



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO

POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS

FACULTAD DE CIENCIAS

ECOLOGÍA

**Evaluación de la respuesta de la comunidad microbiana del suelo
en la regeneración en claros del bosque tropical perennifolio, Los
Tuxtlas, Veracruz, México**

TESIS

QUE PARA OPTAR POR EL GRADO DE:

MAESTRA EN CIENCIAS BIOLÓGICAS

PRESENTA:

MARTHA AMÉRICA BALEÓN SEPÚLVEDA

TUTOR PRINCIPAL DE TESIS: DR. FRANCISCO JAVIER ÁLVAREZ SÁNCHEZ
FACULTAD DE CIENCIAS, UNAM

COMITÉ TUTOR: DRA. MAYRA ELENA GAVITO PARDO
INSTITUTO DE INVESTIGACIONES EN ECOSISTEMAS Y SUSTENTABILIDAD, UNAM
DRA. ROSALVA GARCÍA SÁNCHEZ
FACULTAD DE ESTUDIOS SUPERIORES ZARAGOZA, UNAM

CIUDAD UNIVERSITARIA, CD. MX., JUNIO, 2021



Universidad Nacional
Autónoma de México

Dirección General de Bibliotecas de la UNAM

Biblioteca Central



UNAM – Dirección General de Bibliotecas
Tesis Digitales
Restricciones de uso

DERECHOS RESERVADOS ©
PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL

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

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

COORDINACIÓN DEL POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS

FACULTAD DE CIENCIAS

OFICIO CPCB/527/2021

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 virtual del Comité Académico del Posgrado en Ciencias Biológicas, celebrada el día 12 de abril de 2021 se aprobó el siguiente jurado para el examen de grado de **MAESTRA EN CIENCIAS BIOLÓGICAS** en el campo de conocimiento de **ECOLOGÍA** de la estudiante **BALEON SEPÚLVEDA MARTHA AMÉRICA** con número de cuenta **311150898** con la tesis titulada **"EVALUACIÓN DE LA RESPUESTA DE LA COMUNIDAD MICROBIANA DEL SUELO EN LA REGENERACIÓN EN CLAROS DEL BOSQUE TROPICAL PERENNIFOLIO, LOS TUXTLAS, VERACRUZ, MÉXICO"**, realizada bajo la dirección del **DR. FRANCISCO JAVIER ÁLVAREZ SÁNCHEZ**, quedando integrado de la siguiente manera:

Presidente: DR. MIGUEL MARTÍNEZ RAMOS
Vocal: DRA. MARÍA GUADALUPE BARAJAS GUZMÁN
Vocal: DRA. MARÍA PATRICIA GUADARRAMA CHÁVEZ
Vocal: DR. NOÉ MANUEL MONTAÑO ARIAS
Secretario: DRA. MAYRA ELENA GAVITO PARDO

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

ATENTAMENTE
"POR MI RAZA HABLARÁ EL ESPÍRITU"
Ciudad Universitaria, Cd. Mx., a 03 de junio de 2021

COORDINADOR DEL PROGRAMA



DR. ADOLFO GERARDO NAVARRO SIGÜENZA



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

A la Universidad Nacional Autónoma de México y al Posgrado de Ciencias Biológicas.

Al proyecto PAPIIT **Estudio de la comunidad microbiana en una cronosecuencia dentro del bosque tropical perennifolio** (IN-232320) por el apoyo financiero para realizar este trabajo.

Al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACyT) por la beca otorgada a través del Programa de Becas Nacionales para realizar mis estudios de Maestría.

A mi tutor principal el Dr. Francisco Javier Álvarez Sánchez y a los miembros del Comité Tutoral, a la Dra. Mayra Elena Gavito Pardo y a la Dra. Rosalva García Sánchez por sus valiosas aportaciones que ayudaron a enriquecer este proyecto.

AGRADECIMIENTOS A TITULO PERSONAL

A la Universidad Nacional Autónoma de México y a la Facultad de Ciencias.

Al laboratorio de Ecología del Suelo, Facultad de Ciencias, UNAM: Dr. Francisco Javier Álvarez Sánchez y a la Dra. Irene Sánchez Gallen por la guía y el apoyo para desarrollar este proyecto de principio a fin.

Al laboratorio de Agua y Suelos Sustentables del Instituto de Investigaciones en Ecosistemas y Sustentabilidad (IIES), UNAM: Dra. Mayra E. Gavito Pardo y M. en B. Ana Lidia Sandoval Pérez por el apoyo para realizar los análisis de laboratorio.

Al laboratorio Nacional de Innovación Ecotecnológica para la Sustentabilidad del Instituto de Investigaciones en Ecosistemas y Sustentabilidad (LANIES), UNAM: M. en B. Ana Lidia Sandoval Pérez y M. en C. César Nahúm Maldonado Cortés por la capacitación y apoyo en el procesamiento de las muestras.

Al Dr. Francisco Mora Ardila del Instituto de Investigaciones en Ecosistemas y Sustentabilidad (IIES) por la asesoría estadística para el análisis de este trabajo.

A los miembros del jurado, al Dr. Miguel Martínez Ramos, a la Dra. Mayra E. Gavito Pardo, a la Dra. María Guadalupe Barajas Guzmán, a la Dra. María Patricia Guadarrama Chávez y al Dr. Noé Manuel Montaña Arias por sus revisiones que enriquecieron esta tesis.

A Praxedis Sinaca Colín quien es una pieza clave en este trabajo, por la localización de los sitios y la ayuda en el muestreo, gracias por compartir un poco de tu conocimiento conmigo.

A la Dra. Irene Sánchez Gallen, Praxedis Sinaca Colín, Issac Romeo Acevedo Rojas, Manuel Casariego Martínez y Arturo Sinaca por su invaluable ayuda en el trabajo de campo.

Al Biólogo Luis Islas, por su ayuda en la elaboración del mapa de los sitios de estudio.

A mi mamá, Martha, este es un reconocimiento a todo tu esfuerzo que me ha permitido ser lo que soy. A mi familia, a mis tías Silvia, Leticia y Beatriz, a mis primos

Emmanuel y Jorge y a mis sobrinos Gaby, Emmir, Fernando, Francisco y Emiliano por su cariño, apoyo y confianza.

A Irene, gracias por acompañarme en este viaje, por estar dispuesta a escuchar, por las porras honestas y por no dejar que me pierda en el camino.

A Ana y Juan por compartir conmigo su hogar que se convirtió en un lugar seguro para aprender y crecer.

A Mayra, por la guía y el seguimiento que ha tenido con este trabajo, las muchas ideas y el apoyo para desarrollarlas.

A Daniela y Abraham, porque su amistad me ha hecho sentir acompañada siempre.

A la Familia Sandoval por abrirme las puertas de su casa y hacer de mi estancia en Morelia una gran experiencia.

DEDICATORIA

Esta tesis está dedicada a cada miembro de mi familia con mucho amor.

A Irene, sin ti esta tesis no sería.

A Juan y Ana, por compartir conmigo parte de su viaje.

A la selva de Los Tuxtlas, porque no se acabe nunca.

¡NUNCA MÁS UNA CIENCIA SIN NOSOTRAS!

ÍNDICE

RESUMEN	1
I. INTRODUCCIÓN	3
I.1. Interacción entre el sistema epigeo e hipogeo	3
I.2. Bosque tropical perennifolio	3
I.3. Regeneración natural	6
I.4. Estructura de la comunidad vegetal	7
I.4.1. Fases del proceso de regeneración	7
I.4.2. Grupos ecológicos.....	9
I.4.3. Desarrollo del proceso de regeneración natural	10
I.4.4. Atributos de la comunidad vegetal.....	12
I.5. Propiedades físicas, químicas y biológicas del suelo	14
I.5.1. Factores abióticos	15
I.5.2. Factores bióticos	18
I.5.3. Cuantificación de las comunidades microbianas del suelo.....	22
I.6. Enfoque integral de la regeneración natural	24
II. OBJETIVOS	26
II.1. Objetivo general.....	26
II.2. Objetivos particulares	26
III. HIPÓTESIS	27
III.1. Estructura de la comunidad vegetal.....	27
III.2. Propiedades físicas, químicas y biológicas del suelo.....	27
III.3. Relaciones entre el subsistema hipógeo y el subsistema epigeo.....	28
IV. MÉTODO	31
IV.1. Zona de estudio.....	31
IV.1.1. Clima	32
IV.1.2. Vegetación	32
IV.1.3. Suelo	33

IV.2. Diseño experimental.....	33
IV.3. Variables asociadas a la estructura de la comunidad vegetal.....	39
IV.3.1. Determinación de la incidencia lumínica.....	39
IV.3.2. Identificación taxonómica.....	39
IV.3.3. Índice de Valor de Importancia.....	40
IV.3.4. Curvas de rango abundancia.....	41
IV.3.5. Índices de diversidad verdadera.....	41
IV.4. Propiedades físicas, químicas y biológicas del suelo.....	42
IV.4.1. Humedad del suelo.....	42
IV.4.2. pH.....	42
IV.4.3. Porcentaje de materia orgánica.....	42
IV.4.4. Nutrientes disponibles en el suelo.....	42
IV.4.5. Extracción y cuantificación de ácidos grasos.....	43
IV.5. Análisis estadísticos.....	44
V. RESULTADOS.....	48
V.1. Estructura de la comunidad vegetal.....	48
V.2. Propiedades físicas, químicas y biológicas del suelo.....	60
V.3. Modelos de ecuaciones estructurales.....	68
VI. DISCUSIÓN.....	71
VI.1. Estructura de la comunidad vegetal.....	71
VI.2. Propiedades físicas, químicas y biológicas del suelo.....	73
VI.3. Modelos de ecuaciones estructurales.....	76
VI.4. Discusión general.....	78
VII. CONCLUSIONES.....	80
VIII. REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS.....	81
IX. ANEXOS.....	109

RESUMEN

Los claros son espacios en el dosel creados a partir de la caída de árboles y ramas. Los claros forman parte del ciclo de regeneración natural de los bosques tropicales en el que la estructura y la composición de la comunidad se recuperan a través del tiempo. La regeneración natural es definida como un proceso de recambio de especies en un tiempo y espacio definidos. Este proceso permite mantener la gran diversidad de especies encontradas en estos ecosistemas.

Un claro en el dosel desencadena una serie de cambios microambientales, sobre y bajo el suelo y en la cobertura de la vegetación. Los cambios más estudiados son aquellos que ocurren en la comunidad de la vegetación leñosa. Los cambios microambientales y sus relaciones con los cambios de la vegetación tanto herbácea como leñosa, y las comunidades de microorganismos del suelo aún se conocen muy poco. El objetivo de este trabajo fue realizar una evaluación integral del proceso de regeneración natural de claros en comunidades por encima y debajo del suelo a lo largo de un gradiente de regeneración natural, establecido en etapas, en claros en el bosque tropical perennifolio en la región de Los Tuxtlas, Veracruz, México. Esta información permitirá conocer los tiempos y los mecanismos que impulsan la regeneración natural de los bosques tropicales perennifolios de una manera integral.

Se seleccionaron 15 claros, los cuales fueron clasificados en 15 etapas de regeneración natural y un sitio en la periferia de cada uno de los claros para ser utilizado como su referencia. En cada claro se marcó un cuadro de 5×5 m en el centro y se determinó el tamaño de todo el claro, la altitud, la pendiente, la apertura del dosel y la incidencia lumínica. Se registró la identidad taxonómica y la cobertura de todas las especies de plantas en el área de 25 m^2 . Se tomaron tres muestras de los primeros 20 cm de suelo en las que se determinó la humedad del suelo, pH, concentración de materia orgánica, nutrientes disponibles (PO_4^- , NO_3^- , NH_4^+) y biomasa y abundancia de los grupos de microbiota.

