Cambios en estos factores pueden resultar en limitaciones en la producción de propágulos (limitación de fuente) o en su traslado a las zonas en sucesión (limitación de dispersión), modificando con ello la composición relativa de los propágulos (cantidad y/o calidad respecto al bosque) que alcanzan el área en regeneración (Holl et al., 2000; Meli, 2003; Figura 1).

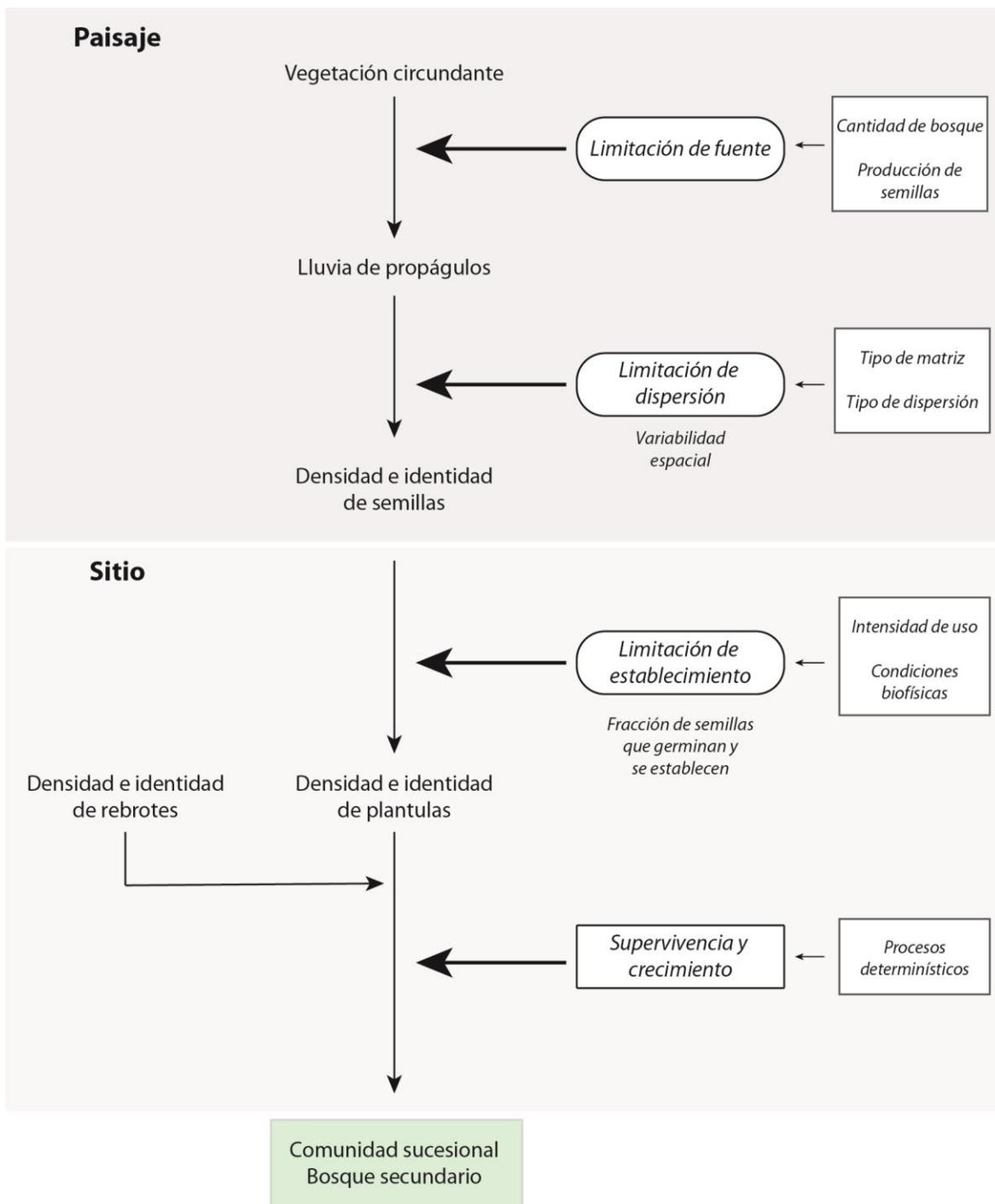


Figura 1. Marco conceptual de limitaciones ecológicas clave a lo largo de la sucesión. La sucesión secundaria puede concebirse como una serie de pasos o instantes del proceso de regeneración, sobre los cuales impactan diferentes limitaciones que pueden actuar preferencialmente a escala del paisaje (caja superior) o del sitio (caja inferior). Modificado de Clark y colaboradores (1998).

Ahora bien, tanto la disponibilidad de especies como las condiciones del sitio responden, en el caso de los paisajes tropicales transformados, al tipo y la intensidad de uso de suelo previos (Mesquita et al., 2015). En el primer caso, algunos tipos de uso pueden reducir el banco de semillas o de rebrotes, mientras que en el segundo pueden modificar las condiciones del suelo (compactación, disponibilidad de nutrientes) o del microclima (temperatura del suelo), generando una limitación de establecimiento mediada por filtros ambientales (Holl, 1999; Jakovac et al., 2016; Figura 1). Tanto las condiciones del paisaje circundante como el manejo previo pueden entonces modificar las trayectorias sucesionales y/o la velocidad de regeneración de las propiedades del bosque (Arroyo-Rodríguez et al., 2017).

1.4 Factores que afectan la sucesión de los bosques tropicales

Las tasas de cambio en la comunidad de árboles después de un disturbio están determinadas por factores locales relativos al sitio, la estructura del paisaje y el conjunto de especies disponibles y su historia de vida (Chazdon et al., 2007). Estudios recientes sobre la regeneración de bosques tropicales en áreas agrícolas sugieren que la velocidad de recuperación de la estructura, la diversidad y la composición está determinada por factores como el clima (IPCC 2006, Poorter et al., 2016), el tipo e intensidad de manejo de la tierra (Chazdon, 2014; Jakovac et al., 2016) y la estructura y la composición del paisaje (Robiglio y Sinclair, 2011), así como la etapa sucesional o edad del bosque (Chazdon et al., 2007; Rozendaal et al., 2017). Otros factores como la intensidad de uso de la tierra (Álvarez-Yépiz et al., 2008; Jakovac et al., 2015; Mesquita et al., 2015), la disponibilidad de nutrientes en el suelo (Trilleras et al., 2015) y el tipo de suelo (Smith et al., 1997) definen las condiciones bióticas y abióticas sobre las cuáles se desarrolla la regeneración. Más aún, factores como la configuración del paisaje (Sloan et al., 2016), el tipo de cobertura previa y la proximidad a fuentes de propágulos actúan sobre la dispersión de semillas y con ello modifican la disponibilidad de propágulos y de especies (Chazdon, 2014, Robiglio y Sinclair, 2011). La variación local en estas condiciones puede generar rutas de

recuperación diferentes incluso dentro del mismo tipo de bosque y región (Chazdon, 2014; Walker et al., 2010), lo que explica por qué la sucesión secundaria es vista como un proceso idiosincrático para el cual contamos con una capacidad predictiva baja (Mora et al., 2015; Norden et al., 2015).

1.4.1. El paisaje como modulador de la sucesión

Algunos autores plantean la necesidad de entender la sucesión en un contexto de paisaje. Por ejemplo, Meiners y colaboradores (2015) proponen que la disponibilidad diferencial de especies está mediada por las características del paisaje, las cuales definen la disponibilidad de propágulos y las características de los vectores de dispersión que los transportan. Por su parte, Arroyo-Rodríguez y colaboradores (2017) enfatizan en la necesidad de medir aquellas variables relacionadas con el arribo y establecimiento de especies en los bosques secundarios. Para ello proponen la diferenciación de variables directas, tales como la disponibilidad de semillas, así como de variables indirectas, entre las que figuran la cobertura forestal, las características de la matriz y el régimen de disturbio. Estas variables operan simultáneamente y pueden interactuar a través de varias escalas espaciales (regional, de paisaje y local), generando sinergias que pueden modificar la regeneración de los bosques. En ejemplo de lo anterior es que si a escala de paisaje se presenta una reducción en la cantidad de bosque maduro remanente que es una importante fuente de propágulos (Holl, 1999; Norden et al., 2009; Purata, 1986), a escala local se afecta negativamente la dispersión y disponibilidad de propágulos que colonizan el área en sucesión (Sloan et al., 2016; Thomson et al., 2011).

A escala de paisaje, atributos como el tamaño medio de los parches, su aislamiento y distribución espacial son comúnmente considerados como predictores de la distribución y abundancia de organismos en paisajes antrópicos (Fahrig, 2003). Sin embargo, estos atributos del paisaje están fuertemente correlacionados con la cantidad de hábitat (e.i. cobertura de vegetación nativa) (Fahrig, 2003, 2013) y existen evidencias de que cuando la cantidad de hábitat en el paisaje es controlada, el efecto de la

configuración del hábitat es generalmente débil (Fahrig, 2003, 2017). La disminución en la cantidad de hábitat y la vegetación presente en la matriz pueden influenciar diferentes propiedades de la comunidad en los bosques secundarios, como la abundancia de especies leñosas (Robiglio y Sinclair, 2011). La configuración espacial de dicho hábitat no parece ser tan importante, ya que incluso los fragmentos pequeños en paisajes moderadamente manejados pueden mantener una densidad de especies similar a la de áreas de hábitat continuo (Arroyo-Rodríguez et al., 2009; Hernández-Ruedas et al., 2014). Por tanto, la investigación sobre el efecto de la estructura del paisaje en el proceso de regeneración debe ser enfocada en estudiar atributos de la composición del paisaje, como la cantidad de cobertura forestal y otros tipos de coberturas presentes (Fahrig, 2013). Por otra parte, el efecto de estas coberturas comúnmente cambia con la extensión del paisaje circundante considerado, existiendo en teoría un valor de extensión al cual el efecto es más fuerte, fenómeno conocido como la escala del efecto (Jackson y Fahrig, 2015; Miguët et al., 2016). Por lo tanto, evaluar la composición del paisaje a varias escalas incrementa la probabilidad de detectar la relación entre las variables de respuesta y el paisaje (Jackson y Fahrig, 2015; Brennan, 2002).

1.4.2. La historia de uso de la tierra como modulador de la sucesión

La estructura y composición de los bosques tropicales secundarios depende de la historia de uso previo, pudiendo estar influenciada por aspectos particulares de la misma como el tipo de desmonte, la frecuencia de los fuegos o el número de ciclos de cultivo (Jakovac et al., 2016; Moran et al., 2000; Uhl, 1987). Además, también se reconoce la importancia de la intensidad del uso de la tierra en la composición de las especies (Mesquita et al., 2001) debido a la afectación en el banco de semillas y rebrotes que se genera por los procesos de producción ganadera y agrícola. Diversos estudios indican que la tasa de regeneración forestal se reduce conforme aumenta el tamaño, la duración y la severidad en el uso de la tierra, acentuándose con las quemadas recurrentes; además, diferentes usos previos pueden generar vías sucesionales divergentes (Martínez-Ramos et al., 2016). Por ejemplo, existen diferencias en la diversidad y la estructura en sitios que fueron únicamente talados y los

bosques que adicionalmente fueron usados como pastizales para ganadería, los cuales presentan una baja diversidad y son estructuralmente más simples (Mesquita et al., 2015). La estructura horizontal y vertical de la comunidad de árboles de los bosques secundarios es también más simple en sitios regenerando a partir de pastizales que en aquellos a partir de milpas (Martínez-Ramos et al., 2016).

Martínez-Ramos y colaboradores (2016) proponen que el cambio en el régimen de disturbio hacia un aumento en la intensidad y la extensión de éste incrementa las limitaciones de dispersión y establecimiento, al modificar las condiciones biofísicas del sitio. Por lo que la caracterización del régimen de disturbio, entendido como el conjunto de disturbios espacio-temporales (Collins, 1987; Pickett y White, 1985), es fundamental para entender la sucesión. Siguiendo esta propuesta, Zermeño-Hernández y colaboradores (2015) desarrollaron tres elementos para evaluar el régimen de disturbio y su efecto en la regeneración de los bosques tropicales, donde se incluye el tamaño, la duración y la severidad del disturbio. Más aún, el incremento en la intensidad y extensión de uso puede no ser independiente del cambio en la composición del paisaje, generando escenarios desfavorables para la regeneración de los bosques. Un escenario usual es el de grandes áreas agrícolas sin cobertura forestal, con llegada limitada de propágulos (Hooper et al., 2005), condiciones desfavorables para el establecimiento de semillas (Guariguata y Ostertag, 2001), baja fertilidad del suelo y baja disponibilidad del banco de semillas (Wijdeven y Kuzee, 2000). Pese a lo frecuente que puede parecer este escenario, aún no está claro cuáles son los efectos relativos tanto de la intensidad de uso de suelo como de la composición del paisaje sobre los bosques secundarios, dadas las pocas evaluaciones simultaneas de estos dos componentes durante la sucesión.

1.5 El estudio de la sucesión en bosques tropicales secos

El estudio de la sucesión secundaria en bosques tropicales secos se ha enfocado principalmente en procesos que ocurren a escala local, con particular énfasis en el papel que juega el desempeño diferencial de las especies en relación con las condiciones

ambientales posteriores a un disturbio. Este tipo de bosque es un ecosistema con alta resiliencia en términos de la recuperación de la diversidad y la estructura, pero baja si hablamos de la composición de especies (Derroire et al., 2016; Lebrija-Trejos et al., 2010). La diversidad y el área basal aumentan con la edad de abandono (Lebrija-Trejos et al., 2010), mientras que la recuperación de la biomasa está explicada por la disponibilidad de agua y la edad de abandono (Becknell et al., 2012; Hernández-Stefanoni et al., 2011; Poorter et al., 2016). En contraste, aunque la riqueza de especies aumenta gradualmente con la sucesión, esta recuperación no depende del régimen de precipitación, ni de la disponibilidad de agua (Derroire et al., 2016). Más bien, algunos factores como la historia de uso pueden explicar la dinámica de la comunidad, principalmente los que están asociados al manejo previo al abandono, ya que producen una reducción de la recuperación sucesional cuando el manejo es más severo (Mora et al., 2015). El aumento en el número de quemas, la frecuencia de desmontes y la duración anual del pastoreo reduce la riqueza y equitatividad de las especies (Trilleras et al., 2015). Por otro lado, la estructura del paisaje, a través de la diversidad y calidad de los hábitats circundantes pueden aumentar la recuperación de la densidad de especies (Hernández-Stefanoni et al., 2011). Además, la cantidad de bosque en el paisaje incrementa la tasa de reclutamiento de individuos y por lo tanto la ganancia de especies (Maza-Villalobos et al., 2011). Sin embargo, parte de la variación no ha sido explicada, lo que sugiere que existen otros procesos que también pueden contribuir a la formación de la estructura de la comunidad (Lebrija-Trejos et al., 2010). El papel del paisaje en la sucesión del bosque tropical seco ha sido poco estudiado y aún no son claros los efectos relativos de la composición del paisaje; más aún, no se conoce su efecto en conjunto con la edad de abandono, ni su efecto relativo considerando la intensidad de uso.

1.6 Pregunta e hipótesis de la investigación

El presente estudio evalúa el efecto del paisaje y de la intensidad de uso como moduladores de la regeneración de los bosques secundarios. La pregunta de

investigación fue: ¿cuál es el papel relativo de la composición del paisaje y la intensidad de uso de la tierra como moduladores de los cambios en la diversidad y composición de especies y en la biomasa acumulada durante la sucesión secundaria del bosque tropical seco? Se hipotetizó que la disminución de la cobertura forestal circundante y el aumento de la intensidad de uso de la tierra reducen la dispersión de propágulos y deterioran las condiciones ambientales del sitio, generando limitaciones en la disponibilidad y el establecimiento de nuevos individuos. Si esta hipótesis es cierta, la tasa a la cual se acumulan especies y biomasa a través de la sucesión (i.e. velocidad de regeneración) serán menores en sitios rodeados de una menor cantidad de bosque maduro y con mayor intensidad de uso. Además, se espera que estas condiciones generen una mayor disimilitud en composición de especies, si se comparan bosques de la misma edad sucesional, respecto a los bosques maduros.

2. Objetivos

2.1 **Objetivo general**

El objetivo general de este estudio fue evaluar la importancia relativa de la composición del paisaje y la intensidad de uso de la tierra como moduladores de los cambios en las propiedades de la comunidad vegetal como la diversidad y la composición de especies y la acumulación de biomasa durante la sucesión secundaria del bosque tropical seco en la región de Chamela, Jalisco.