Se encontraron pocos cambios en el microambiente, la vegetación y el suelo a lo largo de las 15 etapas de regeneración. En general, los claros difirieron de sus sitios de referencia principalmente por las comunidades de especies herbáceas y arbustivas, la humedad en el suelo y la concentración de amonio. Las comunidades microbianas variaron muy poco entre sitios de referencia y claros.

Con el objetivo de analizar el proceso de regeneración natural de una manera integral se realizaron una serie de modelos de ecuaciones estructurales, los cuales sugirieron que los factores reguladores propuestos en la literatura (disponibilidad de luz y composición de la comunidad de especies de plantas) operan de manera distinta a la esperada. La humedad en el suelo resultó ser un recurso de mayor relevancia en la regeneración natural de claros que la incidencia de luz, incluso en un bosque tropical perennifolio. Además, el mejor modelo sugirió que la humedad en el suelo tiene un efecto directo en las propiedades del suelo, que a su vez afecta la comunidad vegetal, pero no la composición de la comunidad microbiana.

La presente tesis está organizada con base en tres grandes preguntas de investigación: 1) ¿Cómo cambia la riqueza, diversidad y composición de la comunidad de plantas a lo largo del gradiente de regeneración? 2) ¿Cuáles son las características físicas químicas y la composición de las comunidades microbianas a lo largo del gradiente de regeneración? Y 3) ¿Cuál es la relación entre la cobertura vegetal, las propiedades del suelo, la comunidad microbiana del suelo y las etapas de regeneración natural?

I. INTRODUCCIÓN

I.1. Interacción entre el sistema epigeo e hipogeo

Los ecosistemas terrestres funcionan a través de la interacción de los subsistemas epigeo (el sistema por arriba del suelo) e hipogeo (el que se encuentra por debajo). Ambos tienen sus propias características y procesos, sin embargo, su interrelación es la que mantiene al ecosistema a lo largo del tiempo. Dicha interacción puede ser tan precisa que, un cambio en cualquiera de los dos subsistemas, puede repercutir en la resistencia o resiliencia de todo el ecosistema (Wardle et al. 2004).

El subsistema epigeo ha sido el más estudiado y manejado, en contraste, el subsistema hipogeo ha cobrado gran relevancia en los estudios solo en las últimas décadas. Las relaciones entre la comunidad biológica del subsistema hipogeo, los procesos que ahí se generan y las contribuciones de la naturaleza a la sociedad pueden entenderse y explicarse desde la perspectiva de los ensamblajes funcionales de los organismos clave del suelo (Barrios et al. 2012).

La comunidad de plantas que caracteriza el subsistema epigeo es altamente dinámica ya que se encuentra bajo diversas fuentes de presión, como la depredación por herbivoría, los cambios en la disponibilidad de nutrientes y la incidencia de precipitación en un sitio, además puede ser afectada por fenómenos naturales como lo son los disturbios. Es decir, eventos de cambio que suelen promover un proceso de sucesión (Shimatani y Kubota, 2011). Un ejemplo de disturbio natural altamente recurrente es la caída de árboles y ramas que da como resultado la apertura de claros en el bosque tropical perennifolio.

I.2. Bosque tropical perennifolio

El bosque tropical perennifolio (BTP) también conocido como selva húmeda o selva alta perennifolia (Rzedowski, 1994) es considerado uno de los biomas terrestres más diversos (Dirzo, 2001). Es responsable de más de un tercio de la fotosíntesis

global de los ecosistemas terrestres en el planeta (Mellillo et al., 1993) y es considerado el sumidero de carbono más grande del mundo debido a que almacena casi el 40% de este elemento en su biomasa vegetal (Lewis et al., 2004).

El BTP se encuentra en regiones climáticas con temperaturas y precipitaciones que favorecen el desarrollo vegetal y la existencia de una gran diversidad de especies (Aide et al., 2013). Son sistemas estructuralmente complejos, en donde las especies vegetales más dominantes pertenecen a las familias Orchidaceae, Polypodiaceae s.l., Asteraceae, Fabaceae y Caesalpiniaceae (Ibarra-Manríquez y Sinaca, 1995).

En México, tienen una cobertura aproximada de 91 565.6 km² (**Figura 1**), lo que representa el 4.6% del territorio nacional (INEGI, 2016). Se encuentran bajo amenaza constante debido a la explotación de sus recursos y al cambio de uso de suelo (O'Brian y Leichenko, 2005). El factor de impacto más alto lo representa la deforestación, ya que en la actualidad a escala planetaria los BTP abarcan el 50% de la que era su cobertura histórica y a escala nacional menos del 25% (CIFOR, 2005).



Figura 1. Distribución potencial de los bosques tropicales en el territorio mexicano. Modificado de INEGI, 2019.

Los BTP se encuentran inmersos en una dinámica altamente cambiante, debido a fenómenos naturales o disturbios como incendios, inundaciones, deslizamientos de tierra y huracanes (Geist y Lambin, 2001, 2002), así como por la caída de árboles y ramas que pueden conducir a la formación de claros cuya área puede oscilar entre algunos o cientos de metros cuadrados (Brokaw, 1985; Clarck y Clarck, 1991).

Los cambios causados por la caída de árboles representan fuertes impulsores o *drivers* de cambios en la estructura y composición de la comunidad vegetal de los BTP (Denslow, 1985; Bongers et al., 2009; Uriarte et al., 2009). Los cambios ambientales que se generan al abrirse los claros dan inicio a un proceso de recambio de especies que a su vez responde a la disponibilidad de recursos.

Los claros son considerados áreas perturbadas originadas por la caída de ramas o árboles que representan un disturbio natural. El régimen en el que estos ocurren se encuentra parametrizado por su frecuencia (por unidad de tiempo) y área (escala espacial), así como por su intensidad (fuerza con la que impacta al ecosistema); estos parámetros están directamente asociados con los atributos estructurales de las comunidades (Kubota, 2000; Fisher et al., 2008; Kellner y Asner, 2009; Kellner et al., 2009; Shimatani y Kubota, 2011).

A pesar de que la apertura de claros es un proceso natural, en estudios recientes se ha identificado que la deforestación y el cambio de uso de suelo han conducido a un aumento en la frecuencia de la formación de claros (Martínez-Ramos et al., 2016), lo que podría representar grandes efectos funcionales para la biota y por lo tanto en las contribuciones de la naturaleza que los BTP ofrecen a la sociedad (Díaz, 2018).

En la Reserva de Los Tuxtlas, en Veracruz, por ejemplo, la tasa de apertura de claros ha aumentado de 1.3% en 1975 a 3.6% en el 2013. Esto es debido a que los bordes de la reserva se encuentran rodeados principalmente por zonas de pastizales (Martínez-Ramos et al., 2016), lo que aumenta la exposición al viento y

la desecación de las raíces y en consecuencia el riesgo a la caída de árboles y ramas también se ha incrementado (Laurance et al., 1998; 2001).

I.3. Regeneración natural

Los claros forman parte del ciclo de regeneración natural en el que la estructura y la composición de la comunidad vegetal se recuperan (Whitmore, 1984; Brokaw, 1985; Martínez-Ramos y Álvarez-Buylla, 1986; Martínez-Ramos et al., 1988). La regeneración natural es definida como un proceso de recambio de especies en un tiempo y espacio definidos (Martínez-Ramos, 1994). Este proceso permite mantener la gran diversidad de especies vegetales registradas en ecosistemas como los BTP, además de que influye en el ciclo de nutrientes al generar un aporte de materia orgánica (Brokaw y Busing, 2000). Los claros suponen la apertura de un nuevo microhábitat y con ello la germinación de semillas y el crecimiento de plántulas de diversas especies de plantas (Hubbell y Foster, 1990), promueven la resistencia a los patógenos y herbívoros a través de las altas tasas de crecimiento de las plantas (Coley, 1983; Augspurger, 1984) y reducen la dominancia de las especies altamente competitivas (Connell, 1978; Huston, 1979).

La alta heterogeneidad ambiental provocada por la apertura de claros y la regeneración natural que esto conlleva; es decir las modificaciones en los procesos físicos, químicos y biológicos del sitio es considerada como una de las principales explicaciones para la coexistencia de especies en los BTP debido a que promueve el recambio de especies (Brandani et al., 1988; Chazdon et al., 1999).

Diversos estudios se han enfocado en entender la dinámica de regeneración natural en las comunidades vegetales (Álvarez-Buylla y Martínez-Ramos, 1990; Martínez-Ramos, 1994, 1998, 2012; Osuri et al., 2017), en particular sobre cómo las nuevas condiciones de disponibilidad de luz favorecen la germinación y colonización de algunas especies pioneras (Connell, 1989; Schupp et al., 1989).

Además, existen estudios con otras comunidades bióticas, como las comunidades de animales, que se han enfocado principalmente en las diferencias

en la riqueza y composición de especies al comparar claros y el bosque maduro (Schemske y Brokaw 1981; Shelly 1988; Greenberg, 2001; Greenberg y Lanham, 2001; Hill et al., 2001; Gorham et al. 2002; Strojny y Hunter, 2010). Una característica importante de estos estudios es que se han realizado principalmente en periodos de tiempo cortos (entre seis y 36 meses) con especies juveniles, por lo que solo se conocen las interacciones iniciales que permiten inferir las dinámicas en las etapas más avanzadas (Blake y Hoppes, 1986; Popma y Bongers, 1988; Feener y Schupp, 1998; Peñaloza y Farji-Brener, 2003; Champlin et al., 2009; Fukui et al., 2011).

I.4. Estructura de la comunidad vegetal

En el bosque tropical perennifolio (BTP) tanto la estructura vertical como la horizontal son altamente complejas. Las formas de vida de árboles, arbustos y herbáceas representan el 63% de las especies, mientras que las lianas y epífitas el 27%. Se puede encontrar la mayor riqueza de especies en el estrato de 2-15 m del dosel (Spicer et al., 2020). La complejidad se encuentra relacionada tanto al arreglo tridimensional de los elementos del dosel como a la trayectoria del proceso de regeneración (recambio de especies), que en este tipo de bosques está determinado principalmente por la apertura de claros.

I.4.1. Fases del proceso de regeneración

El proceso de regeneración natural puede dividirse en tres fases: 1) la fase de madurez, caracterizada por árboles y otras plantas que conforman el dosel cerrado (esta fase se da antes de la apertura del claro), 2) la fase de claro se compone de árboles y/o ramas caídos, semillas, plántulas, árboles jóvenes y retoños de árboles dañados en los sitios donde recientemente se abrió un claro y, 3) la fase de construcción, que se caracteriza por el recambio y establecimiento de árboles jóvenes que se irán desarrollando en los años siguientes hasta llegar de nuevo a la fase de madurez ((Whitmore, 1984; Martínez-Ramos, 1994) (**Figura 2**). Para las

especies vegetales las fases pueden ser definidas con base en tres grandes criterios: la biomasa, la edad o la estructura de tamaños de las poblaciones de árboles y la composición de especies (Chazdon, 2013).

Es posible visualizar a un bosque tropical perennifolio como un mosaico de fases regenerativas que suceden de manera cíclica (Martínez-Ramos, 1994; Manabe et al., 2008) en donde las relaciones causa-efecto entre el disturbio y la estructura de la comunidad juegan un papel central para la regeneración (Frelich, 2002). La fase de claros ha sido definida como crucial para el restablecimiento ya que de ella depende la composición de especies de todo el ciclo.

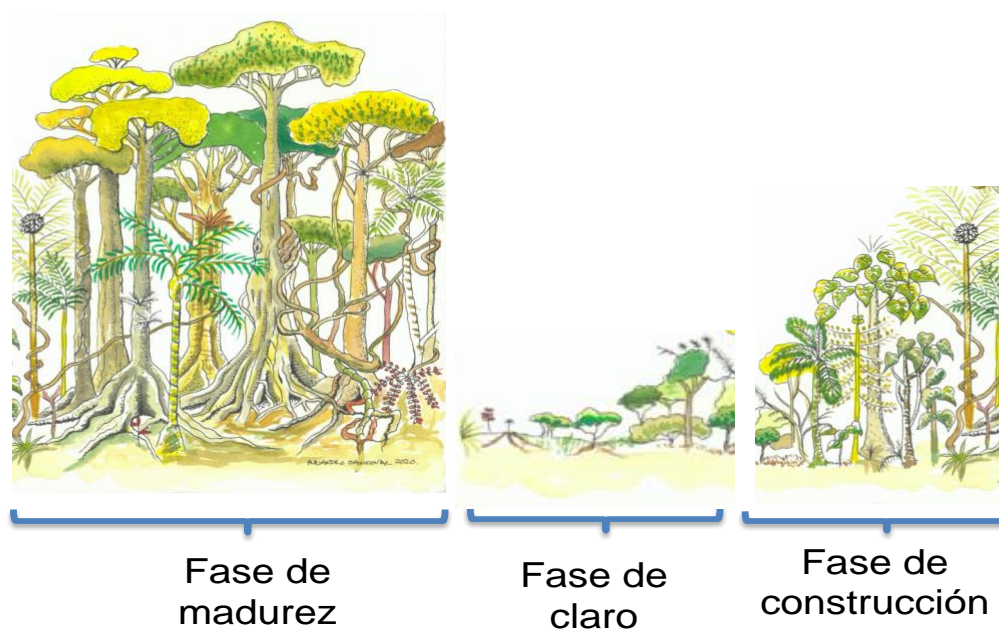


Figura 2. Fases del ciclo de regeneración natural del bosque tropical perennifolio. Modificado de Withmore, 1978.

La idea del mosaico o parche es un factor clave para entender la alta variabilidad que existe en términos estructurales dentro de un BTP (Kneeshaw y Bergeron 1998; MaCarthy, 2001; Manabe et al., 2008; Kellner y Asner, 2009; Kellner et al., 2009).

1.4.2. Grupos ecológicos

En el proceso de regeneración natural se ven involucrados diversos componentes de la comunidad. Cada componente es un subconjunto definido por individuos que comparten el mismo estadio de vida. El ciclo se desarrolla como producto de las transiciones de los individuos entre los distintos componentes de la comunidad (**Figura 3**) (Martínez-Ramos, 1994).

Con base en los rasgos de su historia de vida se reconocen dos grupos ecológicos con estrategias regenerativas contrastantes para las especies vegetales del BTP: las especies pioneras y las tolerantes a la sombra.

Las especies pioneras tienen una tasa de crecimiento alta, son capaces de producir un gran número de semillas, y se dice que su ciclo de vida suele ser menor a 50 años, algunos ejemplos de estas especies son: *Heliocarpus appendiculatus*, *Heliocarpus donell-smithii*, *Lonchocarpus cruentus*, *Pleuranthodendron lindenii*, *Trema micrantha*, entre otras. En contraste, las especies tolerantes a la sombra tienen una tasa de crecimiento más lenta, producen pocas semillas y su ciclo de vida puede ser mayor a 100 años, dentro de ellas figuran *Coccoloba hondurensis*, *Ficus insipida*, *Nectandra ambigens*, *Pimenta dioica* y *Poulsenia armata*, entre otras (Núñez-Farfán y Dirzo, 1988; Álvarez-Buylla y Martínez-Ramos, 1992).

El establecimiento y crecimiento de los individuos en el BTP depende en su mayoría de sus rasgos fisiológicos (Rüger et al., 2009, 2012). A menudo incluso las especies tolerantes a la sombra no pueden establecerse en condiciones de dosel cerrado por lo que dependen de la apertura de claros para crecer e iniciar su regeneración (White, 1979; Canham et al., 1990; Chazdon y Fetcher, 1984; Chazdon et al., 1996; Schnitzer y Carson, 2001; Kellner et al., 2009).

Por lo anterior, la disponibilidad de luz es reconocida como un factor limitante en el éxito de la regeneración natural para las especies de plantas (Nicotra et al., 1999; Montgomery y Chazdon, 2002; Rüger et al., 2011), debido a que es considerada un recurso limitante para la germinación, crecimiento y supervivencia en los BTP (Poorter y Arets, 2003; Pearcy, 2007).

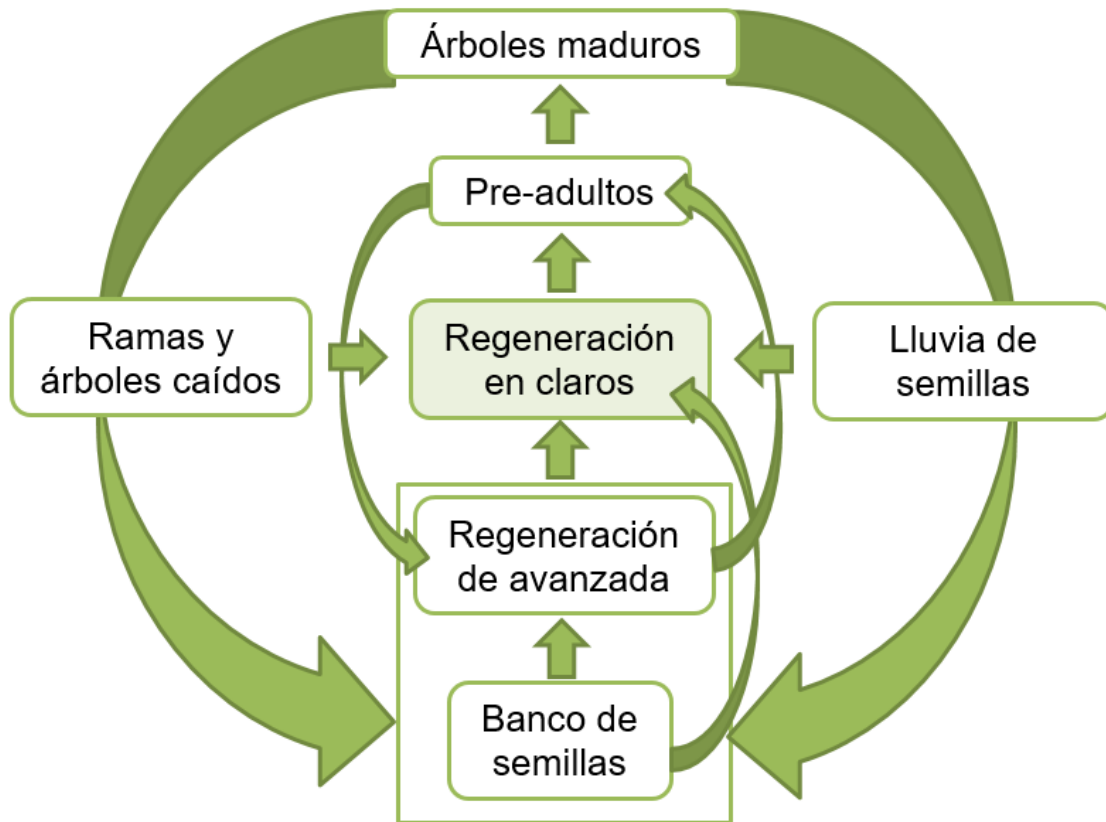


Figura 3. Modelo conceptual de la regeneración natural para la comunidad vegetal de un BTP. Las celdas encasillan a cada componente de la comunidad y las flechas indican las rutas de transición más probables. Modificado de Martínez-Ramos, 1994.

1.4.3. Desarrollo del proceso de regeneración natural

El ciclo comienza con la caída de árboles o ramas grandes, es decir, con la apertura de espacios en el dosel que provocan el cambio en las condiciones ambientales y estimulan la germinación de semillas que se encuentran en el banco de semillas. Las plántulas al germinar conforman lo que se conoce como regeneración de avanzada, lo que con el tiempo conduce a la clausura o cerrado del claro, de manera que el ciclo se completa con el reemplazo de un árbol del dosel (Withmore, 1978, 1984; Martínez-Ramos, 1994).

La competencia por recursos entre plantas vecinas es considerada un factor determinante de la composición y estructura de las especies durante las etapas más

tempranas de la sucesión secundaria (Peet y Christensen, 1980; Bazzaz, 1990; Chazdon, 2008) y tiende a intensificarse a medida que las plantas crecen y cambia la disponibilidad de recursos (Bazzaz, 1996; Keddy, 2001; Grime, 2002).

Se ha determinado que, en las primeras etapas de un proceso de sucesión, las plantas tienden a competir de manera simétrica debido a que tanto las formas de vida arbórea como las herbáceas son pequeñas y ocupan posiciones similares en el dosel bajo (Schwinning y Weiner, 1998). Sin embargo, la alta heterogeneidad en el ambiente inicial de este proceso, provocada por el recambio de especies, las modificaciones microambientales y las condiciones pre-disturbio del sitio, puede resultar en tasas de crecimiento y tamaño diferentes, lo que da lugar a un proceso asimétrico de competencia en donde los árboles más grandes tienden a generar una ventaja en tamaño y biomasa dentro de la comunidad; como resultado, los árboles mejoran su capacidad competitiva y se establecen y desarrollan exitosamente (Huston, 1994; Schwinning y Weiner, 1998).

Por otro lado, los individuos desplazados a causa de esta diferenciación se someten a limitación de recursos (luz principalmente), decae su tasa de crecimiento y aumenta su mortalidad (van Breugel et al., 2006). Además, la heterogeneidad en las propiedades del suelo también promueve diferencias en la estructura vertical de las especies arbóreas (Dalling et al., 2004) debido al aprovechamiento diferencial de los recursos entre especies, es decir, algunas especies de árboles se pueden favorecer por las nuevas propiedades físicas y químicas del suelo, lo que les permite desarrollarse y ocupar un espacio en el dosel sobre aquellas que no presentan esta ventaja adaptativa.

Finalmente, los claros se cierran desde las orillas hacia el centro, principalmente por el crecimiento de lianas o de árboles que bordean el claro, en contraste, en el centro se desarrolla de manera más lenta la comunidad de plántulas (Yavitt et al., 1995).

Algunas propiedades como el tamaño del claro, su distribución y tiempo de recuperación pueden determinar el potencial de regeneración diferencialmente para distintas taxa (Cañadas et al., 2017), por ejemplo, las especies de árboles tienden

a verse favorecidas en los claros de mayor tamaño mientras que los arbustos y las formas de vida herbáceas lo hacen en los claros pequeños.

1.4.4. Atributos de la comunidad vegetal

Existen diversos atributos o propiedades emergentes de la comunidad vegetal que pueden ser utilizados para evaluar el desempeño de las especies dentro de una comunidad. Las medidas basadas en la cobertura de la copa, como la densidad del follaje o el índice de área foliar son propiedades altamente informativas en secuencias del bosque tropical (Brown y Parker, 1994).