3. Materiales y métodos

3.1 Área de estudio

El estudio se realizó en las inmediaciones de la Reserva de la Biósfera Chamela-Cuixmala (RBCC), ubicada en la costa del Pacífico mexicano, en el estado de Jalisco ($19^{\circ} 29' N$, $105^{\circ} 01' O$; Figura 2). La temperatura media anual es de $25.6^{\circ}C$, con pequeñas variaciones entre años. La precipitación media anual es de 800.4 mm, altamente estacional y distribuida mayormente (86.8 %) entre junio y octubre (Maass et al., 2018). El área de estudio hace parte de la ecorregión de 'Bosques secos de Jalisco de la zona Chamela-Cuixmala' (Ceballos et al., 2010). La vegetación dominante es la selva baja caducifolia, muy diversa y dominada por árboles caducifolios de 5-10 m de altura (Balvanera et al., 2002; Durán et al., 2002). La región ha sufrido una fuerte transformación antropogénica durante los últimos

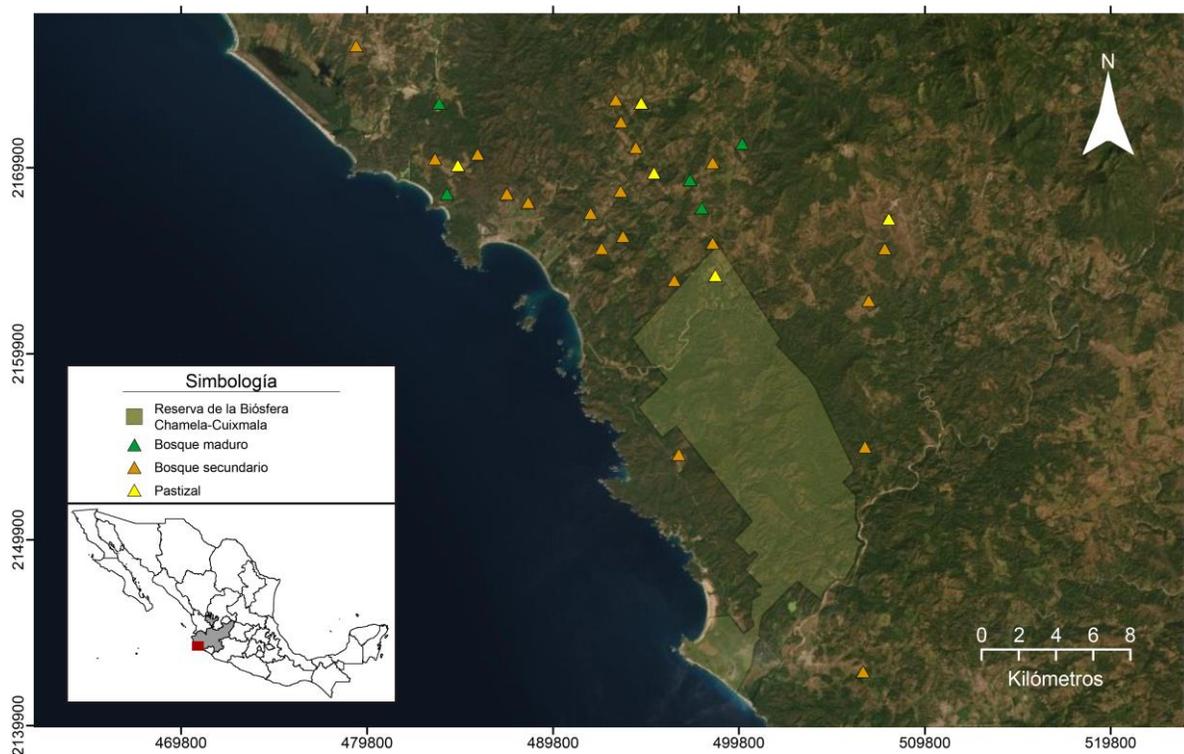


Figura 2. Ubicación de los sitios de muestreo en la costa mexicana del Océano Pacífico mexicano, en el estado de Jalisco. El polígono translúcido representa el polígono de la Reserva de la Biósfera Chamela-Cuixmala y los triángulos los sitios de muestreo.

50 años, siendo el bosque original parcialmente transformado en pastizales y cultivos agrícolas (Burgos y Maass, 2004). Con frecuencia los pastizales son dejados sin mantenimiento, lo que permite el avance de la sucesión secundaria (Mora et al., 2015). Como resultado de esta dinámica de cambio en el uso del suelo, el paisaje es un mosaico de coberturas dominado por bosques tropicales secos conservados, incluyendo la reserva de la biósfera Chamela Cuixmala, bosque tropical seco secundario, pastizales y cultivos agrícolas permanentes o estacionales (Flores-Casas y Ortega-Huerta, 2019).

3.2 Aproximación metodológica

Se empleó una aproximación metodológica de cronosecuencia para el estudio de la sucesión secundaria (Pickett, 1989). Esta aproximación consiste en la selección de un conjunto de sitios con diferente edad de abandono (*i.e.* con diferente tiempo transcurrido desde el cese del disturbio) lo que permite establecer el comportamiento de las propiedades de la comunidad en relación con la edad de abandono. Los sitios fueron además seleccionados de tal forma que cubrieran el rango más amplio de variación posible en las dos características relevantes para la hipótesis de trabajo: la composición del paisaje y la intensidad de uso. Para poner a prueba la predicción de que la disminución de la cantidad de bosque maduro circundante y el incremento en la intensidad de uso reducen la velocidad de regeneración (tasa de acumulación de especies y biomasa a través de la sucesión) y generan una mayor disimilitud en la composición de especies respecto a los bosques maduros, se emplearon modelos lineales, en los que la edad de abandono y su interacción con la composición del paisaje y la intensidad de uso se incluyeron como predictores de las propiedades de la comunidad vegetal (biomasa, diversidad y composición de especies).

3.3 Sitios de estudio

La selección de los sitios de estudio se realizó en dos etapas. En la primera etapa se generó una preselección de sitios con base en el tipo de cobertura vegetal. Para ello se usó una

clasificación de coberturas preexistente generada a partir de imágenes SPOT-4 y SPOT-5 de 2011 y 2012 (Flores Casas, 2015). Se filtraron las áreas que correspondieran a uno de los tres tipos de cobertura seleccionados: pastizal, bosque tropical seco secundario o bosque tropical seco maduro y que se encontraran a una elevación < 300 m s.n.m., con pendiente < 38°, en zonas de lomeríos, con el fin de homogeneizar características geomorfológicas entre los sitios de estudio. Dentro de las áreas filtradas se seleccionaron aleatoriamente 60 sitios, alrededor de los cuales se definió un área de 650 m de radio (en adelante paisaje) que sirvió para determinar la cobertura de bosque maduro circundante. Este radio se seleccionó con base en las distancias promedio de dispersión de semillas en especies del bosque tropical seco (Arredondo-Amezcuca et al., 2015; Vittoz y Engler, 2007), tomando en consideración procesos de dispersión a corta y mediana distancia (Corlett, 2009). Los sitios se ubicaron a una distancia mínima de 1.3 km con el fin de evitar el traslape de sus paisajes asociados.

Los sitios fueron visitados en campo para confirmar el tipo de cobertura y realizar una caracterización preliminar de su edad de abandono e intensidad de manejo, así como la gestión del permiso para desarrollar el estudio, a partir de una entrevista corta con el dueño del terreno. La información de la edad de abandono fue corroborada mediante la revisión de imágenes satelitales multitemporales en Google Earth Pro®. Con base en esta caracterización previa de los sitios, se procedió a seleccionar un conjunto de 30 sitios distribuidos de forma amplia y homogénea a lo largo de los ejes de variación de edad de abandono y composición del paisaje. La intensidad no fue controlada estrictamente, aunque con la información preliminar del régimen de uso se procuró que estuviera representara la variación de las distintas prácticas de manejo desarrolladas en la región. Los sitios seleccionados se distribuyeron a lo largo de un gradiente de edad de abandono: cinco de los sitios se ubicaron en pastizales (0 - 2 años), veinte en bosques secundarios (2 – 42 años), y cinco en bosques maduros (> 100 años, Fig. 3); el límite superior de edad está determinado por la historia reciente de uso del suelo en la zona (Castillo et al., 2005). La cobertura de bosque maduro en el paisaje circundante varió entre 1.9 % y 99 %. La intensidad de uso varió entre sitios que fueron desmontados y abandonados

inmediatamente sin uso, hasta sitios intensamente usados con régimen bianual de fuegos.

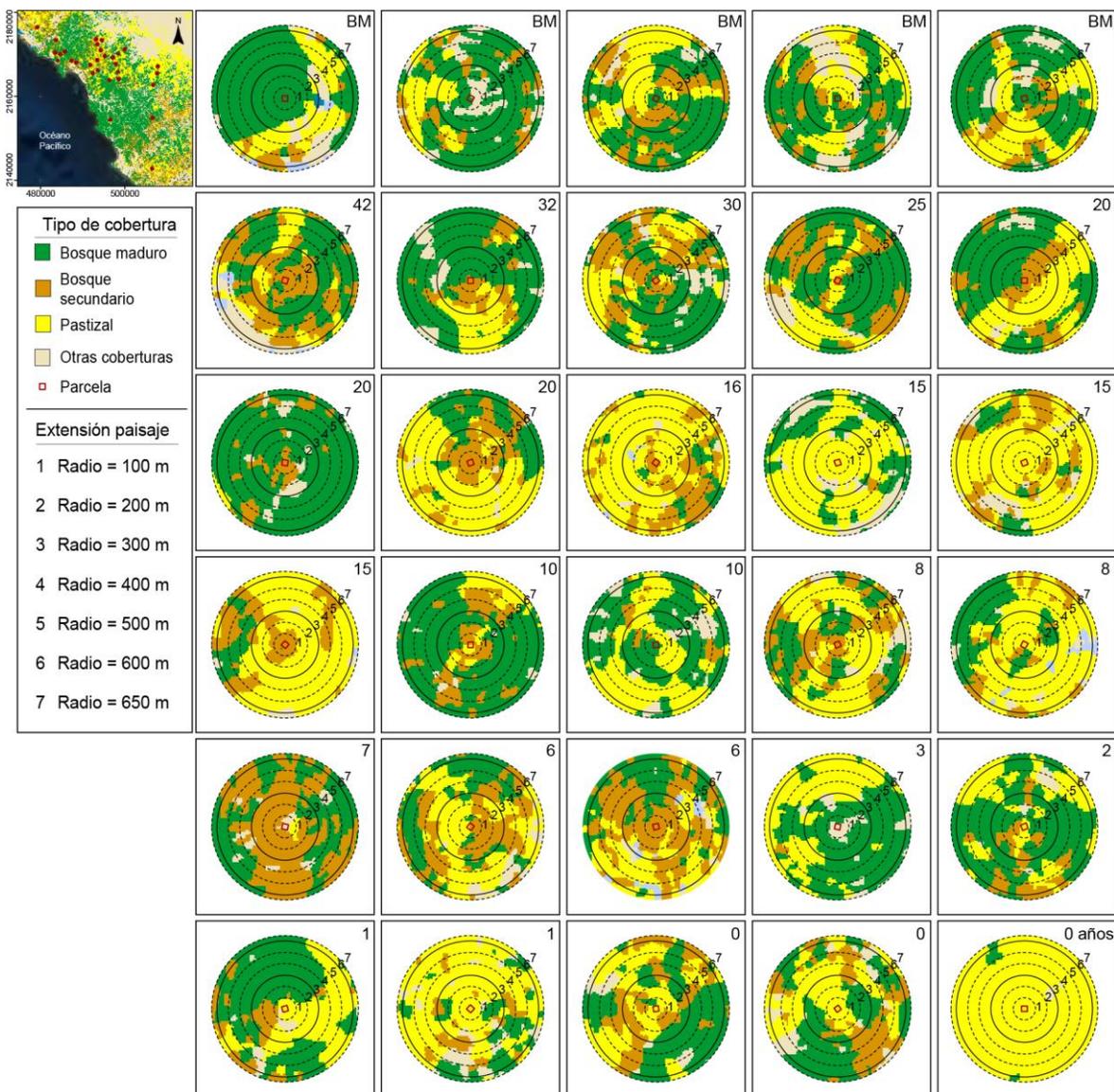


Figura 3. Sitios de estudio. Los sitios están ordenados de forma decreciente por edad de abandono (indicada por el número en la parte superior derecha de cada panel); los paisajes con las siglas BM corresponden a los bosques maduros. Para cada sitio se presenta la composición de coberturas circundante en siete paisajes concéntricos de extensión creciente (escala de 100 a 650 m de radio).

3.4 Muestreo de vegetación

En cada sitio se estableció una parcela permanente correspondiente a una unidad de muestreo de 50 × 50 m, en cuyo interior se ubicaron cuatro transectos de 50 × 8 m, con dirección perpendicular a la pendiente y distanciados entre sí por 6 m (Fig. 4 B). En cada transecto se llevó a cabo un muestreo estratificado de vegetación leñosa (árboles, arbustos y lianas). En el transecto completo (Fig. 4 C, área D) se midieron todos los tallos con diámetro a la altura del pecho (DAP) ≥ 10 cm, en un transecto anidado de 50 × 4 m (Fig. 4 C, área C) se midieron los tallos ≥ 5 cm de DAP, en otro transecto anidado de 25 × 2 m (Fig. 4 C, área B) se midieron los tallos ≥ 2.5 cm de DAP y en otro transecto anidado de 25 × 2 m (Fig. 4 C, área A) fueron medidos los tallos ≥ 1 cm de DAP. El diámetro de las lianas

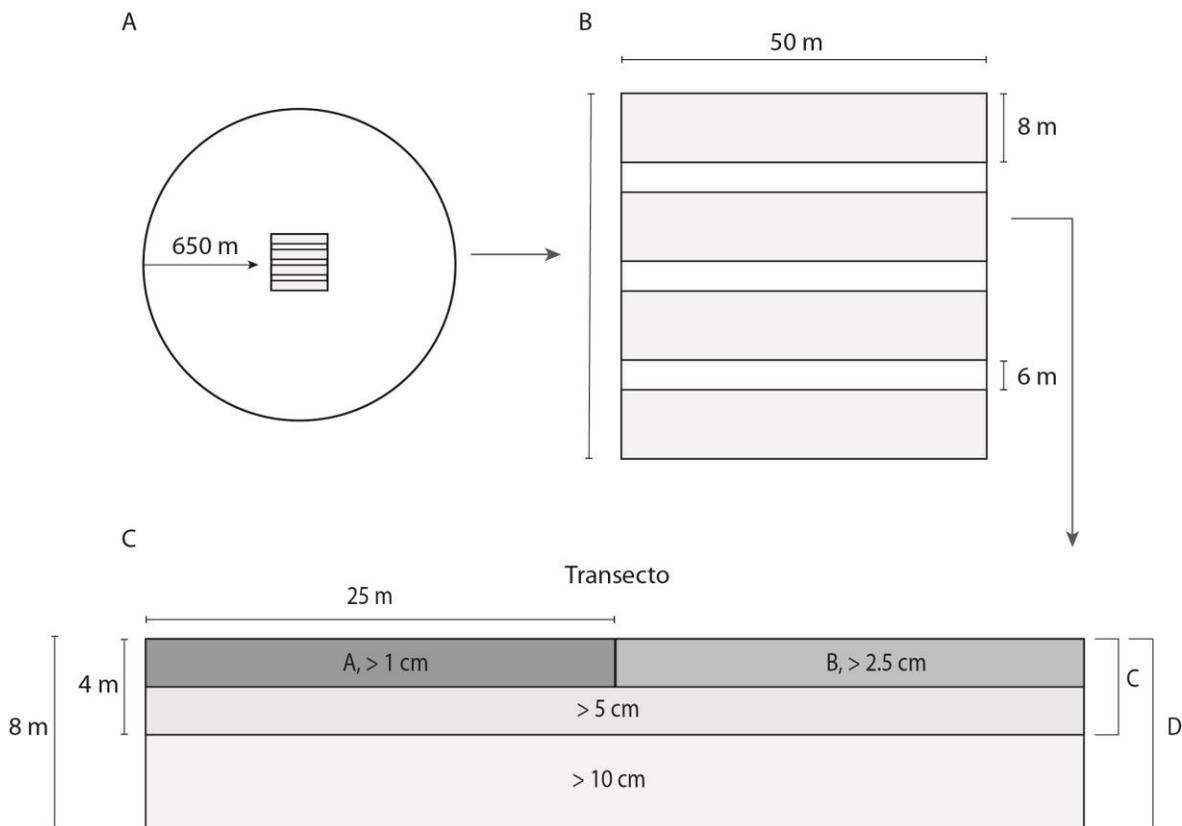


Figura 4. Unidades de muestreo. Cada unidad o sitio de muestreo se compone de un área de 50 x 50 m al centro de un círculo de 650m de radio que define el paisaje circundante (A). Dentro del área de 50 x 50 m se ubicaron cuatro transectos paralelos para el muestreo de la vegetación (B). El muestreo de vegetación se realizó de manera estratificada según el diámetro del tallo de cada planta (C).

se midió a 10 cm de la base del tallo. Para cada individuo se determinó en campo su identidad taxonómica; cuando ésta era desconocida se recolectaron especímenes para su posterior identificación por comparación con las colecciones del Herbario de la Estación de Biología Chamela UNAM (EBCh), las del laboratorio de Biodiversidad y Bienestar Humano (IIES-UNAM), y las colecciones en línea de Jstor Global Plants, Tropicos y el Herbario Nacional de México (MEXU). Los muestreos se realizaron entre los meses de enero a marzo del 2018, al inicio de la época seca en dicho año (Fig. 5).

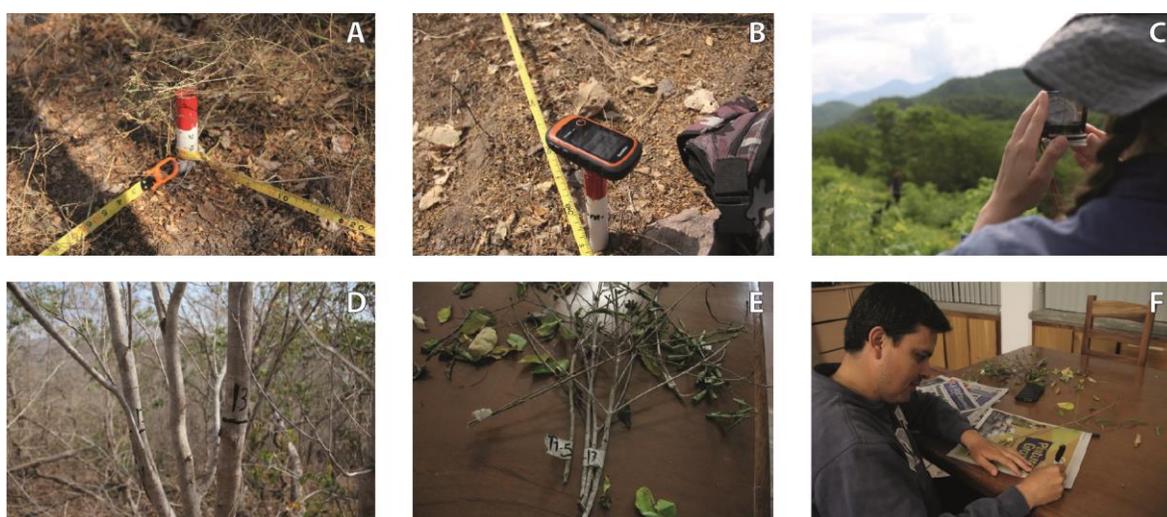


Figura 5. Imágenes del establecimiento de parcelas permanentes para el muestreo de vegetación y el procedimiento desarrollado durante éste. A. Establecimiento y marcaje de la parcela. B. Georreferenciación de la parcela. C. Registro de variables físicas (pendiente y orientación). D. Medición y marcaje de la vegetación según el muestreo estratificado. E. Recolección de ejemplares botánicos para su identificación. E. Procesamiento de muestras, prensado y etiquetado de material vegetal.