Una de las medidas más utilizadas es la biomasa. Se ha reportado que existe un incremento en la biomasa por encima del suelo conforme avanza el tiempo de regeneración en los claros (Phillips et al., 1998; Baker et al., 2004) además de una alta acumulación de biomasa durante los primeros años (Swaine y Hall, 1983; Uhl, 1987; van Breugel et al., 2006; Fonseca et al., 2011). Este efecto se explica principalmente por la alta disponibilidad de nutrientes; es decir, por la fertilidad del suelo y no por la cobertura de los alrededores (Laurance et al., 2004; Poorter et al., 2016).

Otro atributo de gran relevancia es el área basal. El área basal es un descriptor de los cambios durante la sucesión, así como la historia ecológica de los sitios y la alta heterogeneidad espacial. En algunos estudios se ha propuesto a este como un mejor indicador que la edad, ya que es capaz de modificar el ambiente a una escala local al crear nuevos nichos y cambiar las condiciones microambientales, además funciona como un filtro para los rasgos funcionales de las especies (van Breugel et al., 2006; Chazdon et al., 2007; Lebrija-Trejos et al., 2010, 2011).

Por otro lado, la riqueza de especies suele presentar un incremento del tipo asintótico durante los procesos sucesionales; es decir, un crecimiento matemático acelerado durante las primeras etapas seguido de una fase de estabilización (van Breugel et al., 2006; Norden et al., 2009; Lebrija-Trejos et al., 2010). Para los bosques tropicales, en particular, Connell (1978) planteó la Hipótesis del Disturbio Intermedio (**Figura 4**) en la que propone que la riqueza de especies durante la

primera fase de la sucesión alcanza un punto máximo y después tiende a declinar, debido a la competencia, es decir, presenta un comportamiento parecido al de una campana gaussiana.

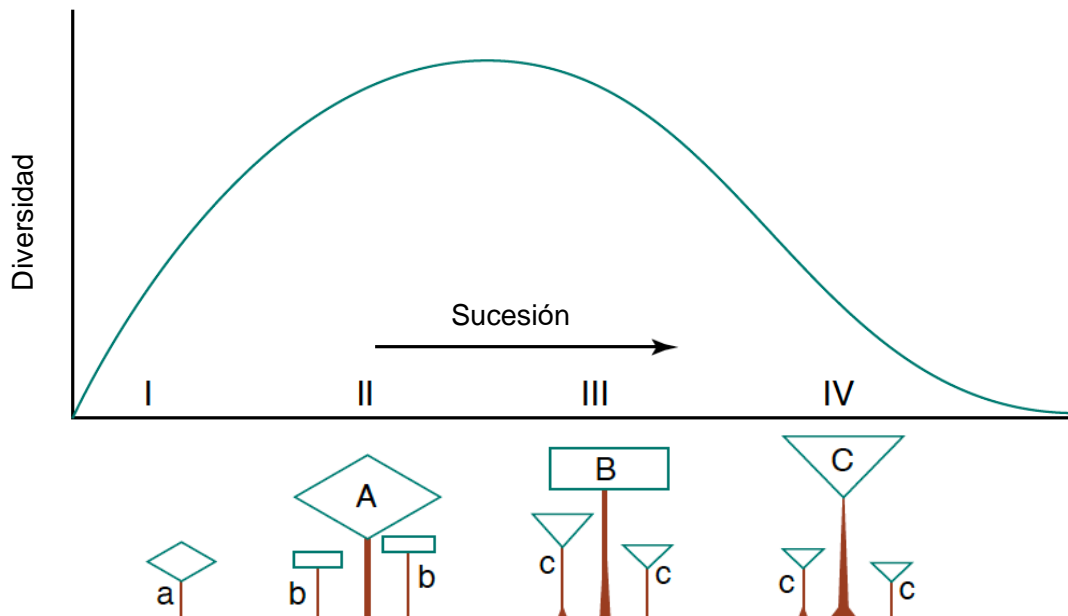


Figura 4. Hipótesis del disturbio intermedio para el bosque tropical perennifolio. Las especies en el diagrama inferior representan los patrones de remplazamiento a lo largo de las fases de regeneración. Las letras representan diferentes especies de plantas durante el proceso (Modificado de Connell, 1978).

En términos de composición, la comunidad de las especies de árboles se recupera a una tasa relativamente lenta y puede variar considerablemente entre sitios de la misma edad, ya que depende de las condiciones del suelo, la historia del sitio y la dispersión de semillas (Brown y Lugo, 1990; Chazdon, 2003; Chazdon et al., 2007; Martin et al., 2013; Norden et al., 2015). Estas condiciones que son consideradas específicas de cada sitio presentan efectos a largo plazo en la estructura y composición de las comunidades en los bosques en regeneración (Norden et al., 2011; Mesquita et al., 2015).

A pesar de que los cambios en la comunidad de plantas durante el proceso de regeneración natural han sido ampliamente estudiados y reportados con

anterioridad, diversos autores han señalado recientemente trayectorias de recuperación distintas a las antes reportadas, por lo que en este estudio se consideró necesario caracterizar el proceso para esta comunidad a lo largo del gradiente.

I.5. Propiedades físicas, químicas y biológicas del suelo

La apertura de un claro en el BTP conlleva una serie de cambios en las condiciones del ecosistema (Tymen et al., 2017). En un inicio las principales variaciones están relacionadas con la disponibilidad de luz, la temperatura y la humedad. Además de este primer cambio se han identificado otras variaciones microambientales a lo largo del gradiente de regeneración, ya que existen factores cuya incidencia o disponibilidad disminuyen con la edad o etapa de regeneración, tal es el caso de la disponibilidad de luz por el cierre de la apertura del dosel, la temperatura relativa del aire y del suelo, así como el fósforo disponible; en contraste, el potencial hídrico y la humedad relativa del aire, así como la cobertura vegetal aumentan (Lebrija-Trejos et al., 2011). Existe también un aumento en el aporte de materia orgánica, por la caída del árbol o ramas, y por lo tanto podría suponerse lo mismo sobre la disponibilidad de nutrientes. Este cambio en las condiciones del sitio permite que el proceso de regeneración se desarrolle, es decir que las especies de plantas se desarrollen hasta llegar al cierre del dosel.

El cambio en las condiciones microambientales depende y puede variar según el tamaño del claro, la forma, la orientación y el tiempo de recuperación (Schulz, 1960; Chazdon y Fetcher, 1984; Fetcher et al., 1985). Las características físicas, químicas y biológicas del suelo se modifican durante el proceso de regeneración natural y determinan la disponibilidad de nutrientes, la penetración por parte de las raíces, la cantidad de oxígeno y otros gases, lo que repercute en el crecimiento y distribución de las especies de plantas (Osman, 2013).

1.5.1. Factores abióticos

En los BTP existe un gradiente lumínico de niveles de irradiación de 1 a 2% en el sotobosque, que puede aumentar y llegar a ser de 25 a 30% en los claros (Chazdon y Fetcher, 1984; Endler, 1993). Sin embargo, el gradiente de luz puede variar dependiendo de factores geográficos y topográficos, en donde el ángulo y la intensidad de incidencia pueden presentar una gran variación espacial (Chazdon y Pearcy, 1991). El nivel más alto de irradiación solar se encuentra en los centros de los claros (Denslow et al., 1990).

La apertura del dosel y su estructura, así como la distribución del follaje contribuyen a los patrones de disponibilidad lumínica en los bosques tropicales (Brown y Parker, 1994; Canham et al., 1994; Kabakoff y Chazdon, 1996; Oliver y Larson, 1996). En diversos estudios se ha determinado que el índice de área foliar (LAI) y los niveles de luz que atraviesan el dosel se aproximan a los del bosque cerrado en tan sólo unos años de regeneración (Uhl, 1987; Saldarriaga y Luxmoore, 1991; Selaya et al., 2007; Kuijk et al., 2008).

Las condiciones microclimáticas tras la apertura de un claro están caracterizadas por menor humedad y mayor temperatura en comparación con los bosques maduros adyacentes (Schulz, 1960; Fetcher et al., 1985). Tymen et al. (2017) reportaron rangos de temperatura 15% más altos y humedad relativa 25% más bajos. Sin embargo, estos valores regresan a los niveles de la condición previa al claro en pocos años de regeneración (Fetcher et al., 1985).

La materia orgánica del suelo es indispensable para mantener funciones ecosistémicas como la retención de nutrientes y de agua y la agregación de partículas para la formación de suelo. Además, es considerada un elemento clave de la calidad del suelo (McCauley et al., 2017). La caída de un árbol o ramas grandes supone un mayor aporte de materia orgánica al sistema. En los claros, existe una mayor acumulación de nutrientes como consecuencia del aumento en la depositación, descomposición y mineralización de la materia orgánica (Denslow et al., 1998). Se ha propuesto que la competencia por nutrientes es mayor durante las primeras fases de regeneración, mientras que la competencia por la luz se vuelve

más importante conforme la biomasa en pie se incrementa (Huston y Smith, 1987; Belcher et al., 1995).

La caída de hojarasca representa una de las entradas de materia orgánica más importante, además actúa como una barrera física y también como un microambiente apropiado para la germinación de semillas. El efecto físico de la materia orgánica sobre las especies vegetales depende, en el caso de la germinación, del tamaño de las semillas. Para las especies que producen semillas pequeñas la acumulación de hojarasca representa un efecto negativo ya que puede actuar como una barrera que impide que las semillas alcancen el suelo y sean capaces de germinar; de manera contraria para las semillas de mayor tamaño los efectos son positivos, ya que la acumulación de hojarasca incrementa la humedad del sitio y reduce la probabilidad de que las semillas sean detectadas por depredadores (Guzmán-Grajales y Walker, 1991; Molofsky y Augspurger, 1992; Vázquez-Yanes y Orozco-Segovia, 1992; Cintra, 1997; Metcalfe y Turner, 1998; Dalling y Hubbell, 2002; Laskurain et al., 2004).

La microbiota del suelo se ve afectada no sólo por la cantidad sino por la calidad de la materia orgánica. En los claros se encuentra materia orgánica diversa que proviene tanto de hojas de distintas especies como de material maderable proveniente de las ramas y los árboles caídos, por lo que se forma un sustrato heterogéneo de alta calidad (Álvarez-Sánchez et al., 2002). Esta acumulación de materia orgánica es una de las principales fuentes del aporte de nitrógeno en los bosques (Cole, 1995).

Los procesos de regeneración en bosques permiten una rápida acumulación de nutrientes en la vegetación y el suelo principalmente durante los primeros 20 años (Brown y Lugo, 1990). Los bosques tropicales en regeneración fueron considerados los mayores sumideros de carbono (1.7 ± 0.5 PgC en el periodo de 2000 a 2007) al compararlos con los valores reportados para los bosques maduros de la misma región (Pan et al., 2001).

Diversos estudios sugieren que existe una zonificación en cuanto a la disponibilidad de nutrientes dentro de un mismo claro (Orians, 1982; Anderson y

Swift, 1983; Bazzaz, 1983). Así, se reconocen tres zonas en un claro resultado de la caída de un árbol: 1) La zona alrededor de la raíz con el suelo expuesto y en donde se espera encontrar la menor cantidad de recursos disponibles (Bazzaz, 1983); 2) la zona a lo largo y por debajo del árbol caído en donde se espera una inmovilización de recursos (Anderson y Swift, 1983) y, 3) la zona debajo de la copa del árbol caído en donde se espera la mayor disponibilidad de nutrientes ya que las hojas tienen una mayor velocidad de descomposición que los troncos y las raíces (Bazzaz, 1983). Asimismo, se ha señalado que el incremento en la disponibilidad de nutrientes, que se da a lo largo del tiempo, tiene como resultado directo el aumento en la densidad de plantas, así como en la diversidad de especies (Brokaw, 1985).