3.5 Propiedades de la comunidad vegetal

Se usaron cuatro propiedades para evaluar la regeneración de la comunidad vegetal: biomasa aérea viva (biomasa), riqueza de especies (0D), diversidad de especies dominantes (2D ; Jost, 2006), y composición de especies.

La biomasa de cada tallo fue estimada por medio del modelo alométrico desarrollado por Bojórquez (2014; Fórmula 1) para los bosques secundarios de la región de estudio:

$$Biomasa = \log_{10}(-0.542) + (2.321 * \log_{10} DAP) + (1.277 * \log_{10} DM) \text{ (Fórmula 1)}$$

donde DAP corresponde al diámetro del tallo y DM a la densidad de madera de la especie a la que pertenece. La densidad fue obtenida empleando la función 'getWoodDensity' del paquete BIOMASS para R (Réjou-Méchain et al., 2017), la cual asigna un valor de densidad de la madera a cada especie utilizando como referencia la base de datos global de densidad de la madera (Chave et al., 2009; Zanne et al., 2009). Para calcular la biomasa por unidad de área se realizaron extrapolaciones a una hectárea considerando el área muestreada para cada categoría de DAP (≥ 1 en 200 m² por unidad de muestreo, ≥ 2.5 en 400 m², ≥ 5 en 800 m², ≥ 10 en 1600 m²). Las lianas fueron excluidas de la estimación de biomasa.

La estimación de la diversidad se realizó por medio del uso de los números de Hill (Jost, 2006), de los que fueron considerados los órdenes de diversidad 0 (⁰D) y 2 (²D). ⁰D corresponde a la riqueza de especies, es decir, es un índice que no es sensible a la abundancia de las especies y por ende está fuertemente influenciado por las especies raras (Jost, 2006). Por su parte, ²D le da más peso a las especies abundantes y comúnmente es interpretado como la diversidad de especies dominantes en la comunidad (Jost, 2006). El orden de diversidad 1 (¹D, exponencial de la entropía de Shannon) no fue incluido en los análisis estadísticos debido a que estuvo fuertemente correlacionado con ²D (datos no mostrados). La estimación se realizó empleando la función 'Alphadiversity' del paquete entropart para R (Marcon y Hérault, 2015).

Las diferencias en composición de especies entre sitios se evaluaron a través de una matriz de distancias de Hellinger. La distancia de Hellinger es una distancia euclidiana calculada sobre una matriz de abundancias relativas por sitio y transformadas en su raíz cuadrada, lo que reduce el peso de las especies abundantes en el valor de la distancia

(Borcard et al., 2011). La matriz fue calculada con las funciones 'decostand' y 'vegdist' del paquete 'vegan' para R (Oksanen et al., 2019).

3.6 Predictores

Para caracterizar el tiempo de regeneración se usó la edad de abandono como variable predictora, definida como el tiempo transcurrido desde el cese de actividades de mantenimiento del potrero ganadero. Las actividades de mantenimiento incluyen principalmente roza y/o quema, aunque pueden estar acompañadas por aplicación de herbicidas o la extracción de ciertas especies desde la raíz. No se consideran parte del mantenimiento actividades como el ingreso del ganado para ramoneo o estiaje, o la extracción de productos forestales, las cuales generalmente persisten durante el proceso de regeneración sin inhibirlo (Cohen, 2014; Mora, 2015).

Para medir la composición del paisaje se consideraron las coberturas de bosque maduro, bosque secundario y pastizal. Además de que éstas constituyen las coberturas más comunes en la zona, cada una está relacionada con diferentes procesos asociados con la regeneración del bosque. La cantidad de bosque puede modificar la identidad y abundancia de las semillas que llegan por dispersión desde el exterior del sitio focal (Arroyo-Rodríguez et al., 2017; Holl, 1999) y dado que existen diferencias en composición entre los bosques maduros y secundarios (Derroire et al., 2016), se afecta la contribución relativa de especies. Por el contrario, la cantidad de pastizal reduce la disponibilidad de propágulos y genera limitaciones en su dispersión y establecimiento (Van Meerbeek et al., 2018). Los bosques secundarios en diferentes etapas sucesionales difieren en la composición de especies y en sus atributos funcionales, lo que afecta la contribución relativa de especies al paisaje (Van Breugel et al., 2013). Para establecer la escala del efecto, cada tipo de cobertura fue cuantificada en paisajes concéntricos de extensión creciente cada 100 m, desde 100 a 600 m de radio, y un último paisaje a 650 m con un área de 132 ha. Como resultado de este procedimiento, se calcularon 21 variables para caracterizar la composición del paisaje (tres coberturas medidas en siete extensiones de paisaje

diferentes; Cuadro S1). Debido a que todas las coberturas presentaron variación amplia, fue posible realizar inferencias confiables del paisaje sobre las propiedades de la comunidad (Pasher et al., 2013). La cuantificación de la composición se realizó en ARCMAP 10.2 (ESRI, 2016).

Por último, para caracterizar la intensidad de uso se hicieron 30 entrevistas semiestructuradas a los propietarios de las parcelas en las que se realizó el muestreo de vegetación. En la zona de estudio el régimen de manejo ha sido descrito como desmontes realizados generalmente con prácticas de roza-tumba y quema, aunque ocasionalmente con maquinaria, para convertir el bosque tropical seco en campos de cultivo, que posteriormente son reemplazados por pasturas para alimento del ganado. Las pasturas reciben un mantenimiento constante sin periodos de descanso, con quemas frecuentes, corte de la vegetación leñosa y la aplicación de herbicidas (Burgos y Maass, 2004; Trilleras, 2008). Cuando se deja de dar mantenimiento da inicio la sucesión secundaria, acompañada de ingreso y ramoneo de ganado (Cohen, 2014). Por esta razón, la historia de uso fue dividida en tres períodos: (1) el momento del desmonte, (2) el tiempo comprendido entre el desmonte y el abandono, y (3) el periodo posterior al abandono. Para cada período se identificaron y caracterizaron las diferentes prácticas de manejo asociadas. Para el desmonte se cuantificó el número de talas y el tipo de técnica empleado (tradicional con roza, tumba y quema o tecnificada con maquinaria). Para el uso previo al abandono, cuando la parcela fue usada como pastizal para ganadería o cultivos agrícolas, se cuantificaron la cantidad de quemas y chapeos, el número de siembras (de pasto u otro cultivo), el número de aplicaciones de herbicida y fertilizante, la densidad de ganado y su tiempo de permanencia a lo largo del año. Para el uso posterior al abandono se caracterizó la densidad de ganado. La entrevista completa puede consultarse en el Anexo 1.

La intensidad de uso fue medida tanto directamente con las variables antes mencionadas, como a través de índices de severidad adaptados a partir de la propuesta de Zermeño-Hernández y colaboradores (2015). Dichos índices se calcularon de manera independiente para los períodos previo y posterior al abandono. Para el uso previo al

abandono (Fórmula 2), la severidad fue definida como la suma de la densidad de ganado, del número de quemas y de aplicaciones de herbicida (todas estandarizadas entre 0 y 1).

$$Severidad\ previa = \frac{n^{\circ}\ vacas \times \left(\frac{meses}{año}\right)}{n^{\circ}\ hectáreas} + N^{\circ}\ Quemias + N^{\circ}\ Ap.\ herbicida \quad (Fórmula\ 2)$$

La severidad en el periodo posterior al abandono (Fórmula 3) incluyó únicamente la densidad de ganado, debido a la escasa aplicación de las demás prácticas en este periodo.

$$Severidad\ posterior = \frac{n^{\circ}\ vacas \times \left(\frac{meses}{año}\right)}{n^{\circ}\ hectáreas} \quad (Fórmula\ 3)$$

Para el desmonte se estableció un valor de severidad de acuerdo con el tipo de desmonte: roza, tumba y quema = 0.5; con maquinaria = 1. Dicha asignación se basa en la evidencia previa del impacto relativo sobre la sucesión del desmonte con maquinaria (Mora, 2015). Como resultado, se calcularon 41 variables para caracterizar la intensidad de uso (Cuadro S1).

Finalmente, con el fin de controlar el efecto de la variación en condiciones ambientales sobre la estructura de la vegetación, se midieron cuatro variables físicas (Cuadro S1): pendiente, orientación, posición fisiográfica e índice topográfico de humedad (ITH). El ITH permite identificar y cuantificar el patrón de los flujos superficiales de agua y con ello las áreas donde ésta tiende a acumularse; así, cuanto más elevado es el valor del índice, mayor es la humedad debido a la configuración topográfica (Roa-Lobo y Kamp, 2012, Robson et al., 1992). La pendiente y orientación fueron registradas durante el muestreo de vegetación (Figura 6); la pendiente fue medida con un clinómetro Suunto PM5/360. El ITH fue calculado a partir de un modelo digital de elevación (MDE; INEGI, 2018) en ARCMAP 10.2 (ESRI, 2016).

3.7 Análisis estadístico

Se usaron modelos lineales para poner a prueba la hipótesis del efecto modulador de la composición del paisaje y la intensidad de uso sobre la velocidad de recuperación de las

propiedades de la comunidad vegetal (biomasa, 0D y 2D), asimismo, se usó un análisis de redundancia (RDA) para el caso de la composición de especies. Dado el gran número de variables disponibles para caracterizar dichos efectos, que ascendía a 67 (Cuadro S1), el análisis se dividió en dos etapas: en la primera se realizó una preselección de predictores mientras que, en la segunda, se ajustaron los modelos.

La preselección de los predictores se realizó por medio de árboles de regresión. Éste es un método de agrupamiento de observaciones (sitios en este caso) que minimiza las diferencias al interior de los grupos en relación con una variable de respuesta, al mismo tiempo que las maximiza entre los grupos (De'ath, 2002). Los grupos se construyen con base en los valores de uno o más predictores. El objetivo de esta etapa fue identificar un conjunto reducido de predictores que tuvieran la mayor capacidad explicativa para cada atributo de la comunidad vegetal. Con el fin de incluir tanto predictores de paisaje como de manejo en el conjunto reducido de predictores, se ajustaron dos árboles de regresión para cada propiedad (biomasa, 0D y 2D). Ambos árboles incluyeron la edad de abandono y las condiciones biofísicas como predictores, pero en uno de ellos se incluyeron variables de paisaje, mientras que en el segundo se incluyeron variables de intensidad de uso. A partir del conjunto de árboles finales (Fig. S1), se seleccionaron siete predictores que repetidamente explicaron la variación en las variables respuesta: la edad de abandono (Edad), el porcentaje de bosque maduro en un radio de 500 m (B. Maduro 500 m), el porcentaje de pastizal en un radio de 200 m (Pastizal 200 m), la severidad previa al abandono, la severidad posterior al abandono, los años de uso total y el índice topográfico de humedad (ITH). Los árboles de regresión fueron ajustados usando la función 'rpart' del paquete *rpart* para R (Therneau et al., 2019).

En la segunda etapa, usando los siete predictores seleccionados anteriormente, se ajustaron modelos lineales para cada variable de respuesta, excluyendo los sitios de bosque maduro. Los modelos lineales siguieron la siguiente formulación general:

$$\text{Propiedad} = f(\text{Edad} \times (\text{B. Maduro 500 m} + \text{Pastizal 200 m} + \text{Severidad previa} + \text{Severidad posterior} + \text{Años de uso total} + \text{ITH})) \quad (\text{Fórmula 4})$$

El modelo incluyó las interacciones entre la edad y los predictores de paisaje e intensidad de uso. Para el ajuste del modelo, la edad de abandono fue transformada en su logaritmo natural con el fin de que el modelo representara la tendencia asintótica observada en la relación entre las propiedades y la edad; el ITH también fue transformado en su logaritmo natural. Todos los predictores fueron estandarizados. El modelo general fue simplificado a partir de una aproximación por criterios de información (Anderson, 1966). Para ello, se ajustaron todos los modelos anidados posibles (todas las combinaciones de predictores posibles) y se comparó su ajuste utilizando el Criterio de Información de Akaike corregido para sesgos (debidos al tamaño de muestra) (AICc; Anderson, 1966). Para todas las propiedades se seleccionó como mejor modelo aquel que minimizaba el AICc. Adicionalmente se calculó el peso asociado a cada variable predictora a través de todos los modelos posibles, como método para confirmar que el modelo seleccionado incluía a las variables que consistentemente aparecían incluidas en los modelos con el mejor ajuste. Al modelo final para cada atributo se le evaluaron los supuestos de homogeneidad de varianza, distribución normal de residuos y apalancamiento (*leverage*) utilizando herramientas gráficas y se calculó el factor de inflación de la varianza (VIF) con el fin de confirmar el supuesto de no colinealidad entre predictores (Zuur e Ieno, 2016). En el caso del modelo para el atributo 2D , se incluyó un término adicional para modelar la varianza debido a la falta de homogeneidad de varianza del modelo inicial. Los valores de VIF de todos los predictores en los modelos finales fueron < 2 , lo que sugiere que los predictores son independientes (Jou et al., 2014). Los modelos lineales fueron ajustados con las funciones ``lm`` y ``glm`` (en el caso de 2D) de los paquetes *stats* y *nlme* para R, respectivamente (Pinheiro et al., 2019). Para la simplificación de los modelos se usó la función ``dredge`` y para calcular los pesos totales de los predictores fue utilizada ``importance``, ambas del paquete *MuMIn* para R (Bartoń, 2019). El VIF fue calculado empleando la función ``vif`` del paquete *car* (Fox et al., 2019).

Para poner a prueba el efecto modulador de la composición del paisaje y de la intensidad de uso sobre el cambio en la composición de especies se usó un análisis de

redundancia basado en distancia (db-RDA, siglas en inglés). El db-RDA combina el análisis de regresión múltiple y el de componentes principales (PCA) para modelar respuestas multivariadas en función de un conjunto de predictores. El conjunto multivariado es transformado previamente en una matriz de distancias y la distancia a emplear se define con base en las características propias del conjunto de datos (Borcard et al., 2011). En este estudio, la composición de especies fue transformada a una matriz de distancias de Hellinger, como se describió previamente. El modelo inicial ajustado es el descrito en la Fórmula 4. El modelo fue simplificado por medio de un procedimiento de eliminación “hacia atrás” basado en el valor de probabilidad del estadístico F calculado a partir de permutaciones (Borcard et al., 2011). El ajuste del db-RDA se llevó a cabo con la función ``capscale`` y la reducción del modelo se generó con la función ``ordistep``, ambas pertenecientes al paquete *vegan* para R (Oksanen et al., 2019).

Por último, para poner a prueba las condiciones específicas de composición del paisaje y de intensidad de uso que modulan la abundancia de especies particulares se ajustaron modelos lineales generalizados multivariados. Este procedimiento ajusta un glm para modelar la abundancia de cada especie en función del conjunto de predictores incluidos en la Fórmula 4, más un término cuadrático de la edad de abandono ($Edad^2$). Adicionalmente conjuga todos los modelos ajustados por especie en una única prueba multivariada general para todas las especies. El modelo supone que la abundancia presenta una distribución binomial negativa. Para su implementación se realizó previamente una selección de especies con base en dos criterios: (1) que su abundancia a través de los sitios fuera superior a la abundancia correspondiente del tercer cuartil, y (2) que estuvieran presentes en por lo menos 10 sitios de estudio. Nueve especies cumplieron ambos criterios. Los modelos fueron ajustados a través de la función `'manyglm'` del paquete *mvabund* (Wang et al., 2012) para R versión 3.5.1. Los modelos fueron simplificados empleando eliminación “hacia atrás” basado en el criterio de información de Akaike (AICc) usando la función `'stepAIC'` del paquete *MASS* (Ripley et al., 2019) para R versión 3.5.1.

4. Resultados

En total, fueron medidos e identificados 3,971 individuos de 187 especies, 111 géneros y 39 familias. El 33.15 % de las especies presentaron uno o dos individuos. La completitud del muestreo (la probabilidad de que la diversidad gamma esté adecuadamente representada) fue de 0.99. La media de la completitud fue 0.84, con dos valores mínimos de 0 (debido al tipo de manejo en pastizales con pocos arboles aislados de distintas especies) y máximo de 0.98. La biomasa varió de 1.77 a 142.44 Mg/h (Cuadro 1, Fig. 6); los dos sitios con mayor biomasa corresponden a bosques maduros, mientras que los dos con valores más bajos son pastizales. La densidad de especies presentó una variación de 2 a 59 especies por 0.25 ha en los sitios de muestreo, siendo los sitios de bosque maduro los de mayor densidad (> 42 especies/0.25 ha). La riqueza de especies dominantes varió de 1.79 a 28.29; cuatro de las parcelas de pastizal obtuvieron los valores más bajos, lo que denota la alta dominancia de un número pequeño de especies. Las tres variables de respuesta presentaron una asociación positiva con la edad de abandono (Fig. 6).

Cuadro 1. Estadísticas descriptivas para las variables de respuesta. n: Tamaño de muestra, \bar{X} : Media de valores obtenidos, S: desviación estándar, Min: Valores mínimos obtenidos, P25: Valores en el segundo percentil, P75: Valores en el tercer percentil, Máx: Valores máximos obtenidos.

Variable	n	\bar{X}	S	Min	P ₂₅	P ₇₅	Máx
Biomasa (Mg/h)	30	54.9	39.6	1.8	12.9	81.1	142.4
^oD	30	25.7	15.6	2	13.2	35.5	59
²D	30	9.0	6.3	1.8	4.9	10.6	28.3

4.1 Biomasa

La composición del paisaje estuvo fuertemente asociada con la velocidad de recuperación de la biomasa. El mejor modelo incluyó como predictores a la edad de abandono, el porcentaje de pastizal en un radio de 200 m y la interacción entre estos dos (Cuadro 2). En particular, la biomasa se incrementó con la edad de abandono, pero disminuyó al aumentar la cobertura de pastizal en el paisaje. Además, la interacción

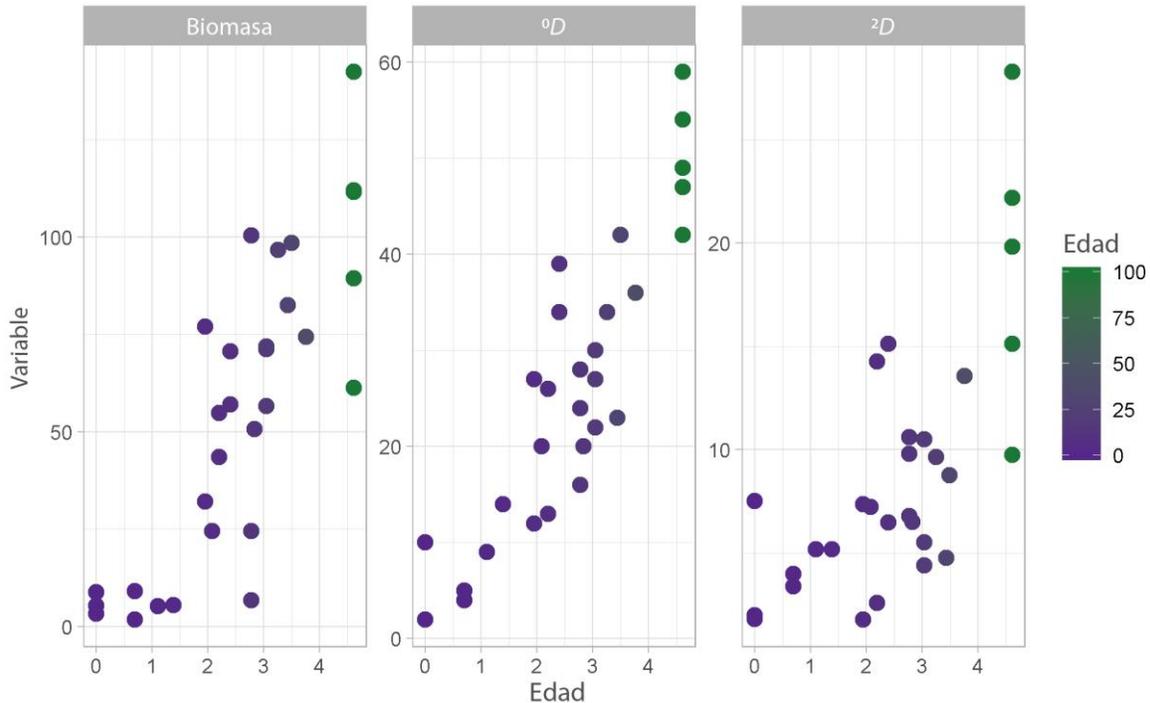


Figura 6. Respuesta de las propiedades de la comunidad al tiempo de abandono del sitio. Biomasa corresponde a la biomasa aérea viva en árboles y arbustos, 0D corresponde a la riqueza de especies y 2D corresponde a la diversidad de especies dominantes. La edad en el eje x fue transformada en su logaritmo natural (después de sumar una unidad).

negativa indicó que la tasa de incremento de la biomasa con la edad se reduce al aumentar la cobertura de pastizal. Es así como en los primeros cinco años la biomasa aumentó a través del tiempo, sin que haya un efecto marcado de la cobertura de pastizal, pero posteriormente el aumento fue más lento en paisajes con un mayor porcentaje de pastizal (Figura 7a). Los predictores incluidos en el modelo seleccionado tuvieron los mayores pesos entre todos los demás predictores (Cuadro 3), es decir, estuvieron consistentemente presentes en los modelos con mayor peso. El segundo modelo alternativo tiene los predictores presentes en el modelo seleccionado más el ITH, con $\Delta AICc = 3$ (Cuadro S2).

4.2 Riqueza de especies

En el caso de la riqueza de especies, el mejor modelo incluyó como predictores a la edad de abandono, el porcentaje de bosque maduro en un radio de 500 m y la interacción entre

estos dos (Cuadro 2). La riqueza de especies se incrementó con la edad de abandono, mientras que se redujo al disminuir el porcentaje de bosque maduro circundante (Figura 7b). La edad y el bosque maduro presentaron efectos relativos positivos sobre la riqueza de especies en la sucesión. Además, la interacción indicó que la tasa de regeneración de la riqueza con relación a la edad aumentó con el incremento de la cobertura de bosque.

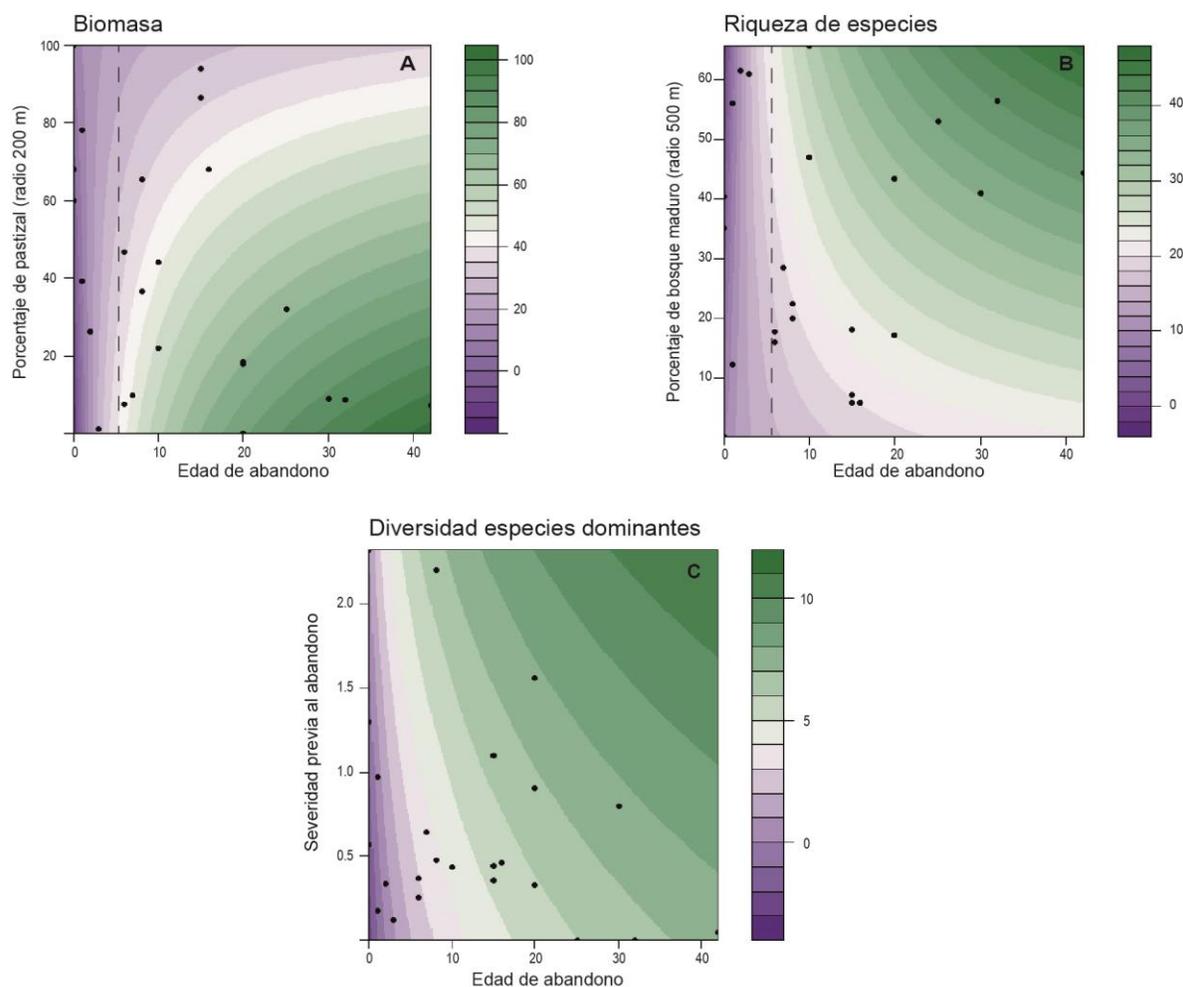


Figura 7. Gráficas de calor que representan los modelos seleccionados para tres propiedades de la comunidad vegetal. (A) Modelo para biomasa en función de la cobertura de pastizal en un paisaje circundante con radio de 200 m y la edad de abandono. La línea punteada indica los valores alcanzados en los primeros cinco años de sucesión. (B) Modelo para la densidad de especies en función de la cobertura de bosque en un paisaje circundante con radio de 500 m y la edad de abandono. (C) Modelo para la diversidad de especies dominantes en función de la severidad previa al abandono y la edad de abandono. Los puntos representan las unidades de muestreo. La escala de color representa el valor predicho por el modelo seleccionado para cada variable respuesta.

Cuadro 2. Modelos lineales seleccionados para cada atributo de la comunidad vegetal. En cada caso se presentan los predictores incluidos en el modelo, la estimación del tamaño del efecto asociado (coeficiente estandarizado), el error estándar de dicha estimación, la capacidad explicativa del modelo (R^2), el peso del modelo (calculado con base en modelos con $\Delta AICc \leq 5$) y el valor del criterio de información de Akaike corregido para el tamaño de muestra (AICc). El predictor Edad fue transformado en su logaritmo y las variables de paisaje reflejan el porcentaje de área medida en el paisaje con radio especificado.

Atributo	Predictores	Coeficiente estandarizado	Error estándar	R^2	AICc	Peso
Biomasa	Edad	25.49	4.19	0.76	213.5	0.299
	Pastizal 200 m	-7.81	4.01			
	Edad × Pastizal 200 m	-9.29	3.70			
⁰ D	Edad	9.47	1.23	0.79	162	0.343
	B. Maduro 500	2.63	1.23			
	Edad × B. Maduro 500 m	3.53	1.28			
² D	Edad	2.31	0.48	0.83	124	0.293
	Severidad previa	1.06	0.53			

Cuadro 3. Peso total de los predictores en los modelos para las variables respuesta: Biomasa, ⁰D (densidad de especies) y ²D (diversidad de especies dominantes). En negrita se indica el peso de los predictores incluidos en el modelo final seleccionado. Los predictores Edad de abandono (Edad) e índice topográfico de humedad (ITH) fueron transformados en su logaritmo; el nombre de las variables de paisaje indica el tipo de cobertura medida y el radio del paisaje.

	Biomasa	⁰ D	² D
Predictor	Pesos	Pesos	Pesos
Edad	1.00	1.00	0.973
Pastizal 200 m	0.767	0.221	0.203
Edad × Pastizal 200 m	0.465	0.069	0.046
B. Maduro 500 m	0.319	0.866	0.177
ITH	0.316	0.152	0.206
Años de uso	0.219	0.154	0.205
B. Maduro 500 m × Edad	0.192	0.689	0.028
Severidad previa	0.175	0.315	0.718
Severidad posterior	0.171	0.255	0.185
ITH × Edad	0.114	0.025	0.042
Edad × Severidad previa	0.043	0.079	0.185
Años de uso × Edad	0.032	0.02	0.046
Edad × Severidad posterior	0.027	0.036	0.029

Después del quinto año, el incremento de la riqueza de especies con la edad fue mayor en paisajes con una mayor proporción de bosque maduro. Los pesos de las variables incluidas en el modelo son de nuevo los más altos, ya que estos predictores fueron incluidos recurrentemente en los mejores modelos (Cuadro 3). El segundo modelo alternativo tuvo los predictores presentes en el modelo seleccionado además de la severidad de uso posterior al abandono, con $\Delta AICc = 1.8$ (Cuadro S2).

4.3 Composición de especies

El análisis de redundancia basado en distancias (db-RDA) indicó que la edad de abandono, la disponibilidad de agua (ITH), el porcentaje de bosque maduro en un radio de 500 m y la interacción de este último con la edad de abandono determinan significativamente las diferencias en composición entre sitios (Figura 8). La variación en la composición explicada por los predictores fue del 25.7 % (eje de ordenación canónica 1 (RDA1): 11.0 % y eje de ordenación canónica 2 (RDA2): 7.0 %, Figura 8). La variación en la composición con relación al primer eje de ordenación está asociada principalmente a la edad de abandono de los sitios, definiendo un gradiente que va de sitios recién abandonados a sitios de bosque maduro (Figura 8A). La figura sugiere también una variación importante en la composición de los sitios de bosques secundarios o incluso en pastizales activos a lo largo del segundo eje de ordenación. Dicha variación está asociada a diferencias en las condiciones de humedad de los sitios y en la proporción de bosque maduro en el paisaje circundante, como lo indican las flechas correspondientes con estas variables respecto al segundo eje de ordenación.

Con relación a las especies, la ordenación indica que algunas de ellas son representativas de condiciones particulares. Tal es el caso de *Acacia macracantha*, una especie presente en sitios muy jóvenes, o *Cordia elaeagnoides*, una especie que, aunque presente en todo tipo de bosques, es común en los pastizales. Otras especies como *Lonchocarpus mutans*, *Caesalpinia eriostachys* y *Mimosa arenosa* parecen estar asociadas a

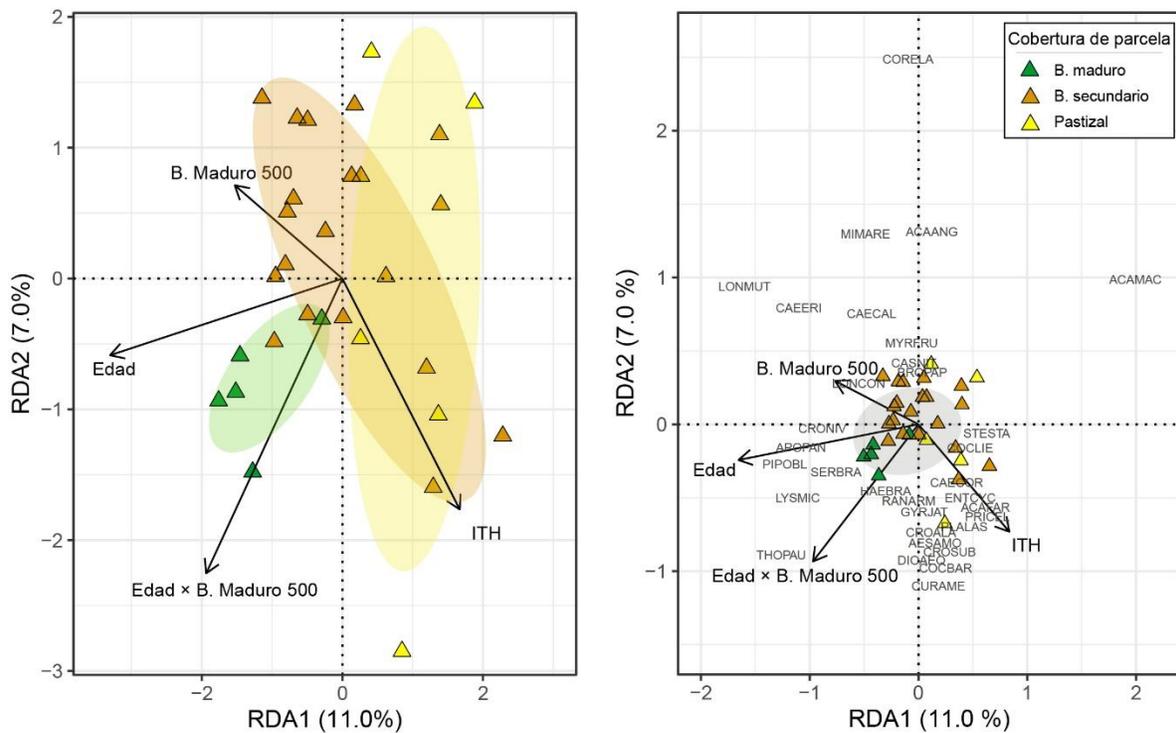


Figura 8. Análisis de redundancia basado en distancia (db-RDA) para explicar la variación de la composición de especies en función de la edad de abandono, las características del paisaje y la intensidad de uso. Se presentan los porcentajes de la variación explicada de los ejes de ordenación (RDA1 y RDA2). (A) Proyección que resalta la posición relativa de los sitios de muestreo. Las elipses representan la ubicación más común de los tres tipos de parcela según su cobertura. (B) Proyección que resalta la posición de las especies. El área gris representa las especies restantes agrupadas en el área sombreada. Abreviaciones para las especies: *Casearia nítida* (CASNIT), *Acacia macracantha* (ACAMAC), *Acacia farnesiana* (ACAFAR), *Pristimera celastroides* (PRICEL), *Lonchocarpus mutans* (LONMUT), *Cordia elaeagnoides* (CORELA), *Caesalpinia eriostachys* (CAEERI), *Mimosa arenosa* (MIMARE), *Spondias purpurea* (SPOPUR), *Bonellia macrocarpa* (BONMAC), *Cordia alliodora* (CORALL), *Lysiloma microphyllum* (LYSMIC) y *Thouinia paucidentata* (THOPAU).

edades de abandono intermedias y condiciones de baja humedad, estando las dos primeras asociadas además a contextos de paisaje con mayor proporción de bosque. Por el contrario, especies como *Acacia farnesiana* y *Pristimera celastroides*, aunque también son representativas de bosques secundarios intermedios, su abundancia relativa parece incrementarse en bosques secundarios desarrollados en zonas con alta disponibilidad de agua. Finalmente, especies como *Lysiloma microphyllum* o *Thouinia paucidentata* parecen

estar asociadas a bosques maduros o secundarios avanzados, esta última particularmente en contextos de paisaje con una elevada proporción de bosque maduro circundante.