Existen pocas evidencias de cambios en la disponibilidad de nutrientes en los claros. Las más estudiadas son aquellas relacionadas con la disponibilidad de nitrógeno, en donde se observa un incremento en la mineralización y nitrificación de este elemento y por lo tanto en su disponibilidad (Matson y Vitousek, 1981; Matson y Boone, 1984; Vitousek y Matson, 1985). Para la región de Los Tuxtlas, Veracruz Hughes et al. (1999) registraron un aumento en el almacén por encima del suelo de nitrógeno, fósforo y azufre que se incrementa con la edad durante la regeneración.

El potencial de hidrógeno en el suelo puede catalizar las reacciones químicas, el intercambio de iones, así como la movilización y disponibilidad de nutrientes, lo que se puede ver reflejado en la productividad de las plantas (Harris et al., 1996; Schoenholtz et al., 2000; Osman, 2013; McCauley et al., 2017). Ha sido propuesto como un indicador de la calidad del suelo (Doran y Parkin, 1994). En gradientes sucesionales el pH presenta valores más básicos en las primeras etapas y tiende a acidificarse conforme avanza el tiempo de regeneración (van der Kamp, 2009; Offiong et al., 2015). Rousk et al. (2009) identificaron que a valores de pH ácidos (0-6) domina la comunidad de hongos, mientras que a valores de pH básicos (8-14), dominan las comunidades bacterianas. Por lo anterior, es uno de los factores que modula la dinámica de las comunidades microbianas incluso a distancias menores a 1m² (Baker et al., 2009).

1.5.2. Factores bióticos

Los suelos son altamente diversos, se ha estimado que en un gramo de suelo se pueden encontrar hasta un billón de células bacterianas, lo equivalente a diez mil taxa diferentes, y hasta 200 m de hifas fúngicas, además de un amplio rango de organismos como ácaros, nemátodos, lombrices y artrópodos (Bardgett, 2005; Roesch et al., 2007). Los microorganismos del suelo pueden producir compuestos que incrementan la permeabilidad de las células de las raíces y la tasa de producción de exudados estimulando y facilitando la penetración por parte de otros microorganismos. Esta alta diversidad poco explorada contribuye en gran parte a los procesos indispensables para el funcionamiento del ecosistema, incluyendo el ciclaje y suministro de nutrientes, el almacenamiento de agua y el secuestro de carbono (Wardle et al., 2004; Fierer et al., 2009). En particular, en el suelo se desarrollan diversas interacciones planta-suelo-microorganismos fundamentales para el ciclaje de materia orgánica y flujo de energía, como los ciclos biogeoquímicos.

La entrada de carbono (C) a los suelos se realiza a través de la incorporación de materia orgánica, por las plantas y algunos microorganismos; una vez en el suelo el C orgánico puede ser utilizado por los organismos heterótrofos o ser utilizado para producir energía mediante la respiración (Schlesinger, 1997).

La disponibilidad de fósforo (P), por otro lado, depende de la mineralización biogeoquímica regulada por microorganismos capaces de generar exoenzimas para transformar compuestos orgánicos en inorgánicos (Alexander, 1981) dentro de los que destacan las bacterias, los actinomicetes, los hongos filamentosos y las levaduras (Sharma et al., 2013). Este elemento puede ser inmovilizado en el suelo por estos u otros microorganismos y de esta forma no ser accesible para las plantas (Larsen et al., 2015).

El nitrógeno (N) es integrado a los ecosistemas mediante la fijación biológica realizada por bacterias de vida libre o en unión simbiótica (Franche et al., 2009; Xu et al., 2012), y una vez ahí, puede ser absorbido o mineralizado por los microorganismos del suelo (Chapin et al., 2011).

A continuación se describen brevemente algunos de los grupos funcionales de la comunidad edáfica, así como los taxa más representativos y algunas funciones asociadas.

I.5.2.1. Bacterias

Las bacterias constituyen el grupo más abundante de microorganismos del suelo, así como como el de mayor riqueza de especies (Dennis et al., 2013; Kuske et al., 2002; Delgado-Baquerizo et al., 2016). Son consideradas las primeras colonizadoras tras un disturbio ya que poseen la capacidad metabólica enzimática para aprovechar los recursos que se derivan de los cambios originados (Schmidt et al., 2007).

Un grupo importante de bacterias en el suelo son aquellas que cuentan con la capacidad para colonizar raíces y promover el crecimiento de las plantas conocidas como *Rhizobacteria* (Kloepper, 1994, 1996), las cuales se encuentran involucradas en el control biológico de patógenos, en el ciclo de nutrientes y en el establecimiento de las semillas y calidad del suelo (Haas et al., 1991; Barea, 2000; Jeffries y Barea 2001).

Otro grupo de gran relevancia corresponde al de las bacterias simbióticas encargadas de la fijación biológica de N las cuales tienen el potencial de incorporar hasta 100 kg N ha⁻¹ año⁻¹ (Binkley y Giardina, 1997). En contraste, la fijación asimbiótica tiene valores máximos menores, pero es menos variable (Cleveland et al., 2010; Reed et al., 2011).

En el caso de las bacterias, uno de los sistemas de clasificación más importantes es el asociado a la pared celular. Las bacterias Gram⁺ tienen una pared celular de peptidoglicano con un grosor de 20 a 80 nm. En contraste, las bacterias Gram⁻ poseen una pared celular más delgada, menor a los 10 nm y una membrana externa con múltiples poros y apéndices. Estas diferencias en la envoltura celular cambia las propiedades de la célula en general, así como su respuesta a factores externos, por ejemplo, la disponibilidad de nutrientes y el pH del medio (Mai-Prochnow et al., 2016). Algunos de los géneros de bacterias del tipo Gram⁺ que se pueden encontrar en el suelo, son *Arthrobacter*, *Bacillus*, *Cellulomonas*, *Kocuria*,

Microbacterium, *Paenibacillus* y *Rhodococcus*. Mientras que los géneros de bacterias Gram⁻ más representativos son *Agrobacterium*, *Alcaligenes*, *Burkholderia*, *Flavobacterium*, *Phyllobacterium*, *Pseudomonas*, *Ralstonia* y *Sphingomonas* (Mansfeld-Giese et al., 2002).

I.5.2.2. Hongos

Los hongos son los organismos asociados principalmente a procesos de descomposición y degradación de la materia orgánica a través de la producción de una gran variedad de enzimas extracelulares (Bardgett, 2005). Los hongos de vida libre están más involucrados en el ciclaje de nutrientes y la estructuración del suelo y los hongos que forman simbiosis con las raíces de las plantas contribuyen al transporte de agua y nutrientes. La comunidad de hongos del suelo es capaz de soportar condiciones adversas como la disminución de agua y la baja disponibilidad de nutrientes, debido a la formación de redes de micelio que les permiten explorar el ambiente y obtener recursos a través de los poros del suelo (Jansson y Hofmockel, 2018).

Además de degradar la materia orgánica, las redes de micelio pueden explorar zonas con recursos inmovilizados que se vuelven disponibles con el tiempo, así como provocar su reasignación a través de la red en el suelo (Boddy, 1999).

Los hongos también realizan otras funciones importantes en el suelo, actúan como agentes patógenos para las plantas, promueven la estabilidad de la estructura del suelo y son una fuente de alimento para la fauna (Bardgett, 2005).

I.5.2.3. Hongos micorrizógenos arbusculares

Los hongos micorrizógenos arbusculares (HMA), Glomeromycotina y algunos de Mucoromycotina, y los hongos ectomicorrizógenos, principalmente Basidiomycota y Ascomycota, establecen una relación estrecha con las raíces de las plantas basada en el intercambio de nutrientes, son capaces de protegerlas contra organismos patógenos, así como mejorar su nutrición y la absorción de agua (Klironomos y Hart,

2002; van der Heijden y Sanders, 2002; Whipps, 2004; Smith y Read, 2008; Simard et al., 2012).

Dentro de las funciones en el ecosistema, estos organismos han sido relacionados con la aceleración de la tasa de descomposición de la materia orgánica (Hodge et al., 2001) lo que a su vez puede reflejarse un aumento del CO₂ liberado del suelo mediante el proceso de respiración (Cheng et al., 2012). Sin embargo, la capacidad enzimática de los HMA es muy baja comparada con la de la mayoría de los otros hongos, por lo que su contribución al transporte de nutrientes y agua es mayor que su contribución al ciclaje. Los HMA son capaces de transportar nitrógeno (N) en forma del ion amonio (NH₄⁺) a su planta hospedera lo que reduce la pérdida de N del suelo por procesos de lixiviación o desnitrificación (Cavagnaro et al., 2012), también pueden aumentar la actividad de las enzimas fosfatasas en la rizósfera (Bagyaraj et al., 2015); y a cambio de todo ello, la planta hospedera cede carbono (C) a los HMA (Johnson, 2010).

Los HMA son conocidos por su capacidad para influenciar a otras comunidades microbianas del suelo (Linderman, 1988; Barea et al., 2002; Johansson et al., 2004; Artursson et al., 2006; Bending et al., 2006). Interactúan con dos grandes grupos de microorganismos; saprofitos y simbiontes, a través de los exudados liberados por las hifas (Toljander et al., 2007) y se ven involucrados en el desarrollo de diversos procesos ecosistémicos clave (Barea et al., 2002).

Además, son capaces de realizar el transporte de nutrientes como el fósforo (P) (Larsen et al., 2015), también son considerados menos palatables para los organismos de la fauna edáfica que los hongos saprotrófos por lo que son menos depredados (Larsen et al., 2008).

Los hongos de vida libre y los hongos micorrizógenos arbusculares, son organismos altamente sensibles a un disturbio, los últimos se encuentran asociados directamente con las raíces de las plantas, por lo que al afectarse la comunidad vegetal la abundancia de este grupo también disminuye dramáticamente (Larsen et al., 2008).

1.5.3. Cuantificación de las comunidades microbianas del suelo

Al igual que la comunidad vegetal, las comunidades de microorganismos son afectadas por los cambios ambientales derivados de la apertura de claros y capaces de modificar las características físicas y químicas del suelo. De esta manera, los cambios en las propiedades físicas y químicas derivadas de los cambios en la composición de la cobertura vegetal provocados por disturbios pueden provocar alteraciones en las comunidades microbianas que, a su vez pueden afectar sus roles funcionales en el ecosistema, como su importancia en el ciclaje de nutrientes (Flores-Rentería, 2015).

Pietikäinen y Fritze (1995) sugirieron que la capacidad de los microorganismos para colonizar el suelo (factor determinado por las características biológicas de cada grupo), puede ser considerada como un elemento determinante en la estructura de la comunidad durante la regeneración. Sin embargo, el estudio de estos organismos resulta en un reto importante debido a la dificultad técnica para estudiar estas comunidades, ya que pocas veces son cultivables en condiciones de laboratorio..

Una de las técnicas más utilizadas es la determinación de ácidos grasos. Los ácidos grasos son importantes constituyentes de las células y se dividen en dos grandes grupos; los ácidos grasos neutros (NLFA's) y los ácidos grasos fosfolipídicos (PLFA's).

Los ácidos grasos fosfolipídicos, son constituyentes de la membrana celular y han sido utilizados para describir la estructura de las comunidades microbianas en el suelo y como un indicador de la biomasa. Además, son considerados una herramienta para evaluar el efecto de los cambios en las condiciones del suelo causados por contaminación y prácticas de manejo. Por otro lado, los ácidos grasos neutros, son indicadores del almacenamiento de energía y del estado nutricional de los organismos en el suelo (Olsson, 1999).