4.4 Abundancia de especies particulares

Los resultados de la reducción del modelo lineal generalizado multivariado muestran que el modelo con menor AICc incluye los siete predictores más sus interacciones con la edad de abandono. Además, el mejor modelo incluyó también el término cuadrático de la edad ($Edad^2$), el cual considera cambios no lineales en la abundancia de las especies a través de la sucesión. Posteriormente, con la reducción del modelo para cada especie se obtuvieron los efectos (coeficientes) de los predictores sobre la abundancia de cada una de las nueve especies; dichos efectos fueron positivos, neutros o negativos según su efecto sobre la abundancia de las especies estudiadas (Figura 9).

En la Figura 9 se observan dos grupos de especies de acuerdo con los valores de sus coeficientes respecto a los predictores. El primer grupo incluye a *Casearia nitida*, *Bonellia macrocarpa* y *Cordia elaeagnoides*, especies cuya abundancia sugiere que éstas se ven beneficiadas por un incremento en la severidad de uso, tanto previa como posterior al abandono, así como por la cantidad de bosque maduro circundante. El segundo grupo, conformado por *Mimosa arenosa* y *Lonchocarpus mutans*, está afectado positivamente por la edad de abandono y negativamente por el ITH, así como por las interacciones entre la edad y el pastizal, y entre la edad y los años de uso total. Un tercer conjunto de especies, que incluye a *Spondias purpurea*, *Caesalpinia eriostachys* y *Cordia alliodora*, parecen agruparse por la presencia muchos menos predictores, además de que sus efectos parecen ser contrastantes entre especies. Los únicos predictores comunes a estas tres especies son los dos términos de edad. Los valores de los coeficientes se presentan en el Cuadro S3.

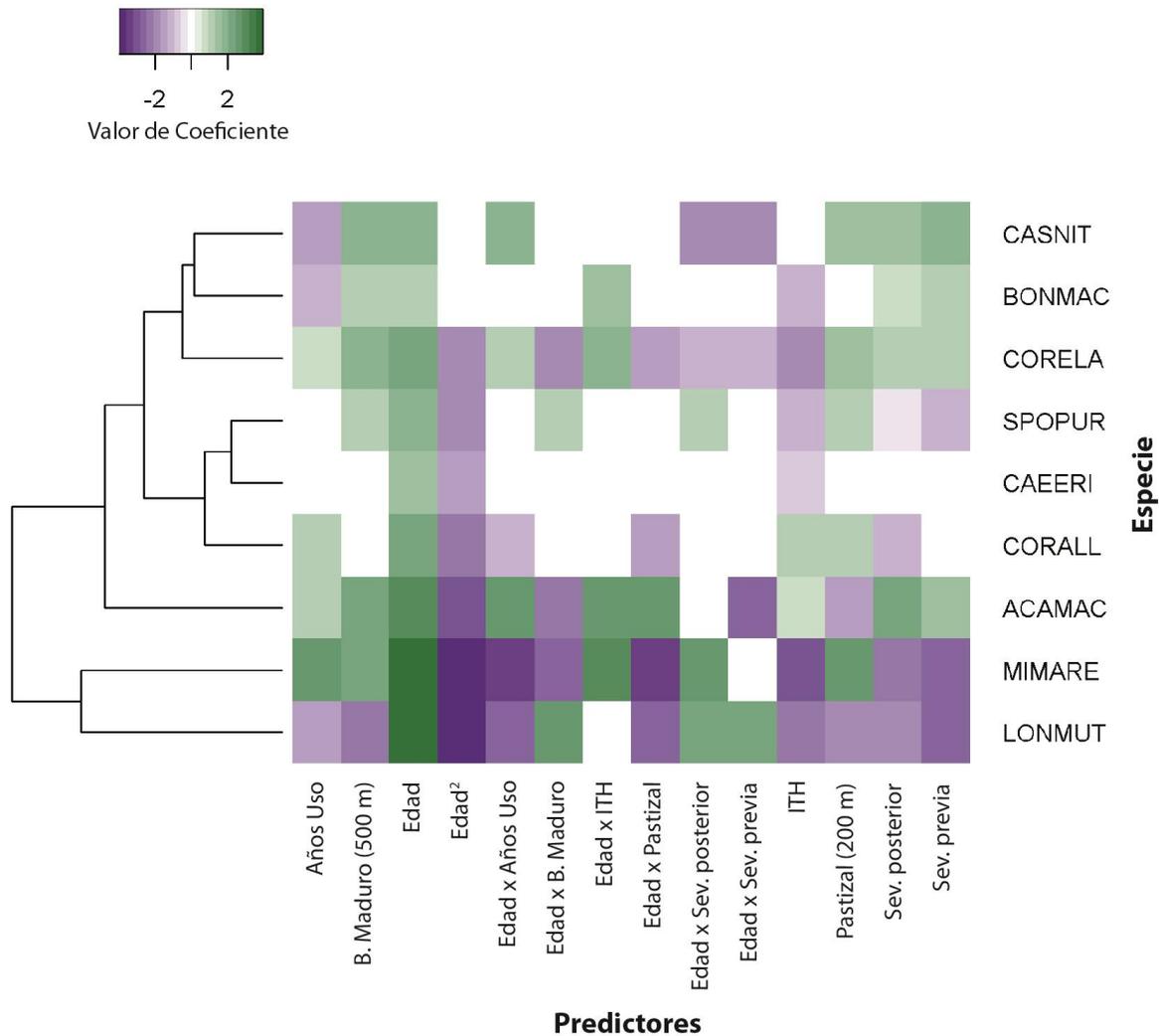


Figura 9. Mapa de calor de los valores de coeficientes por especie. Valores para el conjunto de nueve especies seleccionadas. La intensidad del color representa el valor del coeficiente, que fue transformado con logaritmo en base 10 para reducir la escala de variación. Los tonos morados representan efectos negativos sobre la abundancia de las especies, mientras que los tonos verdes son efectos positivos. Se incluyó un término de Edad² debido a que no todas las especies presentan una trayectoria lineal respecto a la edad de abandono. Los predictores de Edad e ITH (índice topográfico de humedad) fueron transformados con logaritmo y todos los predictores estandarizados. Abreviaciones para las especies: *Casearia nitida* (CASNIT), *Acacia macracantha* (ACAMAC), *Lonchocarpus mutans* (LONMUT), *Cordia elaeagnoides* (CORELA), *Caesalpinia eriostachys* (CAEERI), *Mimosa arenosa* (MIMARE), *Spondias purpurea* (SPOPUR), *Bonellia macrocarpa* (BONMAC) y *Cordia alliodora* (CORALL).

5. Discusión

La regeneración de la comunidad vegetal en paisajes transformados por el uso agropecuario está mediada por una serie de limitaciones en el reclutamiento (Clark et al., 1998; Holl, 1999; Meli, 2003). La teoría sucesional y la evidencia existente sobre la regeneración de bosques tropicales sugieren que algunas de estas limitaciones están asociadas al contexto del paisaje circundante, mientras que otras tienen su origen en las características del uso agropecuario (i.e., intensidad de uso) (Arroyo-Rodríguez et al., 2017; Martínez-Ramos et al., 2016; Pickett et al., 1987). En este trabajo se puso a prueba la hipótesis que establece que una reducción de la cantidad de bosque en el paisaje genera limitaciones en la disponibilidad y dispersión de propágulos, y que una alta intensidad de uso agropecuario genera limitación en el establecimiento de nuevos individuos, modulando las tasas de regeneración de la comunidad de plantas leñosas del bosque tropical seco. Los resultados del presente estudio concuerdan con la primera parte de la hipótesis, pues propiedades de la comunidad vegetal como la biomasa, la riqueza y composición de especies exhibieron tasas de recuperación que dependen de manera importante de la composición del paisaje. Sin embargo, no se encontró evidencia robusta en favor del efecto modulador de la intensidad de uso agropecuario, ya que sólo la diversidad de especies dominantes fue influenciada por la severidad del manejo, aunque sin modificar su velocidad de recuperación. A continuación se discuten los detalles específicos de estos patrones generales encontrados y sus implicaciones con relación a los mecanismos subyacentes y a la teoría sucesional.

5.1 El paisaje como elemento estructurador de la comunidad sucesional

La velocidad de regeneración de la riqueza y la composición de especies en los bosques secos secundarios aumenta en paisajes que tienen una mayor cantidad de bosque. Este resultado concuerda con la hipótesis que sostiene que una mayor cantidad de bosque, al aumentar la fuente de propágulos y reducir el aislamiento de los parches, incrementa la disponibilidad y dispersión de propágulos. El efecto positivo del bosque maduro sobre la

regeneración de distintas propiedades de los bosques secundarios ha sido reportado para variables de paisaje como la proximidad y el tamaño de los fragmentos de bosque maduro (Guariguata y Ostertag, 2001; Sloan et al., 2016), la cantidad de éste en la matriz (Maza-Villalobos et al., 2011) y la distribución espacial de los parches circundantes (Dunning et al., 1992). Condiciones opuestas, con baja cantidad de bosque en el paisaje y sitios más aislados se han descrito como responsables de reducir la velocidad de recuperación debido a una reducción en el proceso de colonización de los sitios (Chazdon, 2003; Holl et al., 2000). En particular, una alta proporción de pastizal en el paisaje puede actuar como una matriz desfavorable que obstaculiza los procesos de dispersión, puesto que la densidad de la lluvia de semillas se reduce rápidamente desde el exterior del bosque, así como la densidad de sus agentes de dispersión (Barnes y Chapman, 2014; Holl, 1999).

El efecto negativo del pastizal circundante sobre la acumulación de biomasa sugiere que la composición del paisaje puede modular la regeneración por medio de otro mecanismo diferente a la limitación de dispersión, que actúa a escala local. Sitios más aislados de la matriz de bosque y con mayor pastizal circundante pueden presentar condiciones ambientales adversas y disturbios más frecuentes, lo que conlleva a una reducción en el establecimiento y supervivencia de las plantas (Poorter et al., 2016; Robiglio y Sinclair, 2011). La cercanía a los pastizales puede causar incrementos en la intensidad de luz, en la incidencia de fuegos y en el riesgo de desecación (Cole, 2009), así como en la incidencia de interacciones bióticas negativas, tales como la depredación o competencia con los pastos introducidos (Holl, 1998). Además, debido a las características de manejo regionales, estos bosques secundarios se regeneran en parcelas con otros tipos de coberturas (i.e. pastizal) donde el ganado se mueve libremente, por lo que los bosques secundarios rodeados por pastizal tienen mayor incidencia de ganado. Más aún, la presencia de bordes puede incluso causar reducciones en la productividad y la biomasa como resultado de la mortalidad de árboles adultos (Qie et al., 2017). Esta reducción en la productividad se extiende a los parches de bosque y al paisaje en general cuando

aumenta la cantidad de cobertura agrícola en el paisaje; en otras palabras, los paisajes más deforestados son menos productivos y acumulan menos biomasa (Sousa et al., 2019).

5.2 Escala espacial y temporal

Respecto a la escala del efecto encontrada para los dos tipos de coberturas evaluadas, los hallazgos del presente estudio indican que la cantidad de bosque maduro presenta una importancia relativa mayor cuando es medida a escalas grandes (según el rango de variación espacial evaluado en el presente estudio). Esto coincide con lo encontrado en otros estudios que sugieren que esta variable de paisaje está relacionada con procesos a gran escala, tales como limitaciones de fuente y de dispersión (Miguet et al., 2016; San-José et al., 2019a, 2019b). Además, esta variable está relacionada con el aislamiento de los parches de bosque maduro (Fahrig, 2013) que limita la conectividad. A diferencia del bosque maduro, el efecto de la cantidad de pastizal sobre la acumulación de biomasa tuvo una importancia relativa mayor cuando se midió a escalas pequeñas, lo que sugiere que esta variable es importante en procesos a escala más locales. Mayor cantidad de pastizal circundante se puede traducir en una mayor cantidad de borde en los fragmentos de bosque secundario. Los efectos de borde a escalas locales producen el aumento de la temperatura y el aumento de la tasa de mortalidad de los árboles grandes (Mesquita et al., 1999, Arroyo-Rodríguez et al., 2017), dicha mortalidad puede impulsar la limitación de la fuente a escalas más pequeñas (San-José et al., 2019) y limitación en el reclutamiento de nuevos individuos.

El efecto de la composición del paisaje sobre la regeneración del bosque secundario puede variar a lo largo de la sucesión o bien generar un efecto que se amplifica conforme avanza la regeneración. Esto se evidencia en los modelos obtenidos para la biomasa y la riqueza de especies que tienen un incremento rápido en etapas tempranas, independiente de la composición del paisaje. El aumento rápido de la biomasa y la riqueza de especies en la sucesión temprana también ha sido reportado por otros estudios (Becknell et al., 2012; Maza-Villalobos et al., 2011; Poorter et al., 2016) y puede ser producto del banco de semillas remanente (Guariguata y Ostertag, 2001; Young et al., 1987) y el tipo e intensidad de manejo previo (Jakovac et al., 2015; Moran et al., 2000). Lo

anterior, puede sugerir que esta etapa de la sucesión es poco sensible al contexto del paisaje o bien, que diferencias gestadas en esta etapa de la sucesión, producto de las limitaciones de fuente y dispersión, y el banco de propágulos, pueden amplificar el efecto del paisaje más tarde en la sucesión y modificar la trayectoria sucesional. Lo anterior se evidencia después del quinto año de sucesión donde la velocidad de regeneración de la biomasa y la riqueza de especies aumentan en función de la composición del paisaje.

5.3 Las trayectorias sucesionales también están determinadas por el contexto del paisaje

Las diferencias en composición de especies entre los bosques secundarios fueron explicadas por la edad de abandono, la cantidad de bosque maduro y la disponibilidad de agua. Con base en los resultados obtenidos, es posible decir que no sólo el desempeño diferencial de las especies y factores asociados al manejo determinan la sucesión del bosque tropical seco, sino que la cantidad de bosque en el paisaje mediante la disponibilidad diferencial de propágulos también actúa como un mecanismo, determinando la diversidad y estructura de las comunidades. Esto coincide con otros estudios que sugieren otro tipo de procesos a escala de paisaje que contribuyen a la formación de la composición y estructura de la comunidad (Lebrija-Trejos et al., 2010; Norden et al., 2015). Así pues, el contexto de paisaje afecta a las especies según su capacidad de dispersión (San-José et al., 2019), lo que implica que el ensamblaje de la comunidad y, por ende, las trayectorias sucesionales, están influenciadas por diferencias en la composición del paisaje y la limitación de dispersión que ésta establece. Por lo tanto, la presencia y la abundancia de las especies pueden ser explicadas por: (1) la limitación en la dispersión que restringe la llegada de algunas especies a los bosques secundarios (i.e., cantidad de bosque maduro circundante, demostrado en el presente estudio), (2) los filtros ambientales (i.e., disponibilidad de humedad) a los cuales las especies responden de manera diferencial, determinado por procesos basados en el nicho (evaluado por Lohbeck et al., 2012), y (3) los procesos determinísticos que se desarrollan a escala local entre las especies de la comunidad (Lebrija-Trejos et al., 2010).

5.4 Aportes a la teoría ecológica: factores locales vs. factores a escala de paisaje

La velocidad de regeneración de la estructura y la diversidad de los bosques secundarios, así como la variación en la composición de especies en función de la cantidad de distintos hábitats, sugiere que el paisaje explica parte de la variación de las comunidades en sucesión a través de la limitación de dispersión y de establecimiento. Con base en estos hallazgos, es posible afirmar que la sucesión depende en gran medida del contexto espacial, como lo sugieren otros estudios (i.e., Norden et al., 2015) y la inclusión de estos factores en el estudio de la sucesión permite una mejor comprensión de las fuentes de variación en los bosques secundarios en un escenario de paisajes modificados. Por lo tanto, los resultados obtenidos apoyan observaciones realizadas por otros autores según las cuales la interacción entre factores determinísticos y estocásticos determinan la sucesión secundaria, explicando en última instancia la idiosincrasia en las trayectorias sucesionales de los bosques secundarios (Lebrija-Trejos et al., 2010; Norden et al., 2015). Además, tal como se planteó en la introducción de este trabajo, los resultados apoyan las propuestas que señalan que la sucesión secundaria es un proceso afectado por diversos factores que operan a numerosas escalas espacio-temporales (Arroyo-Rodríguez et al., 2017; Meiners et al., 2015). Estos hallazgos resaltan la necesidad de implementar estudios que incluyan factores locales, así como características y procesos a escala del paisaje, con monitoreos de los cambios, para comprender más a fondo sus efectos sobre la sucesión.

5.5 Consecuencias para la restauración y el manejo del paisaje

Los resultados del estudio tienen implicaciones prácticas en relación con el desarrollo de procesos de restauración y, de manera más general, con el diseño de estrategias de manejo del paisaje en áreas tropicales transformadas por actividades agropecuarias. En el escenario donde la intensificación del uso de la tierra y la inevitable expansión de tierras agropecuarias se combinan (Sayer et al., 2013), la tendencia apunta a que los bosques maduros serán cada vez de menor extensión, estructuralmente más simples y alejados de centros poblados (Edwards et al., 2019). En ese contexto, decidir si la restauración pasiva es una forma de alcanzar los objetivos de restauración planteados o si es necesario

implementar alternativas de restauración activas debe tener como criterios el tipo de uso previo y la resiliencia del ecosistema particular (Meli et al., 2017), y basados en los resultados obtenidos, el contexto del paisaje. Dado que las limitaciones generadas por el paisaje pueden favorecer o limitar la velocidad de recuperación, las estrategias de restauración pasiva tendrán mayor probabilidad de éxito en sitios inmersos en paisajes con alta cantidad de bosque y respectivamente baja cantidad de pastizal. Los resultados del presente estudio sugieren que es recomendable gestionar paisajes a pequeña escala con un porcentaje inferior al 40 % de pastizal, para permitir una acumulación de biomasa cercana a 60 Mg/h. Por otro lado, pese a que la riqueza de especies aumenta rápido en los primeros años de la sucesión, mantener paisajes a gran escala (diámetro 1000 m) con un porcentaje mayor al 40 % de bosque maduro tiene un fuerte efecto positivo sobre la acumulación de especies.

5.6 Limitaciones del estudio

Los sitios de estudio se encuentran inmersos en una dinámica socioecológica, que responde a decisiones de manejo de unidades espaciales comunales, como son los ejidos o manejo individual o familiar, como son las parcelas, dicho manejo responde a factores socioeconómicos. Por lo anterior, encontrar algunas combinaciones de los predictores puede ser una limitante, ocasionando que este tipo de investigaciones no consigan contar con diseños experimentales completamente ortogonales donde las variables predictoras son independientes entre sí. Es así como la estructura del paisaje se encuentra relacionada con el manejo, ya que la composición y distribución de los tipos de hábitat está asociada a vías de acceso y zonas de vivienda de los pobladores locales (Chazdon et al., 2009; Helmer et al., 2008). Esto implica que zonas más accesibles y fértiles, con largos periodos de uso y desarrollo, tienen una mayor proporción de bosques secundarios de menor edad (Helmer et al., 2008). Otra limitación del estudio se deriva del hecho de que la amplitud del gradiente de intensidad de uso posiblemente fue menor al del gradiente generado para la composición del paisaje. La posibilidad de que el modelo proporcione evidencia de algunos efectos depende de la variación que presentan sus predictores. Pese

a que el estudio incluyó la variación común del manejo agropecuario, algunas técnicas de alta intensidad como el desmonte con maquinaria estuvieron escasamente representadas debido a que este tipo de desmonte fue una práctica promovida en los años setentas, pero que posteriormente fue raramente empleada, por lo que son pocos los lugares con estas características. El efecto de este tipo de desmonte, pese a no ser una práctica extendida en la zona, es evidente sobre la recuperación de la biomasa y la composición de especies (Romero-Duque et al., 2007; Mora, 2015).

6. Conclusiones

Los resultados de este estudio resaltan el papel de la composición del paisaje en la regeneración de las propiedades de la comunidad vegetal en sucesión, en el bosque tropical seco. Enfatizando que además de los factores locales, ampliamente estudiados, el paisaje posee un papel estructurador de la comunidad sucesional. Dicho contexto del paisaje es uno de los mecanismos propuestos en la teoría sucesional como un factor que modula la regeneración, y tal como se demostró en este estudio, sí modula la regeneración de las propiedades de la comunidad en sucesión, presumiblemente al afectar la disponibilidad de propágulos. Sin embargo, la composición del paisaje puede influenciar la comunidad sucesional por medio de otros mecanismos, además del aumento o disminución de la limitación de la dispersión y la fuente; la cantidad de pastizal circundante puede tener un efecto negativo aumentando la mortalidad de los árboles asociada al recrudescimiento de las condiciones ambientales y a los disturbios asociados al manejo agropecuario, limitando el establecimiento de nuevos individuos. Además, esta investigación resalta que el contexto del paisaje es decisivo en la velocidad a la cual se regeneran los bosques secundarios. Basado en los hallazgos de esta investigación, es posible concluir que un contexto de paisaje favorable contribuye al valor de conservación de la biodiversidad que los bosques secundarios pueden tener. Por ello, una gestión de los bosques a nivel de paisaje contribuye con la reducción de limitaciones en procesos de regeneración natural. Sin embargo, para la implementación de estrategias de manejo de bosques se recomienda continuar evaluando conjuntamente diferentes variables a escala local y de paisaje para generar una visión más completa de los efectos relativos de diferentes impulsores sobre la sucesión y entender con mayor detalle, el efecto de variables que actúan a diferentes escalas sobre la regeneración.

Referencias

- Álvarez-Yépez, J. C., Martínez-Yrizar, A., Búrquez, A., & Lindquist, C. (2008). Variation in vegetation structure and soil properties related to land use history of old-growth and secondary tropical dry forests in northwestern Mexico. *Forest Ecology and Management*, 256(3), 355–366. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2008.04.049>
- Arredondo-Amezcuca, L., López-Toledo, L., & Ibarra-Manríquez, G. (2015). Espectro de dispersión de la flora leñosa del bosque tropical caducifolio en el Neotrópico. *Botanical Sciences*, 93(1), 143–152. <https://doi.org/10.17129/botsci.233>
- Arroyo-Rodríguez, V., Melo, F. P. L., Martínez-Ramos, M., Bongers, F., Chazdon, R. L., Meave, J. A., ... Tabarelli, M. (2017). Multiple successional pathways in human-modified tropical landscapes: new insights from forest succession, forest fragmentation and landscape ecology research. *Biological Reviews*, 92(1), 326–340. <https://doi.org/10.1111/brv.12231>
- Arroyo-Rodríguez, V., Pineda, E., Escobar, F., & Benítez-Malvido, J. (2009). Value of small patches in the conservation of plant-species diversity in highly fragmented rainforest. *Conservation Biology*, 23(3), 729–739. <https://doi.org/10.1111/j.1523-1739.2008.01120.x>
- Balvanera, P., Lott, E., Segura, G., Siebe, C., & Islas, A. (2002). Patterns of β -diversity in a Mexican tropical dry forest. *Journal of Vegetation Science*, 13(2), 145–158. <https://doi.org/10.1111/j.1654-1103.2002.tb02034.x>
- Barnes, A. D., & Chapman, H. M. (2014). Dispersal traits determine passive restoration trajectory of a Nigerian montane forest. *Acta Oecologica*, 56, 32–40. <https://doi.org/10.1016/j.actao.2014.02.002>
- Barton, K. (2019). *Package "MuMIn" Title Multi-Model Inference*.
- Becknell, J. M., Kissing Kucek, L., & Powers, J. S. (2012). Aboveground biomass in mature and secondary seasonally dry tropical forests: A literature review and global synthesis. *Forest Ecology and Management*, 276, 88–95. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2012.03.033>
- Bojórquez, J. A. (2014). Generación de modelos alométricos para cuantificar la biomasa en pie de bosques tropicales secundarios en la región de Chamela, Jalisco, México. M.Sc. Dissertation. Universidad Nacional Autónoma de México, 87.
- Borcard, D., Gillet, F., & Legendre, P. (2011). *Numerical Ecology with R*. [https://doi.org/10.1016/S0079-6123\(08\)61293-5](https://doi.org/10.1016/S0079-6123(08)61293-5)
- Brennan, J. M., Bender, D. J., Contreras, T. A., & Fahrig, L. (2002). Focal patch landscape studies for wildlife management: Optimizing sampling effort across scales (p. 480). Cambridge University Press.
- Burgos, A., & Maass, J. M. (2004). Vegetation change associated with land-use in tropical dry forest areas of Western Mexico. *Agriculture, Ecosystems and Environment*, 104(3), 475–481. <https://doi.org/10.1016/j.agee.2004.01.038>
- Castillo, A., Magaña, A., Pujadas, A., Martínez, L., & Godínez, C. (2005). Understanding the interaction of rural people with ecosystems: A case study in a tropical dry forest of Mexico. *Ecosystems*, 8(6), 630–643. <https://doi.org/10.1007/s10021-005-0127-1>

- Ceballos, G., Cantú, C., & Bezaury, J. (2010). Áreas De Conservación De Las Regiones Prioritarias De Las Selvas Secas. In *Diversidad, amenazas y áreas prioritarias para al conservación de las selvas secas del Pacífico de México* (pp. 339–358).
- Chave, J., Coomes, D., Jansen, S., Lewis, S. L., Swenson, N. G., & Zanne, A. E. (2009). Towards a worldwide wood economics spectrum. *Ecology Letters*, *12*(4), 351–366. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2009.01285.x>
- Chazdon, R. (2014). Second growth: the promise of tropical forest regeneration in an age of deforestation. Retrieved from <https://books.google.com/books?hl=es&lr=&id=EYhFAwAAQBAJ&oi=fnd&pg=PR7&dq=Second+growth.+The+Promise+of+tropical+forest+regeneration+in+an+age+of+deforestation.&ots=7OPyvxFq6&sig=XsjCv893IsVNEUcCrj6PDtJZ7AI>
- Chazdon, R. L. (2003). Tropical forest recovery: Legacies of human impact and natural disturbances. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics*, *6*(1–2), 51–71. <https://doi.org/10.1078/1433-8319-00042>
- Chazdon, R. L. (2008). Chance and Determinism in Tropical Forest Succession. In W. P. Carson & S. Schnitzer (Eds.), *Tropical Forest Community Ecology* (pp. 384–408).
- Chazdon, R. L., & Guariguata, M. R. (2016). Natural regeneration as a tool for large-scale forest restoration in the tropics: prospects and challenges. *Biotropica*, *48*(6), 716–730. <https://doi.org/10.1111/btp.12381>
- Chazdon, R. L., Harvey, C. A., Komar, O., Griffith, D. M., Bruce, G., Martínez-ramos, M., ... Philpo, S. M. (2009). Beyond Reserves : A Research Agenda for Conserving Biodiversity in Human-Modified Tropical Landscapes Published by : Association for Tropical Biology and Conservation Stable URL : <http://www.jstor.org/stable/20492544> REFERENCES Linked references are avail. *Biotropica*, *41*(2), 142–153.
- Chazdon, R. L., Letcher, S. G., Van Breugel, M., Martínez-Ramos, M., Bongers, F., & Finegan, B. (2007). Rates of change in tree communities of secondary Neotropical forests following major disturbances. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, *362*(1478), 273–289. <https://doi.org/10.1098/rstb.2006.1990>
- Clark, J. S., Macklin, E., & Wood, L. (1998). Stages and spatial scales of recruitment limitation in southern appalachian forests. *Ecological Monographs*, *68*(2), 213–235. [https://doi.org/10.1890/0012-9615\(1998\)068\[0213:SASSOR\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1890/0012-9615(1998)068[0213:SASSOR]2.0.CO;2)
- Cohen, D. S. (2014). *Estrategias de manejo del bosque tropical seco: un estudio de caso en Jalisco*. Universidad Nacional Autónoma de México.
- Collins, S. L. (1987). Interaction of disturbances in tallgrass prairie: a field experiment. *Ecology*, *68*(5), 1243–1250. <https://doi.org/10.2307/1939208>
- Corlett, R. T. (2009). Seed dispersal distances and plant migration potential in tropical East Asia. *Biotropica*, *41*(5), 592–598. <https://doi.org/10.1111/j.1744-7429.2009.00503.x>
- David R. Anderson. (1966). *Model Based Inference in the Life Sciences: A Primer on Evidence*. *The British Journal of Psychiatry* (Vol. 112). <https://doi.org/10.1192/bjp.112.483.211-a>

- De'ath, G. (2002). Multivariate Regression Trees: A New Technique for Modelling. *Ecology*, 83(4), 1105–1117. [https://doi.org/10.1890/0012-9658\(2002\)083\[1105:MRTANT\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1890/0012-9658(2002)083[1105:MRTANT]2.0.CO;2)
- Derroire, G., Balvanera, P., Castellanos-Castro, C., Decocq, G., Kennard, D. K., Lebrija-Trejos, E., ... Healey, J. R. (2016). Resilience of tropical dry forests – a meta-analysis of changes in species diversity and composition during secondary succession. *Oikos*, 125(10). <https://doi.org/10.1111/oik.03229>
- Dunning, J. B., Danielson, B. J., & Pulliam, H. R. (1992). Ecological populations affect processes that in complex landscapes. *Oikos*, 65(1), 169–175.
- Edwards, D. P., Socolar, J. B., Mills, S. C., Burivalova, Z., Koh, L. P., & Wilcove, D. S. (2019). Conservation of Tropical Forests in the Anthropocene. *Current Biology*, 29(19), R1008–R1020. <https://doi.org/10.1016/j.cub.2019.08.026>
- Fahrig, L. (2003). Effects of Habitat Fragmentation on Biodiversity. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 34(1), 487–515. <https://doi.org/10.1146/annurev.ecolsys.34.011802.132419>
- Fahrig, L. (2013). Rethinking patch size and isolation effects: The habitat amount hypothesis. *Journal of Biogeography*, 40(9), 1649–1663. <https://doi.org/10.1111/jbi.12130>
- Fahrig, L. (2017). Ecological Responses to Habitat Fragmentation Per Se. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 48(1), 1–23. <https://doi.org/10.1146/annurev-ecolsys-110316-022612>
- Ferraz, S. F. B., Ferraz, K. M. P. M. B., Cassiano, C. C., Brancalion, P. H. S., da Luz, D. T. A., Azevedo, T. N., ... Metzger, J. P. (2014). How good are tropical forest patches for ecosystem services provisioning? *Landscape Ecology*, 29(2), 187–200. <https://doi.org/10.1007/s10980-014-9988-z>
- Flores-Casas, R., & Ortega-Huerta, M. A. (2019). Modelling land cover changes in the tropical dry forest surrounding the Chamela-Cuixmala biosphere reserve, Mexico. *International Journal of Remote Sensing*, 40(18), 6948–6974. <https://doi.org/10.1080/01431161.2019.1597305>
- Flores Casas, R. (2015). Modelado de los cambios de usos de suelo en las áreas de influencia de la reserva de la biosfera Chamela-Cuixmala. *Unam*.
- Fox, J., Weisberg, S., Price, B., Adler, D., Bates, D., Baud-bovy, G., Zeileis, A. (2019). *car: Companion to Applied Regression Depends. R package version 3.0.3*. Retrieved from <http://socserv.socsci.mcmaster.ca/jfox/Books/Companion/index.html>
- Gardner, T. A., Barlow, J., Chazdon, R., Ewers, R. M., Harvey, C. A., Peres, C. A., & Sodhi, N. S. (2009). Prospects for tropical forest biodiversity in a human-modified world. *Ecology Letters*, 12(6), 561–582. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2009.01294.x>
- Gentleman, R., Hornik, K., & Parmigiani, G. (2008). *Use R! Applied Spatial Data Analysis with R*. <https://doi.org/10.1007/978-0-387-78171-6>
- Guariguata, M. R., & Ostertag, R. (2001). Neotropical secondary forest succession: changes in structural and functional characteristics. *Forest Ecology and Management*, 148, 185–206. <https://doi.org/10.5772/54493>

- Hansen, M. C. (2013). High-Resolution Global Maps of, *850*(November), 850–854. <https://doi.org/10.1126/science.1244693>
- Helmer, E. H., Brandeis, T. J., Lugo, A. E., & Kennaway, T. (2008). Factors influencing spatial pattern in tropical forest clearance and stand age: Implications for carbon storage and species diversity. *Journal of Geophysical Research: Biogeosciences*, *113*(2), 1–14. <https://doi.org/10.1029/2007JG000568>
- Hernández-Ruedas, M. A., Arroyo-Rodríguez, V., Meave, J. A., Martínez-Ramos, M., Ibarra-Manríquez, G., Martínez, E., ... Santos, B. A. (2014). Conserving tropical tree diversity and forest structure: The value of small rainforest patches in moderately-managed landscapes. *PLoS ONE*, *9*(6). <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0098931>
- Hernández-Stefanoni, J. L., Dupuy, J. M., Tun-Dzul, F., & May-Pat, F. (2011). Influence of landscape structure and stand age on species density and biomass of a tropical dry forest across spatial scales. *Landscape Ecology*, *26*(3), 355–370. <https://doi.org/10.1007/s10980-010-9561-3>
- Holl, K. D. (1998). Effects of above- and below-ground competition of shrubs and grass on *Calophyllum brasiliense* (Camb.) seedling growth in abandoned tropical pasture. *Forest Ecology and Management*, *109*(1–3), 187–195. [https://doi.org/10.1016/S0378-1127\(98\)00248-5](https://doi.org/10.1016/S0378-1127(98)00248-5)
- Holl, K. D. (1999). Factors Limiting Tropical Rain Forest Regeneration in Abandoned Pasture : Seed Rain , Seed Germination , Microclimate , and Soil '. *Biotropica*, *31*(2), 229–242.
- Holl, K. D., Loik, M. E., Lin, E. H. V., & Samuels, I. A. (2000). Tropical montane forest restoration in Costa Rica: Overcoming barriers to dispersal and establishment. *Restoration Ecology*, *8*(4), 339–349. <https://doi.org/10.1046/j.1526-100X.2000.80049.x>
- Hooper, D. U. (2005). Effects of biodiversity on ecosystem functioning: a consensus of current knowledge. *Ecological Monographs*, *75*(July 2004), 3–35. <https://doi.org/10.1890/04-0922>
- Hooper, E. R., Legendre, P., & Condit, R. (2004). Factors affecting community composition of forest regeneration in deforested, abandoned land in Panama. *Ecology*, *85*(12), 3313–3326. <https://doi.org/10.1890/03-0655>
- Jackson, H. B., & Fahrig, L. (2015). Are ecologists conducting research at the optimal scale? *Global Ecology and Biogeography*, *24*(1), 52–63. <https://doi.org/10.1111/geb.12233>
- Jakovac, C. C., Bongers, F., Kuyper, T. W., Mesquita, R. C. G., & Peña-Claros, M. (2016). Land use as a filter for species composition in Amazonian secondary forests. *Journal of Vegetation Science*, *27*(6), 1104–1116. <https://doi.org/10.1111/jvs.12457>
- Jakovac, C. C., Peña-Claros, M., Kuyper, T. W., & Bongers, F. (2015). Loss of secondary-forest resilience by land-use intensification in the Amazon. *Journal of Ecology*, *103*(1), 67–77. <https://doi.org/10.1111/1365-2745.12298>
- Jou, Y. J., Huang, C. C. L., & Cho, H. J. (2014). A VIF-based optimization model to alleviate collinearity problems in multiple linear regression. *Computational Statistics*, *29*(6), 1515–1541. <https://doi.org/10.1007/s00180-014-0504-3>
- Laurance, W. F., Sayer, J., & Cassman, K. G. (2014). Agricultural expansion and its impacts on