Se han determinado biomarcadores específicos por grupo funcional de microbiota, por ejemplo, el ácido 16:1 ω 5 se puede utilizar como un bioindicador de los HMA debido a su alta especificidad (Olsson, 1999), es considerado el ácido

graso dominante en el almacén de lípidos para estos hongos (Gavito y Olsson, 2003), encontrándose en una proporción de hasta el 43% (Olsson et al., 1995).

En el caso de las bacterias se han utilizado más de 300 ácidos grasos para cuantificar la presencia de diferentes grupos funcionales en el suelo (Sasser, 1990). Se han caracterizado ácidos grasos correspondientes a cada grupo, siendo los ácidos i15:0, i16:0, i16:0, a16:0, i17:00, a17:0 para las bacterias Gram⁺, 16:02OH, c17:0, 19:0ω8c para las bacterias Gram⁻, y los ácidos 17:010 methyl, 18:1ω7c11 methyl, 18:010 methyl-TBSA para actinobacterias, los más representativos (Baath, 2003).

En el caso de los hongos saprótrofos se han utilizado los ácidos 18:1ω9c y 18:2ω6,9 como característicos de este grupo.

Kulmatiski y Bear (2011) reportaron a los ácidos 20:0, 22:0, 22:0 2OH, 23:0, 23:0 2OH, 24:0, 25:0, 28:0 y 30:0 como representativos de grupos de organismos microeucariontes. Sin embargo, la información que se ha recopilado es poca y muy diversa, estos marcadores han sido asociados a grupos de microorganismos como hongos del Phylum Chytridiomycota, protistas y algunos invertebrados microscópicos.

I.6. Enfoque integral de la regeneración natural

El estudio de los ecosistemas terrestres se ha abordado tradicionalmente desde una perspectiva en la que se aísla a los subsistemas epigeo e hipogeo. Un enfoque integral resulta fundamental para la generación de estrategias de recuperación después de un disturbio con base en las dinámicas intrínsecas entre sus subsistemas. Las comunidades epigeas e hipogeas pueden funcionar como fuertes impulsores mutuos, con relaciones tanto positivas como negativas (Wardle et al., 2004).

La comunidad de plantas es capaz de proveer el carbono orgánico que requiere el subsistema hipogeo, así como los recursos para los organismos asociados a las raíces dentro de los que destacan los herbívoros, patógenos y organismos simbiotes. Por su parte, el subsistema hipogeo o sistema desintegrador puede degradar la materia orgánica y regular indirectamente el crecimiento y la composición de la comunidad de plantas al determinar el suministro disponible de nutrientes en el suelo. Además, son los organismos asociados a las raíces los que tienen una influencia mayor sobre las plantas, al modificar la calidad, dirección y el flujo de energía y nutrientes entre ellos (Wardle et al., 2004).

Wardle et al. (2004) propusieron que la comunidad de plantas puede funcionar como un conector para entender los mecanismos de interacción que existen entre ambos subsistemas. Sin embargo, también resaltan que la direccionalidad de las interacciones depende tanto de la escala como del contexto en el que sean evaluadas, ya que éstas pueden ser modificadas espacial y temporalmente. Las especies de plantas influyen diferencialmente en los procesos del suelo, por ejemplo, en su aporte de materia orgánica, en la disponibilidad de nutrientes y en la composición de la comunidad microbiana. Esta influencia puede resultar tanto en efectos positivos como negativos que a su vez tienen una relación directa sobre las funciones del ecosistema (Bezemer et al., 2006).

La importancia de los diferentes factores que se pueden modificar en alguno de los subsistemas puede variar durante procesos como la regeneración natural.

Por ejemplo, el contenido de agua del suelo tiene un fuerte impacto en el banco de semillas durante las etapas más tempranas de la regeneración, mientras que en las etapas de regeneración más avanzadas la disponibilidad de luz es el factor más importante (Chazdon y Uriarte, 2016). En los últimos años se han utilizado modelos conceptuales para entender los cambios en las comunidades a lo largo del tiempo en procesos sucesionales, este tipo de acercamiento permite evaluar múltiples relaciones y describir procesos altamente complejos (Jackson et al., 2001; Redford y Fierer, 2009).

En particular, en el proceso de regeneración natural en claros se han identificado variaciones en ambos subsistemas. Trabajos previos han evaluado este proceso, pero no hay registros de estudios en los que se aborde desde un enfoque integral y en una escala temporal mayor y más aún para microorganismos como los que componen el subsistema hipogeo. Resulta necesaria la generación de estrategias que promuevan la regeneración natural en áreas con fuerte impacto antropogénico (Poorter et al., 2016). Los programas gubernamentales, las políticas públicas y las organizaciones civiles de conservación requieren de conocimiento científico sólido que ayude a fundamentar las estrategias para mantener lo que queda y recuperar lo que se ha perdido o degradado de los bosques tropicales. Este estudio busca entender la dinámica en los subsistemas epigeo e hipogeo en un gradiente de regeneración natural en el BTP con el objetivo de entender de manera integral el desarrollo de este proceso complejo.

II. OBJETIVOS

II.1. Objetivo general

Realizar una evaluación integral del proceso de regeneración natural de claros en comunidades por encima y debajo del suelo.

II.2. Objetivos particulares

Caracterizar la estructura y composición de la comunidad vegetal en un gradiente de regeneración natural del BTP construido a partir de una secuencia de claros de diferentes etapas.

Describir las propiedades físicas y químicas del suelo en un gradiente de regeneración natural del BTP.

Estimar la biomasa microbiana en el gradiente de regeneración natural del BTP.

Relacionar los cambios en la composición de la microbiota del suelo con el las etapas del proceso de regeneración.

Analizar la biomasa microbiana en función de las propiedades físicas y químicas del suelo.

Identificar las relaciones entre la etapa de regeneración de claros y los cambios asociados al proceso de regeneración natural en la comunidad de plantas y las propiedades físicas, químicas y biológicas del suelo.

Construir un modelo integrativo para entender los factores e impulsores del proceso de regeneración natural posterior a la apertura natural de claros en el BTP.

III. HIPÓTESIS

III.1. Estructura de la comunidad vegetal

III.1.1. El cambio en las condiciones ambientales y en la disponibilidad de nutrientes tras la apertura de un claro modifican la estructura y composición de la comunidad de plantas. En los claros recién formados dominarán las formas de vida herbáceas y arbustivas mientras que en los claros más antiguos y en los sitios de referencia lo harán las arbóreas.

III.1.2. Al ser la disponibilidad de luz es un factor que afecta el desarrollo del proceso de regeneración natural, durante las primeras etapas de la regeneración habrá mayor disponibilidad lumínica y dominarán las especies más demandantes de este recurso.

III.1.3. La riqueza de la comunidad vegetal presentará un aumento, es decir un comportamiento como el establecido por la Hipótesis del Disturbio Intermedio; en consecuencia, se espera que los valores de riqueza de especies aumenten con el tiempo hasta llegar a un punto máximo y tiendan a disminuir.

III.1.4. El área basal es un descriptor de la etapa de regeneración, por lo que conforme avancen las etapas de regeneración ésta incrementará.

III.1.5. Con base en los requerimientos de cada especie, se espera que aquellas especies dominantes en los claros durante las primeras etapas no lo serán en los sitios de referencia.

III.2. Propiedades físicas, químicas y biológicas del suelo

III.2.1. Las propiedades físicas y químicas del suelo serán modificadas desde la apertura del claro y a lo largo del gradiente de regeneración como se hipotetiza a continuación:

III.2.1.a. Humedad: La humedad relativa del suelo será mayor conforme la apertura del dosel disminuya con las etapas de regeneración.

III.2.1.b. Nutrientes: El proceso de regeneración natural tendrá un efecto directo sobre la acumulación y disponibilidad de nutrientes en el suelo. Por lo que la materia orgánica del suelo y la disponibilidad de nutrientes serán mayores en las etapas iniciales de la regeneración e irán disminuyendo conforme avanzan las etapas de regeneración, debido al aporte de nuevos recursos proveniente del árbol caído y hojarasca de los alrededores.

III.2.1.c. pH: El pH cambia en los procesos sucesionales. Los valores de pH se irán acidificando conforme avanza la etapa de regeneración debido a la actividad enzimática de descomposición de los organismos del suelo. Además, el pH tendrá un efecto directo en la abundancia de la comunidad microbiana; a pH básicos y etapas tempranas de la regeneración dominará la comunidad de bacterias y a pH ácidos y etapas tardías de la regeneración la comunidad de hongos, por la capacidad de resistencia celular de cada grupo.

II.2.2. Comunidad de microorganismos: Habrá una respuesta diferencial a lo largo de las etapas de regeneración en la dominancia de los grupos de microbiota. La composición de la comunidad será dominada por bacterias en las primeras etapas y después por hongos, ya que las bacterias tienen la capacidad enzimática de aprovechar los recursos derivados de un disturbio, y los hongos la capacidad de degradar compuestos químicos remanentes de mayor complejidad química estructural.

III.3. Relaciones entre el subsistema hipógeo y el subsistema epigeo

El proceso de regeneración implica cambios en las condiciones del microhábitat, la disponibilidad de recursos y en la estructura y composición de la comunidad vegetal a lo largo del tiempo que suponen cambios en la comunidad microbiana del suelo.

En este trabajo se plantearon una serie de hipótesis (**Tabla 1**) las cuales se pusieron a prueba través en un modelo conceptual construido *a priori* con base en la información recabada en la literatura (**Figura 5**). En el modelo construido *a priori* se establecieron una serie de relaciones, que proponen patrones reportados en trabajos previos, en donde la etapa de regeneración tiene un efecto directo sobre la

incidencia de luz y la radiación solar. La incidencia de luz, al ser un recurso limitante en el BTP afecta directamente la composición de la comunidad de las especies de plantas, lo que finalmente tiene un efecto tanto en las propiedades físicas y químicas del suelo, como en la composición de la comunidad microbiana.