- tropical nature. *Trends in Ecology and Evolution*, 29(2), 107–116.
<https://doi.org/10.1016/j.tree.2013.12.001>
- Lebrija-Trejos, E., Meave, J. A., Poorter, L., Pérez-García, E. A., & Bongers, F. (2010). Pathways, mechanisms and predictability of vegetation change during tropical dry forest succession. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics*, 12(4), 267–275.
<https://doi.org/10.1016/j.ppees.2010.09.002>
- Lebrija-Trejos et. (2010). Functional traits and environmental filtering drive community assembly in a species-rich tropical system Published by: Ecological Society of America Functional traits and environmental drive community filtering in a species-rich tropical system assembly. *Ecology*, 91(2), 386–398. <https://doi.org/10.1890/08-1449.1>
- Levy, M. A., Mitchell, T., Matthew, L., Grau, H., Lopez-Carr, D., Redo, D., ... Muñoz, M. (2012). Deforestation and Reforestation of Latin America and the Caribbean (2001 – 2010). *Biotropica*, 1(10), 1–10.
- Lohbeck, M., Poorter, L., Paz, H., Pla, L., van Breugel, M., Martínez-Ramos, M., & Bongers, F. (2012). Functional diversity changes during tropical forest succession. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics*, 14(2), 89–96. <https://doi.org/10.1016/j.ppees.2011.10.002>
- Lou Jost, B. (2006). Entropy and diversity. *Oikos*, 113(2), 363–375.
- Maass, M., Ahedo-Hernández, R., Araiza, S., Verduzco, A., Martínez-Yrizar, A., Jaramillo, V. J., ... Sarukhán, J. (2018). Long-term (33 years) rainfall and runoff dynamics in a tropical dry forest ecosystem in western Mexico: Management implications under extreme hydrometeorological events. *Forest Ecology and Management*, 426(September 2017), 7–17.
<https://doi.org/10.1016/j.foreco.2017.09.040>
- Marcon, E., & Hérault, B. (2015). entropart : An R Package to Measure and Partition Diversity. *Journal of Statistical Software*, 67(8). <https://doi.org/10.18637/jss.v067.i08>
- Martínez-Ramos, M., Pingarroni, A., Rodríguez-Velázquez, J., Toledo-Chelala, L., Zermeño-Hernández, I., & Bongers, F. (2016). Natural forest regeneration and ecological restoration in human-modified tropical landscapes. *Biotropica*, 48(6), 745–757.
<https://doi.org/10.1111/btp.12382>
- Martínez Ramos, M., & García Orth, X. (2007). Sucesión Ecológica y restauración de selvas húmedas. *Bol.Soc.Bot.Méx.*, 80, 69–84.
- Maza-villalobos, S., Balvanera, P., & Martinez-ramos, M. (2011). Early Regeneration of Tropical Dry Forest from Abandoned Pastures : Contrasting Chronosequence and Dynamic Approaches Author (s): Susana Maza-Villalobos , Patricia Balvanera and Miguel Martínez-Ramos Published by : Association for Tropical Biology and C, 43(6), 666–675.
- Meiners, S. J., Cadotte, M. W., Fridley, J. D., Pickett, S. T. A., & Walker, L. R. (2015). Is successional research nearing its climax? New approaches for understanding dynamic communities. *Functional Ecology*, 29(2), 154–164. <https://doi.org/10.1111/1365-2435.12391>
- Meli, P. (2003). Restauración ecológica de bosques tropicales. Veinte años de investigación académica. *Interciencia*, 28(10), 581–589.
- Meli, P., Holl, K. D., Benayas, J. M. R., Jones, H. P., Jones, P. C., Montoya, D., & Mateos, D. M. (2017).

- A global review of past land use, climate, and active vs. passive restoration effects on forest recovery. *PLoS ONE*, 12(2), 1–17. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0171368>
- Melo, F. P. L., Arroyo-Rodríguez, V., Fahrig, L., Martínez-Ramos, M., & Tabarelli, M. (2013). On the hope for biodiversity-friendly tropical landscapes. *Trends in Ecology and Evolution*, 28(8), 462–468. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2013.01.001>
- Mesquita, R. C. G., Ickes, K., Ganade, G., & Bruce Williamson, G. (2001). Alternative successional pathways in the Amazon Basin. *Journal of Ecology*, 89(4), 528–537. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2745.2001.00583.x>
- Mesquita, R. D. C. G., Massoca, P. E. D. S., Jakovac, C. C., Bentos, T. V., & Williamson, G. B. (2015). Amazon Rain Forest Succession: Stochasticity or Land-Use Legacy? *BioScience*, 65(9), 849–861. <https://doi.org/10.1093/biosci/biv108>
- Meyfroidt, P., & Lambin, E. F. (2011). *Global Forest Transition: Prospects for an End to Deforestation. Annual Review of Environment and Resources* (Vol. 36). <https://doi.org/10.1146/annurev-environ-090710-143732>
- Miguet, P., Jackson, H. B., Jackson, N. D., Martin, A. E., & Fahrig, L. (2016). What determines the spatial extent of landscape effects on species? *Landscape Ecology*, 31(6), 1177–1194. <https://doi.org/10.1007/s10980-015-0314-1>
- Mora, F. (2015). Cambios temporales y espaciales en la estructura y diversidad de la vegetación y en los almacenes de carbono de bosques tropicales secos secundarios en la región de Chamela, Jalisco.
- Mora, F., Martínez-Ramos, M., Ibarra-Manríquez, G., Pérez-Jiménez, A., Trilleras, J., & Balvanera, P. (2015). Testing Chronosequences through Dynamic Approaches: Time and Site Effects on Tropical Dry Forest Succession. *Biotropica*, 47(1), 38–48. <https://doi.org/10.1111/btp.12187>
- Moran, E. F., Brondizio, E. S., Tucker, J. M., Silva-Forsberg, M. C. da, Mccracken, S., & Falesi, I. (2000). Moran et al, 2000 - former land use effects on reg forest - BZ.pdf VN - readcube.com. *Forest Ecology and Management* 139, 139, 93±108. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2003.09.011>
- Norden, N., Angarita, H. A., Bongers, F., Martínez-Ramos, M., Granzow-de la Cerda, I., van Breugel, M., ... Chazdon, R. L. (2015). Successional dynamics in Neotropical forests are as uncertain as they are predictable. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 112(26), 8013–8018. <https://doi.org/10.1073/pnas.1500403112>
- Norden, N., Chazdon, R. L., Chao, A., Jiang, Y. H., & Vélchez-Alvarado, B. (2009). Resilience of tropical rain forests: Tree community reassembly in secondary forests. *Ecology Letters*, 12(5), 385–394. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2009.01292.x>
- Oksanen, J., Blanchet, F. G., Friendly, M., Kindt, R., Legendre, P., Mcglinn, D., ... Maintainer, H. W. (2019). *Package "vegan" Title Community Ecology Package Version 2.5-6*.
- Partitioning, T. R., & Trees, R. (2019). Package 'rpart'.
- Pasher, J., Mitchell, S. W., King, D. J., Fahrig, L., Smith, A. C., & Lindsay, K. E. (2013). Optimizing landscape selection for estimating relative effects of landscape variables on ecological responses. *Landscape Ecology*, 28(3), 371–383. <https://doi.org/10.1007/s10980-013-9852-6>

- Pickett, S. T. A., Collins, S. L., & Armesto, J. J. (1987). A Hierarchical Consideration of Causes and Mechanisms of Succession, *69*(1), 109–114.
- Pickett, S., & White, P. (1985). Ecology of natural disturbance and patch dynamics. Retrieved from <http://agris.fao.org/agris-search/search.do?recordID=US201300374015>
- Pickett, Steward T.A. (1989). Space-for-time substitution as an alternative to long term studies. In *Long-Term Studies in Ecology*. <https://doi.org/10.1007/978-1-4615-7358-6>
- Pinheiro, J., Bates, D., DebRoy, S., & Sarker, D. (2019). *Linear and Nonlinear Mixed Effects Models Description*.
- Poorter, L., Bongers, F., Aide, T. M., Almeyda Zambrano, A. M., Balvanera, P., Becknell, J. M., ... Rozendaal, D. M. A. (2016). Biomass resilience of Neotropical secondary forests. *Nature*, *530*(7589), 211–214. <https://doi.org/10.1038/nature16512>
- Purata, S. E. (1986). Floristic and structural changes during old-field succession in the Mexican tropics in relation to site history and species availability. *Journal of Tropical Ecology*, *2*(3), 257–276. <https://doi.org/10.1017/S0266467400000882>
- Qie, L., Lewis, S. L., Sullivan, M. J. P., Lopez-Gonzalez, G., Pickavance, G. C., Sunderland, T., ... Phillips, O. L. (2017). Long-term carbon sink in Borneo's forests halted by drought and vulnerable to edge effects. *Nature Communications*, *8*(1). <https://doi.org/10.1038/s41467-017-01997-0>
- Rebecca J. Cole. (2009). Postdispersal Seed Fate of Tropical Montane Trees in an Agricultural Landscape, Southern Costa Rica. *Biotropica*, *41*(3), 319–327. Retrieved from <http://dx.doi.org/10.1111/j.1744-7429.2009.00490.x>
- Réjou-Méchain, M., Tanguy, A., Piponiot, C., Chave, J., & Hérault, B. (2017). Biomass: an R Package for Estimating Above-Ground Biomass and Its Uncertainty in Tropical Forests. *Methods in Ecology and Evolution*, *8*(9), 1163–1167. <https://doi.org/10.1111/2041-210X.12753>
- Ripley, B., Venables, B., Bates, D. M., Hornik, K., Gebhardt, A., & Firth, D. (2019). Support Functions and Datasets for Venables and Ripley's MASS, Version 7.3-51.4, 1–169.
- Roa-Lobo, J., & Kamp, U. (2012). Use of the topographic wetness index (TWI) for the diagnosis of the river overflow threat, Trujillo State-Venezuela. *Revista Geográfica Venezolana*, *53* (1), 109–126. <https://doi.org/10.1017/CBO9781107415324.004>
- Robiglio, V., & Sinclair, F. (2011). Maintaining the conservation value of shifting cultivation landscapes requires spatially explicit interventions. *Environmental Management*, *48*(2), 289–306. <https://doi.org/10.1007/s00267-010-9611-2>
- Robson, A., Beven, K., & Neal, C. (1992). Towards identifying sources of subsurface flow: A comparison of components identified by a physically based runoff model and those determined by chemical mixing techniques. *Hydrological Processes*, *6*(2), 199–214. <https://doi.org/10.1002/hyp.3360060208>
- Romero-Duque, L. P., Jaramillo, V. J., & Pérez-Jiménez, A. (2007). Structure and diversity of secondary tropical dry forests in Mexico, differing in their prior land-use history. *Forest Ecology and Management*, *253*(1–3), 38–47. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2007.07.002>

- Rozendaal, D. M. A., Bongers, F., Aide, T. M., Alvarez-dávila, E., Ascarrunz, N., Balvanera, P., ... Ortiz-malavassi, E. (2019). Supplementary Materials for Biodiversity recovery of Neotropical secondary forests. *Science Advances*, 5(eaau3114), 1–10. <https://doi.org/10.1126/sciadv.aau3114>
- Rozendaal, D. M. A., Bongers, F., Aide, T. M., Alvarez-Dávila, E., Ascarrunz, N., Balvanera, P., ... Poorter, L. (2019). Biodiversity recovery of Neotropical secondary forests. *Science Advances*, 5(3). <https://doi.org/10.1126/sciadv.aau3114>
- Rozendaal, D. M. A., Chazdon, R. L., Arreola-Villa, F., Balvanera, P., Bentos, T. V., Dupuy, J. M., ... Bongers, F. (2017). Demographic Drivers of Aboveground Biomass Dynamics During Secondary Succession in Neotropical Dry and Wet Forests. *Ecosystems*, 20(2), 340–353. <https://doi.org/10.1007/s10021-016-0029-4>
- San-José, Miriam, Arroyo-Rodríguez, Víctor, & Meave, J. A. (2019). Regional context and dispersal mode drive the impact of landscape structure on seed dispersal. *Ecological Applications*, (July). <https://doi.org/10.1002/eap.2033>
- San-José, M., Arroyo-Rodríguez, V., Jordano, P., Meave, J. A., & Martínez-Ramos, M. (2019). The scale of landscape effect on seed dispersal depends on both response variables and landscape predictor. *Landscape Ecology*, (May). <https://doi.org/10.1007/s10980-019-00821-y>
- Sayer, J., Sunderland, T., Ghazoul, J., Pfund, J. L., Sheil, D., Meijaard, E., ... Buck, L. E. (2013). Ten principles for a landscape approach to reconciling agriculture, conservation, and other competing land uses. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 110(21), 8349–8356. <https://doi.org/10.1073/pnas.1210595110>
- Sloan, S., Goosem, M., & Laurance, S. G. (2016). Tropical forest regeneration following land abandonment is driven by primary rainforest distribution in an old pastoral region. *Landscape Ecology*, 31(3), 601–618. <https://doi.org/10.1007/s10980-015-0267-4>
- Sousa, J. S. B., Longo, M. G., & Santos, B. A. (2019). Landscape patterns of primary production reveal agricultural benefits from forest conservation. *Perspectives in Ecology and Conservation*, 17(3), 136–145. <https://doi.org/10.1016/j.pecon.2019.08.001>
- Thomson, F. J., Moles, A. T., Auld, T. D., & Kingsford, R. T. (2011). Seed dispersal distance is more strongly correlated with plant height than with seed mass. *Journal of Ecology*, 99(6), 1299–1307. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2745.2011.01867.x>
- Trilleras, J. M. (2008). Análisis socioecológico del manejo, degradación y restauración del bosque tropical seco de la región de Chamela- Cuixmla, México.
- Trilleras, J. M., Jaramillo, V. J., Vega, E. V., & Balvanera, P. (2015). Effects of livestock management on the supply of ecosystem services in pastures in a tropical dry region of western Mexico. *Agriculture, Ecosystems and Environment*, 211, 133–144. <https://doi.org/10.1016/j.agee.2015.06.011>
- Turner, M. G. (2003). Landscape Ecology: The Effect of Pattern on Process. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 20(1), 171–197. <https://doi.org/10.1146/annurev.es.20.110189.001131>
- Uhl, C. (1987). Factors Controlling Succession Following Slash-and-Burn Agriculture in Amazonia.

The Journal of Ecology, 75(2), 377. <https://doi.org/10.2307/2260425>

- Van Breugel, M., Hall, J. S., Craven, D., Bailon, M., Hernandez, A., Abbene, M., & Van Breugel, P. (2013). Succession of ephemeral secondary forests and their limited role for the conservation of floristic diversity in a human-modified tropical landscape. *PLoS ONE*, 8(12). <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0082433>
- Van Meerbeek, K., Boeckx, P., Dondeyne, S., Verbist, B., Boyemba Bosela, F., Muys, B., ... Verbeeck, H. (2018). Disentangling how management affects biomass stock and productivity of tropical secondary forests fallows. *Science of The Total Environment*, 659, 101–114. <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2018.12.138>
- Vittoz, P., & Engler, R. (2007). Seed dispersal distances: A typology based on dispersal modes and plant traits. *Botanica Helvetica*, 117(2), 109–124. <https://doi.org/10.1007/s00035-007-0797-8>
- Walker, L. R., Wardle, D. A., Bardgett, R. D., & Clarkson, B. D. (2010). The use of chronosequences in studies of ecological succession and soil development. *Journal of Ecology*, 98(4), 725–736. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2745.2010.01664.x>
- Wang, Y., Naumann, U., Wright, S. T., & Warton, D. I. (2012). Mvabund- an R package for model-based analysis of multivariate abundance data. *Methods in Ecology and Evolution*, 3(3), 471–474. <https://doi.org/10.1111/j.2041-210X.2012.00190.x>
- Wijdeven, S. M. J., & Kuzee, M. E. (2000). Seed availability as a limiting factor in forest recovery processes in Costa Rica. *Restoration Ecology*, 8(4), 414–424. <https://doi.org/10.1046/j.1526-100X.2000.80056.x>
- William Schweiger, E., Diffendorfer, J. E., Holt, R. D., Pierotti, R., & Gaines, M. S. (2000). The interaction of habitat fragmentation, plant, and small mammal succession in an old field. *Ecological Monographs*, 70(3), 383–400. <https://doi.org/10.2307/2657208>
- Wright, S. J. (2005). Tropical forests in a changing environment. *Trends in Ecology and Evolution*, 20(10), 553–560. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2005.07.009>
- Wright, S. J., & Muller-landau, H. C. (2006). The Future of Tropical Forest Species. *Biotropica*, 38(3), 287–301. [https://doi.org/DOI 10.1111/j.1744-7429.2006.00154.x](https://doi.org/DOI%2010.1111/j.1744-7429.2006.00154.x)
- Young, K. R., Ewel, J. J., & Brown, B. J. (1987). Seed dynamics during forest succession in Costa Rica. *Vegetatio*, 71(3), 157–173. <https://doi.org/10.1007/BF00039168>
- Zanne, A. E., Lopez-Gonzalez, G., Coomes, D. A., Ilic, J., Jansen, S., Lewis, S. L., ... Chave, J. (2009). Data from: Global wood density database. <https://doi.org/10.5061/dryad.234>
- Zermeño-Hernández, I., Méndez-Toribio, M., Siebe, C., Benítez-Malvido, J., & Martínez-Ramos, M. (2015). Ecological disturbance regimes caused by agricultural land uses and their effects on tropical forest regeneration. *Applied Vegetation Science*, 18(3), 443–455. <https://doi.org/10.1111/avsc.12161>
- Zuur, A. F., & Ieno, E. N. (2016). A protocol for conducting and presenting results of regression-type analyses. *Methods in Ecology and Evolution*, 7(6), 636–645. <https://doi.org/10.1111/2041-210X.12577>

Material Suplementario

Anexo 1. Entrevista semiestructurada

Datos del informante

Nombre:

Edad:

Datos generales

Fecha entrevista

Ejido/localidad

ID_GPS

ID_Sitio

Nombre sitio

Encuestador

Dueño de la parcela

¿Desde cuándo usted o su familia son dueños de/administran/trabajan en la parcela?

¿Qué extensión tiene la parcela en total? (h)

¿La parcela está dividida en potreros?

Uso general

¿Cuál es el uso actual de esta área?

¿Cuánto tiempo se lleva desarrollando estas actividades? (años)

¿Qué actividades realizó en el pasado aparte de las que ha mencionado?

Desmonte

¿Esta área ha sido desmontada? (Si, No)

¿Cuándo desmontó por primera vez? (Año)

¿Cuándo desmontó? ¿Cuál fue la extensión del área que desmontó? (ha)

¿Cuántos desmontes adicionales ha realizado?

Tipo de desmonte:

RTQ: Sí / No, Maquinaria (Caterpillar): Sí / No, Otro: Sí / No

¿Dejó algunos árboles grandes en pie cuando desmontó? (# árboles > 10 cm DAP/ha)?

Uso previo al abandono*

*Después del desmonte, ¿usó esta área para **Cultivo**? (Sí, No)*

Cultivo primera vez (Año)

Cultivo última vez (Año)

¿Qué cultivó?

¿Con qué frecuencia sembraba?

¿Qué herramienta utilizó para labrar la tierra? (Tractor, yunta, azadón, otra)

¿Cuánto tiempo descansaba la parcela después de cada cultivo?

¿Sembró árboles frutales, especies maderables o no maderables?

¿Hacía uso de fertilizante? (Si, No)

¿Qué tipo de fertilizante?

¿Con qué frecuencia?

¿Qué tipo de deshierbe hacía? (General, Selectivo)

¿Con qué frecuencia?

¿Hacía uso de herbicidas o insecticidas? (Si, No)

¿Con qué frecuencia?

*Después del desmonte, ¿usó esta área para **Ganadería**? (Sí, No)*

Ganadería primera vez (Año)

Ganadería última vez (Año)

¿Sembró pastos? (Sí, No)

¿Qué tipo de pasto sembró?

¿Con qué frecuencia sembró pastos?

¿Qué tipo de ganado tenía/metía en esta área? (número)

Vacas (___), Caballos (___), Chivos (___), Burros (___)

¿Hacía rotación de potreros? (Sí, No)

¿Cuántos meses al año permanecía el ganado en esta área?

¿Quemaba la parcela?

¿Con qué frecuencia quemaba la parcela?

¿Cuál era el propósito del fuego? (corte, limpieza)

Otro (Sí, No)

Otra primera vez (Año)

Otra última vez (Año)

Abandono

¿Cuántos años han pasado desde la última vez que realizó mantenimiento a la parcela (roza, quema, chapeo) (en años)? / ¿Hace cuánto tiempo que están creciendo estos árboles acá?

¿Por qué suspendió el mantenimiento o uso de esta área? (abierta)

Actividades posteriores al abandono*

¿Actualmente da algún uso a la parcela? (Sí, No)

Ganadería

¿Actualmente mete ganado en esta área? (Sí, No)

¿Cuánto tiempo lleva metiendo el ganado en este sitio desde el enmonte? (años)

¿De qué tamaño es el potrero en el que se encuentra esta área particular?

¿Qué tipo de ganado tenía/metía en esta área? (número)

Vacas (___), Caballos (___), Chivos (___), Burros (___)

¿Hace rotación de potreros? (Sí, No)

¿Cada cuanto hace rotación de potreros?

¿Cuántos meses al año tiene el ganado en esta área?

¿Actualmente esta zona recibe mantenimiento? (Sí, No)

Chapeo (Sí, No)

¿Cuándo fue la última vez?

¿Con qué frecuencia ha practicado el chapeo en los últimos cinco años (*explorar cuantos años atrás recuerda el ejidatario*)?

¿Se ha metido el fuego a esta área después de que se enmontó? (Sí, No)

¿Cuándo fue la última vez?

Rocío de químicos (Sí, No)

¿Cuándo fue la última vez?

¿Con que frecuencia practica esos tratamientos los últimos 5 años?

Otros (Sí, No)

¿Cuándo fue la última vez?

¿Con que frecuencia practica esos tratamientos los últimos 5 años?

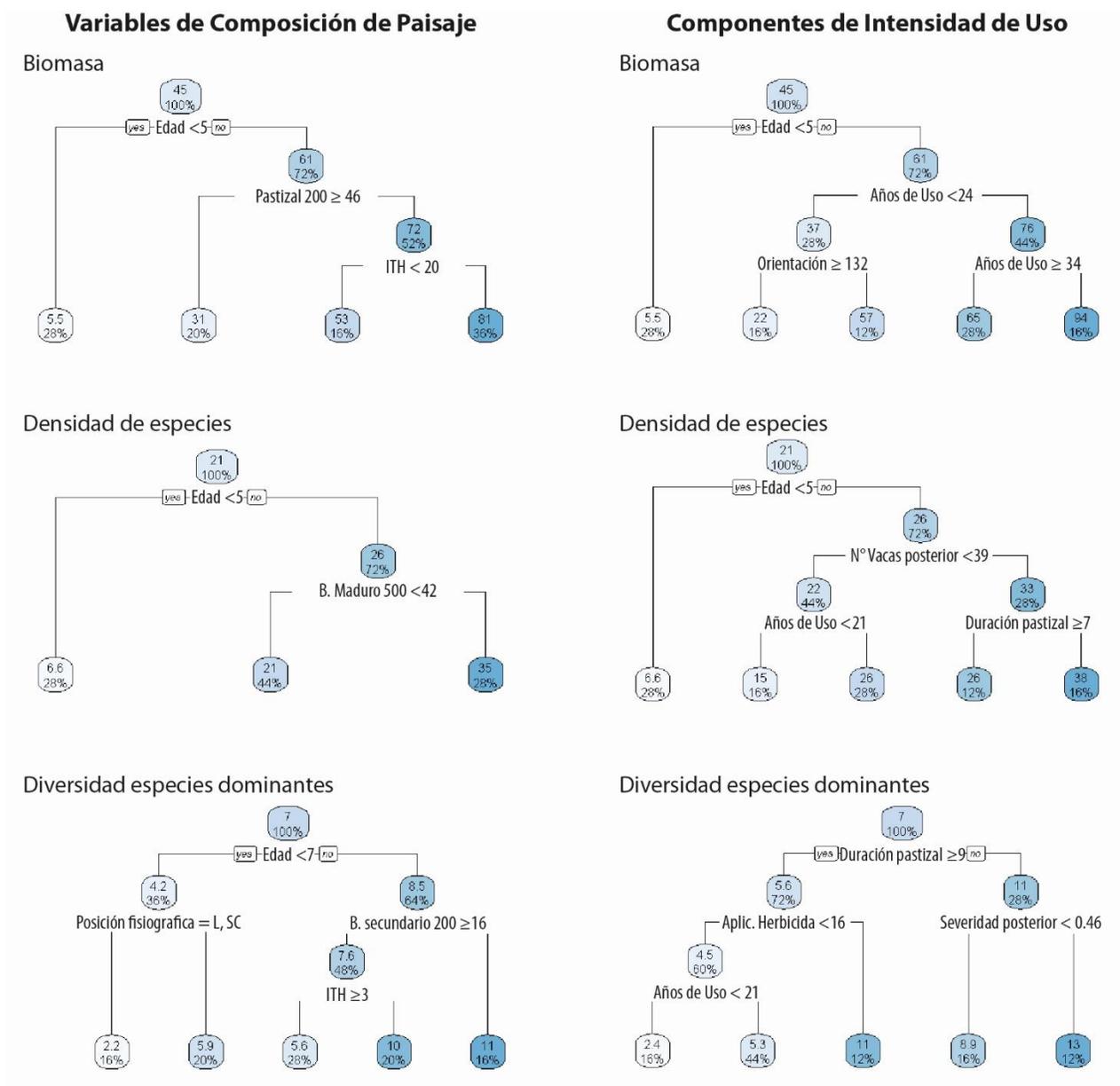
Cuadro Suplementario 1. Variables incluidas en los árboles de regresión.

Variable	Definición	Intervalo variación	Unidades
Edad			
Edad sucesional	Tiempo transcurrido después del cese de actividades ganaderas	0-50 >100	Años
Paisaje			
Bosque Maduro (100- 650)	Porcentaje de cobertura perteneciente a bosque maduro en los paisajes a múltiples escalas (área bosque maduro/ área total paisaje *100)	100=0-100, 200=0-98, 300=0-81, 400=0-77, 500=0-80, 600=1-81, 650=2-81	Porcentaje
Bosque Secundario (100- 650)	Porcentaje de cobertura perteneciente a bosque maduro secundario en los paisajes a múltiples escalas (área bosque secundario/ área total paisaje *100)	100= 0-100, 200=0-83, 300=0-79, 400=0-68, 500=0-62, 600=0-58, 650=0-56	Porcentaje
Pastizal (100- 650)	Porcentaje de cobertura perteneciente a pastizal en los paisajes a múltiples escalas (área pastizal/ área total paisaje *100)	100= 0-100, 200=0-100, 300=0-97, 400=0-97, 500=0-98, 600=1-97, 650=2-97	Porcentaje
Intensidad de Uso			
N fuegos (normal y estandarizada)	Número de quemas realizadas en la parcela. La estandarización se realizó con base en el valor máximo del conjunto de parcelas.	0-20	Conteo
N aplicaciones herbicida (normal y estandarizada)	Número de aplicaciones de herbicida en la parcela. La estandarización se realizó con base en el valor máximo del conjunto de parcelas	0-20	Conteo
N vacas o chivos	Número de vacas y/o chivos que ingresan a la parcela	Vacas: 0-200 Chivos 0-80	Conteo

Meses/año	Número de meses al año que los animales pasan en la parcela	0-3	Meses/año
Tamaño parcela ejidatario	Tamaño total del terreno perteneciente al ejidatario	0-200	Hectáreas
Densidad de ganado	Número de animales por la proporción de meses al año, en el tamaño total de la parcela del ejidatario	0-3.05	(Animales*(meses/año)) /tamaño
Severidad (uso pastizal) (sin y estandarizada)	Sumatoria de actividades realizada en la etapa de uso previo al abandono: Σ densidad de ganado + N fuegos + N aplicaciones herbicida	0-2.33	
Severidad (uso ramoneo) (sin y estandarizada)	Actividad realizada en la etapa de uso posterior al abandono. Densidad de animales	0-6.15	(animales*(meses/año)) /tamaño
Duración pastizal	Número de años en los que la parcela lleva siendo utilizada como pastizal para ganado	0-48	Años
N desmontes	Número de desmontes realizados	0-4	Conteo
Tipo de desmonte	Tipo de desmonte: a)Tumba, roza y quema, con valor equivalente a 0.5. b)Maquinaria, con valor equivalente a 1.0	0.5-1	Categoría
N desmontes * tipo de desmonte	Suma del número de desmontes por el tipo de cada uno, contempla el valor dado.	0-2	
N siembra pasto	Número de veces que se ha sembrado pasto en la parcela	0-11	Conteo
N cultivos	Número de veces que se han realizado cultivos en la parcela	0-24	Conteo
Años de uso total	Años de uso total	0-50	Años
Condiciones biofísicas			
Posición fisiográfica	Ubicación en la geoforma	Ladera, pie de ladera, superficie cumbral, valle	Categoría

Pendiente	Grado de inclinación de la ladera	3-38	Grados
Orientación		32-316	Grados
ITH	Cuantificación de acumulación de agua	10-220	

Figura S1 Suplementaria 1. Árboles de regresión escogidos



Cuadro suplementario S2.

Modelos menores a delta 5 para la biomasa

Intercepto	Años uso total	B. maduro 500	Humedad	Edad	Pastizal 200	Severidad posterior	Severi dad previa	B. maduro 500 × Edad	Humeda d × Edad	Edad × Pastizal 200	g.l.	AICc	delta	Peso
38.9689				25.489	-7.8061					-9.2902	5	213.542	0.000	0.294
39.5523			-3.1256	24.140	-8.8947					-7.9380	6	216.486	2.944	0.067
41.4979		-1.9645		21.875	-10.1605			9.9545			6	216.586	3.044	0.064
38.9364				26.550	-8.1080	-2.5317				-9.3656	6	216.682	3.140	0.061
44.3127			-2.2059	21.282	-12.6269				10.0961		6	216.701	3.159	0.060
38.9542	2.0258			25.574	-6.9519					-9.3244	6	216.827	3.285	0.057
42.9767				22.429	-8.0920						4	216.889	3.347	0.055
41.5811		4.1556		25.496				9.3949			5	216.982	3.440	0.053
42.9767			-6.7321	20.484	-10.3470						5	217.054	3.512	0.051
38.9788		-0.9661		25.310	-8.5192					-9.2674	6	217.103	3.560	0.049
38.8769				25.439	-7.6921		-0.4893			-9.5035	6	217.135	3.593	0.049
41.3268	6.4407	2.9247		24.713				11.1063			6	217.434	3.892	0.042
42.9767				26.072							3	217.439	3.897	0.042
41.2450			-0.1009	24.135	-11.0008				8.1804	-6.5234	7	217.672	4.130	0.037
40.8145				23.496	-11.6806		2.1749				6	219.001	5.459	0.019

Modelos menores a delta 5 para la riqueza de especies

Intercepto	Años uso total	B. Maduro 500	Humedad	Edad	Pastizal 200	Severidad posterior	Severidad previa	B. maduro 500 × Edad	Edad × Severidad previa	g.l.	logLik	AICc	delta	peso
20.322		2.634		9.469				3.531		5	-74.343	162.020	0.000	0.343
20.302		2.924		8.652		1.724		3.935		6	-73.447	163.835	1.815	0.138
20.351		3.181		10.009			1.575	2.965		6	-73.713	164.368	2.348	0.106
20.321		2.180		9.167	-0.775			3.567		6	-74.228	165.397	3.377	0.063
20.314	0.432	2.611		9.414				3.694		6	-74.280	165.501	3.480	0.060
20.320		2.583	0.128	9.488				3.575		6	-74.339	165.619	3.599	0.057
20.500		3.364		10.619			2.889			5	-76.252	165.838	3.818	0.051
19.862		3.833		10.971			2.406		-1.956	6	-74.620	166.181	4.161	0.043
20.500				9.813						3	-79.567	166.333	4.313	0.040
20.500		2.248		9.696						4	-78.184	166.474	4.454	0.037
20.329		3.407		9.194		1.622	1.440	3.394		7	-72.884	166.768	4.748	0.032
20.921		2.878		7.839		2.720		4.362		7	-72.970	166.940	4.920	0.029

Modelos menores a delta 5 para la diversidad de especies dominantes

Intercepto	Años uso total	B. Maduro 500	Humedad	Edad	Pastizal 200	Severidad posterior	Severidad previa	Edad x Severidad previa	g.l.	logLik	AICc	delta	Peso
6.653				2.306			1.313		4	-56.9253	123.9558	0.0000	0.2932
6.653				1.884					3	-59.3121	125.8243	1.8685	0.1152
6.506				2.386				-0.478	5	-56.4524	126.2380	2.2822	0.0937
6.653			0.394	2.419					5	-56.7172	126.7678	2.8119	0.0719
6.653	0.258			2.267					5	-56.8141	126.9615	3.0056	0.0652
6.653				2.197		0.249			5	-56.8394	127.0121	3.0563	0.0636
6.653				2.379	0.194				5	-56.8763	127.0860	3.1301	0.0613
6.653		0.013		2.306					5	-56.9250	127.1834	3.2276	0.0584
6.653				2.103	0.494				4	-59.0343	128.1738	4.2180	0.0356
6.653		-0.380		1.927					4	-59.1109	128.3271	4.3712	0.0330
6.653			-0.262	1.849					4	-59.2172	128.5396	4.5838	0.0296
6.653				1.767		0.268			4	-59.2302	128.5656	4.6098	0.0293
6.653	0.206			1.849					4	-59.2541	128.6135	4.6577	0.0286
6.488			0.493	2.537				-0.537	6	-56.1193	129.1798	5.2240	0.0215

Cuadro S3. Valores de los coeficientes de variación por especie para el conjunto de 17 especies seleccionadas. En negrilla se presentan los valores que obtuvieron un valor de $p < 0.05$. Los espacios vacíos corresponden a predictores que no fueron seleccionados en el modelo final para cada especie. Los predictores de Edad e ITH (índice topográfico de humedad) fueron transformados en su logaritmo y las variables de paisaje reflejan el porcentaje de área medida en el paisaje con radio especificado.

	Edad2	Edad	ITH	Años Usos	Severidad previa	Severidad posterior	Bosque Maduro 500	Pastizal 200	Edad × ITH	Edad × Años uso	Edad × Severidad previa	Edad × Bosque maduro 500	Edad × Pastizal 200	Edad × Severidad posterior
ACAMAC	-139.763	124.402	0.719	1.532	3.056	11.505	19.167	-4.581	37.265	40.272	-38.909	-23.729	46.657	
BONMAC		1.716	-1.201	-1.039	0.952	0.755	1.404		2.899					
CAEERI	-2.373	3.586	-0.854											
CASNIT		9.42		-3.498	5.796	4.659	8.59	2.907		7.938	-7.57			-9.015
CORALL	-13.764	18.036	1.524	0.918		-1.927		0.926		-1.7			-3.358	
CORELA	-9.2	15.981	-5.996	0.437	0.966	0.942	6.368	3.302	7.297	1.156	-1.526	-8.209	-4.522	-1.37
LONMUT	-401.395	563.464	-11.712	-2.781	-28.908	-5.824	-19.133	-6.338		-33.017	19.488	30.454	-54.486	23.671
MIMARE	-657.628	857.637	-99.541	57.518	-36.96	-11.905	25.842	46.064	67.258	-177.762		-40.535	195.258	61.584
SPOPUR	-7.35	7.633	-0.924		-0.875	-0.283	1.555	1.335				1.189		1.182