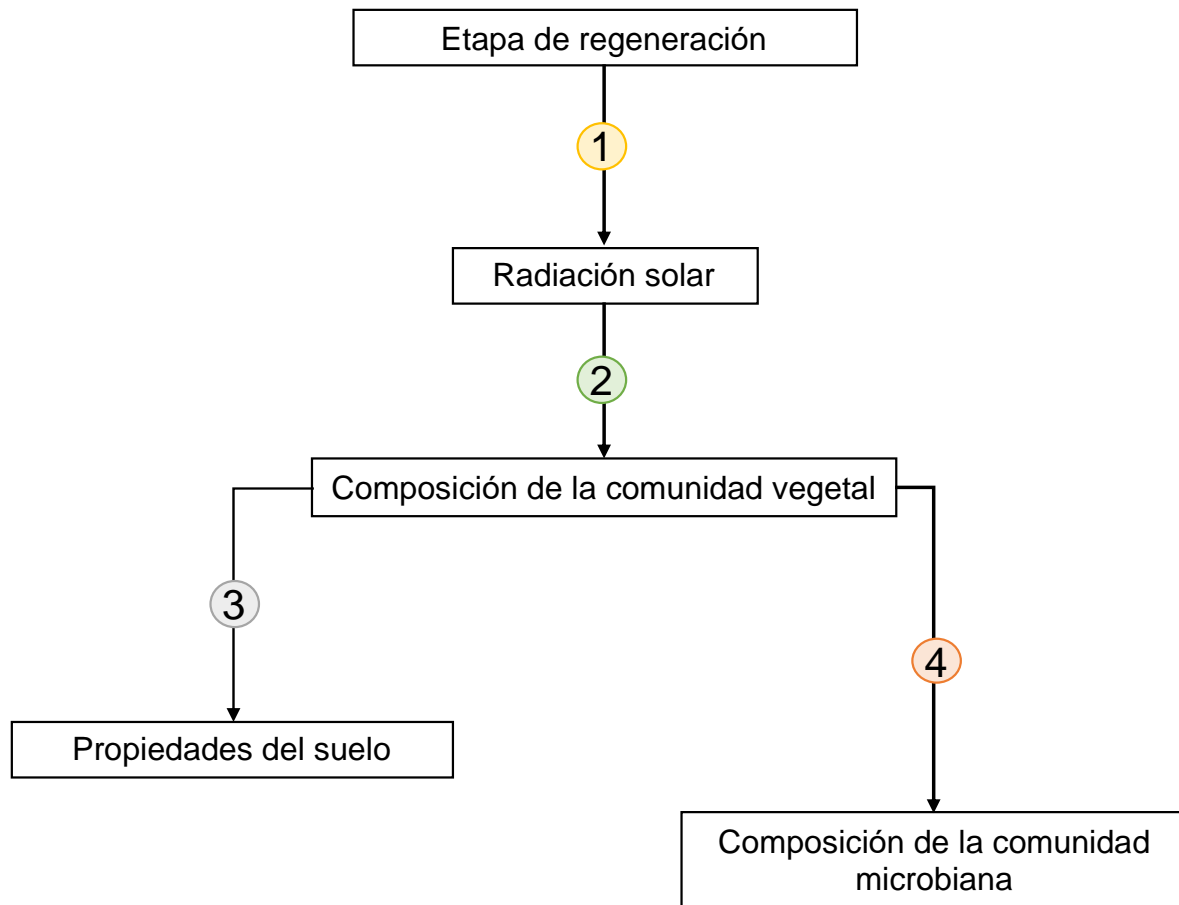


Figura 5. Diagrama hipotético construido *a priori* del desarrollo del proceso de regeneración natural en claros del bosque tropical perennifolio en Los Tuxtlas, Veracruz. Los números corresponden a las hipótesis señaladas en la **Tabla 1**.

Tabla 1. Hipótesis de los mecanismos relacionados con el proceso de regeneración natural en el modelo construido *a priori*.

Patrón	Hipótesis
1	La luz presenta un comportamiento negativo en relación con la etapa de regeneración, es decir a etapa más avanzada menor incidencia lumínica dentro del claro (Uhl, 1987; Saldarriaga y Luxmoore, 1991; Selaya et al., 2007; Kuijk et al., 2008).
2	La comunidad vegetal estará influenciada directamente por la luz. La riqueza de especies llegará a un punto máximo y después disminuirá, como lo propuesto por la hipótesis del disturbio intermedio (Brown y Parker, 1994; Canham et al., 1994; Kabakoff y Chazdon, 1996; Oliver y Larson, 1996).
3	La comunidad vegetal tendrá un impacto directo sobre las propiedades físicas y químicas del suelo. En los sitios con mayor riqueza de especies se espera un mayor aporte de materia orgánica y un aumento en las formas disponibles de nutrientes. El pH se verá modificado a lo largo del gradiente, tendiendo a acidificarse conforme este avanza debido a la transformación de las formas disponibles de nutrientes por la actividad enzimática de los microorganismos (Brokaw, 1985; Denslow et al., 1998; van der Kamp, 2009; Offiong et al., 2015).
4	Las propiedades del suelo y la comunidad vegetal tendrán un efecto directo en la dominancia de los grupos de microbiota. Por ello se espera que la composición de la comunidad será dominada por bacterias en las primeras etapas y después por hongos, ya que se encuentran directamente influenciados por las condiciones de pH y por las especies de plantas con las que pueden asociarse (Rousk et al., 2009; van der Kamp, 2009; Offiong et al., 2015).

IV. MÉTODO

IV.1. Zona de estudio

Los sitios de estudio se ubican dentro de la Estación de Biología Tropical de Los Tuxtlas del Instituto de Biología de la UNAM; estos sitios son representativos de la vegetación original que cubría toda la sierra (Estrada y Coates-Estrada, 1983). La Estación se ubica dentro de la Reserva de la Biosfera de Los Tuxtlas al suroeste del estado de Veracruz (**Figura 6**). Sus coordenadas geográficas son: 18°10' y 18°45' N y 94°42' y 95°27' O. Su ubicación específica ocurre en los municipios de Ángel R. Cabada, Catemaco, Mecayapan, Pajapan, San Andrés Tuxtla, Santiago Tuxtla, Sontecomapan y Tatahuicapan de Juárez (IBUNAM, 2016).

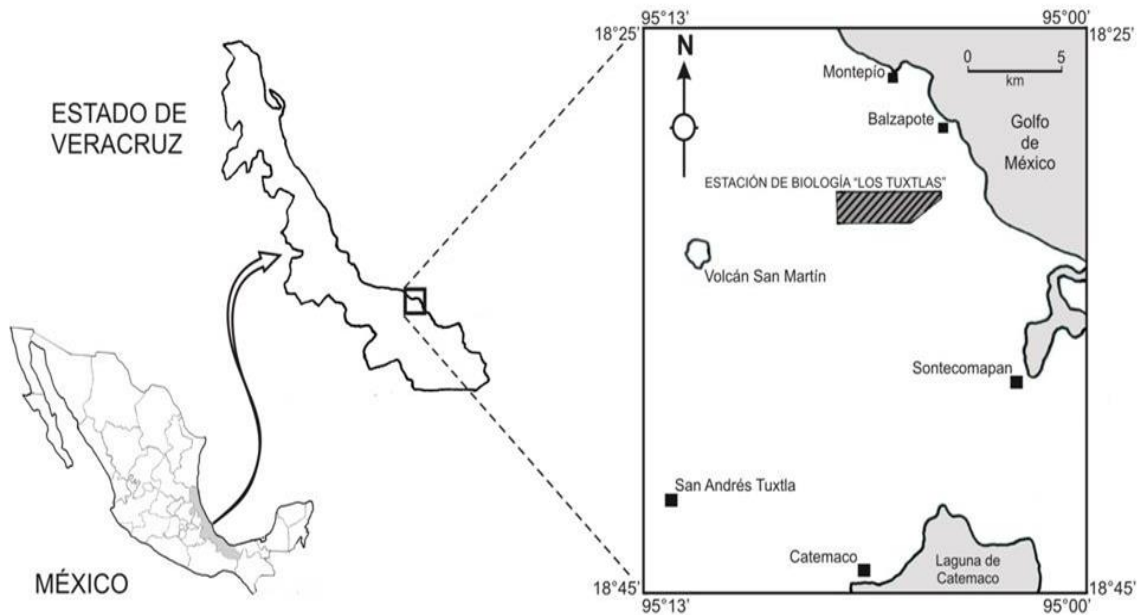


Figura 6. Estación de Biología Tropical de Los Tuxtlas, IBIUNAM. Tomada de Flores et al., 2014.

IV.1.1. Clima

El clima de la región es cálido-húmedo (Aw), el promedio de temperatura máxima es de 24.3°C y temperatura mínima de 21.5°C, con una precipitación media anual mayor a 4500 mm. Aún cuando hay un régimen de precipitación constante durante todo el año (**Figura 7**), se presenta una estacionalidad; de los meses de junio a febrero es considerada la temporada de lluvias y de marzo a mayo la época de secas. El mes más seco es abril (IBUNAM, 2016).

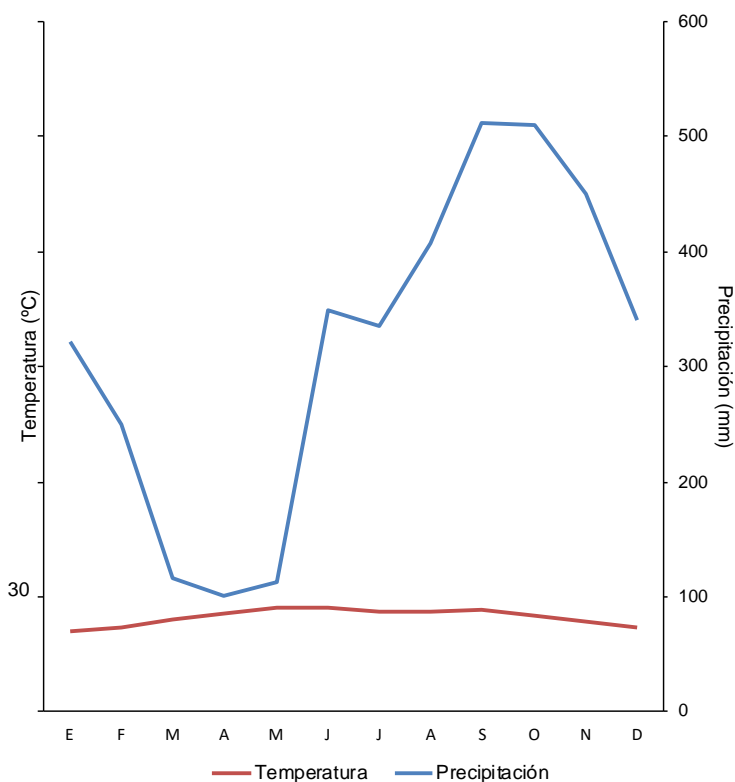


Figura 7. Diagrama ombrotérmico. Datos obtenidos de la Estación Climatológica de la Estación de Biología Tropical Los Tuxtlas, 1996-2015. La línea roja representa la temperatura y la línea azul la precipitación.

IV.1.2. Vegetación

El tipo de vegetación de la Estación es bosque tropical perennifolio (Miranda y Hernández-X., 1963) con una estructura vertical definida; el dosel presenta alturas entre 20 y 45 m (Ibarra-Manríquez et al., 1997). La especie más común en el sotobosque es la palma *Astrocaryum mexicanum*, mientras que en el estrato medio

se encuentra a *Pseudolmedia oxyphyllaria* y como la dominante en el dosel a *Nectandra ambigens* (Bongers et al., 1988). El 50% de las plantas que se encuentran en esta zona son palmas (Ibarra-Manríquez et al., 1997).

IV.1.3. Suelo

El suelo que se encuentra dentro de la Reserva es de origen volcánico de composición basáltica y andesítico-basáltica, con un horizonte superficial oscuro formado principalmente por materia orgánica en descomposición (Buringh, 1979; Krasilnikov, 2013). La densidad aparente de estos suelos es baja ($<0.85 \text{ cm}^3\text{g}^{-1}$) debido a que las cenizas volcánicas son material ligero (van Bremen y Buurman, 1998). El tipo de suelo en las partes altas de la Estación es andosol, mientras que en la parte baja es alfisol (Flores-Delgadillo et al., 1999).

IV.2. Diseño experimental

Se seleccionaron 15 claros en un gradiente de regeneración natural dentro de la Estación de Biología Tropical Los Tuxtlas, Veracruz (**Figura 9**) los cuáles fueron clasificados en una escala de regeneración natural que va de la etapa 1 a la etapa 15 (**Figura 8, Tabla 2**), en donde 1 es la etapa de regeneración menos avanzada desde la apertura del claro y 15 es la etapa de regeneración más avanzada. La clasificación en las diferentes etapas se realizó con base en cinco criterios evaluados al momento del muestreo en campo:

1. Con base en la apertura del dosel, en donde la mayor apertura la presenta el claro de la etapa 1 y la menor el claro de la etapa 15.
2. Con base en el grado de descomposición del árbol caído, en donde el grado de descomposición más bajo lo presenta el claro de la etapa 1 y el grado de descomposición más alto el claro de la etapa 15 (Cañadas et al., 2017).
3. Con base en la acumulación de materia orgánica del suelo, en donde la mayor acumulación se presentó en las primeras etapas y la menor en etapas más avanzadas.

4. Con base en la composición de especies vegetales (**Tabla 1**), se seleccionaron algunas especies indicadoras de la etapa de regeneración. Las plántulas del árbol *Heliocarpus appendiculatus* se utilizaron como referencia de etapas iniciales al ser una especie que necesita de la apertura de un claro para germinar; por otro lado, la especie *Nectandra ambigens* se utilizó como indicadora de etapas avanzadas de regeneración al ser una especie asociada a dosel cerrado (Bongers et al., 1988).
5. Con base en las observaciones en campo y en la amplia experiencia de nuestro guía Praxedis Sinanca quien identificó el estado del desarrollo de las especies de plantas registradas en cada claro y tenía un registro de años anteriores del área del estudio.

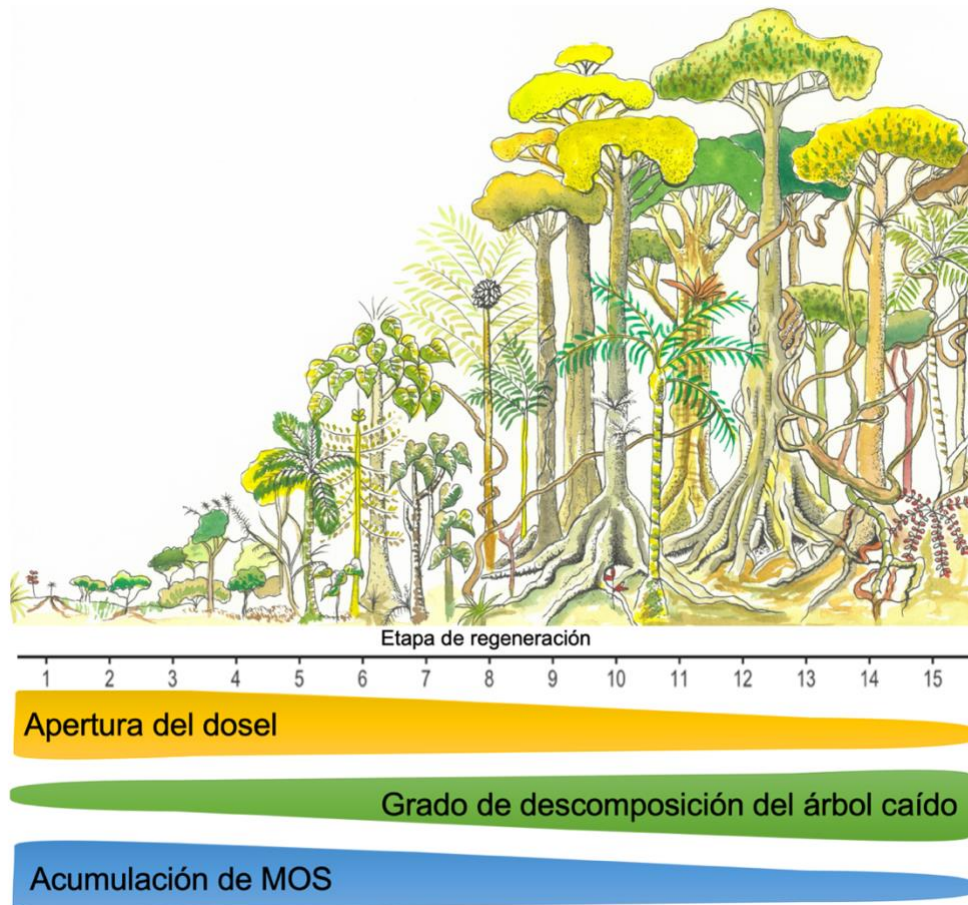


Figura 8. Criterios de clasificación en campo para asignar las etapas de regeneración de los claros seleccionados. El ancho de las áreas en color indica la mayor proporción en la variable señalada.

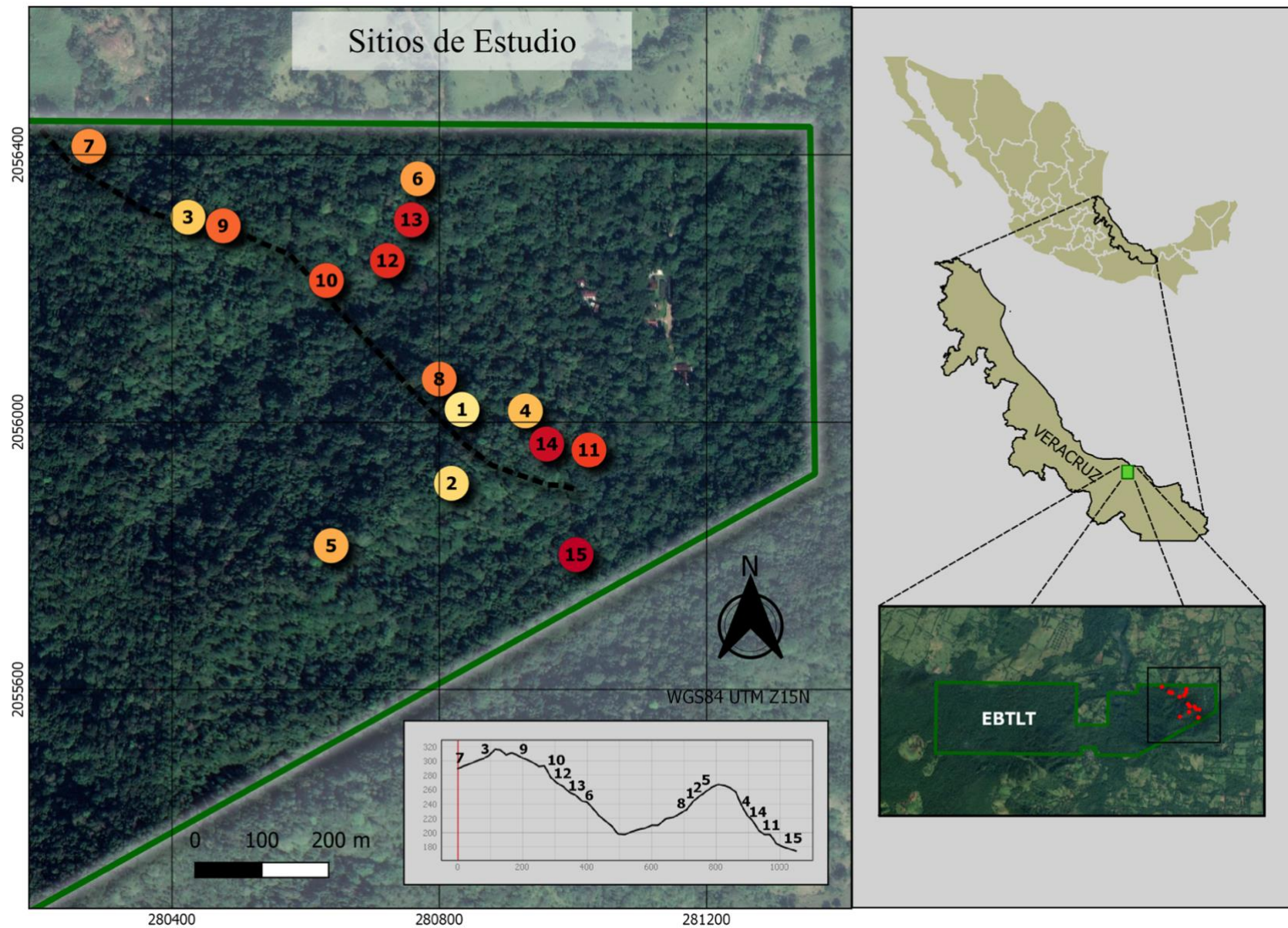


Figura 9. Mapa de los claros seleccionados en el gradiente de regeneración. Los números y la intensidad del color de los círculos corresponden a la etapa de regeneración aproximada. La línea verde representa el polígono de la Estación de Biología Tropical Los Tuxtlas (EBTLT) del Instituto de Biología, UNAM, Veracruz, México. Elaborado con QGIS, 2020.

En cada claro se midió el área total y se determinó la pendiente y su orientación. Dado que los claros eran de diferente área, se trazó un cuadro de 5 × 5 m en el centro de cada uno para uniformizar las mediciones que se hicieron en todos ellos. Se marcó una diagonal de esquina a esquina del cuadro en la que se tomaron muestras de suelo de los primeros 20 cm en las esquinas y en el centro. El mismo cuadro y método de muestreo se siguieron para los sitios de referencia de cada claro, los cuales se seleccionaron por su cercanía y similitud en pendiente de forma pareada en las zonas de dosel cerrado o bosque maduro (Vitousek y Denslow, 1986). El muestreo se realizó durante el mes de mayo de 2019.

Tabla 2. Características generales de los claros seleccionados en la Estación de Biología Tropical de Los Tuxtlas, Veracruz, México.

Etapa de regeneración	Altitud (msnm)	Pendiente (°)	Área (m ²)	Composición de especies de plantas
1	246	35	78	<i>Poulsenia armata, Astrocaryum mexicanum, Chamaedorea oblongata, Faramaea occidentalis, Nectandra globosa, Omphalea oleifera, Psychotria chiapensis, Reinhardtia gracilis, Swartzia guatemalensis, Virola guatemalensis</i>
2	272	80	310	<i>Astrocaryum mexicanum, Chamaedorea oblongata, Arrabidaea florida, Chamaedorea ernesti-augusti</i>
3	297	70	86	<i>Omphalea oleifera, Astrocaryum mexicanum, Dieffenbachia seguine, Calatola laevigata, Chamaedorea concolor, Costus scaber, Eugenia acapulcensis, Jacaratia dolichaula, Licaria capitata, Myriocarpa longipes, Spathiphyllum cochlearispathum</i>
4	211	25	94	<i>Spondias radlkoferi, Heliocarpus appendiculatus, Astrocaryum mexicanum, Cecropia obtusifolia, Costus scaber, Dalechampia scandens, Koanophyllon pittieri, Passiflora ambigua, Paullinia pinnata, Siparuna thecaphora, Smilax domingensis, Solanum schlechtendalianum, Spathiphyllum cochlearispathum, Turpinia occidentalis</i>
5	323	70	236	<i>Astrocaryum mexicanum, Tradescantia zanonía, Acalypha skutchii, Anthurium schlechtendalii, Hampea nutricia, Licaria capitata, Monstera deliciosa, Piper hispidum, Calatola laevigata, Cecropia obtusifolia, Cupania glabra, Pouteria durlandii, Psychotria chiapensis, Trophis mexicana</i>
6	207	70	156	<i>Astrocaryum mexicanum, Dieffenbachia seguine, Anthurium schlechtendalii, Bactris trichophylla, Chamaedorea ernesti-augustii, Monstera deliciosa, Pseudolmedia glabrata, Quararibea funebris, Rhodospatha wendlandii, Syngonium podophyllum</i>
7	306	74	526	<i>Astrocaryum mexicanum, Cecropia obtusifolia, Licaria capitata, Trophis mexicana, Carica papaya, Cissus gossypiifolia, Heliocarpus appendiculatus, Piper aequale, Siparuna thecaphora, Acalypha skutchii, Aphananthe monoica, Cestrum nocturnum, Chamaedorea oblongata, Cymbopetalum baillonii, Dieffenbachia seguine, Dioscorea galeottiana, Faramaea occidentalis, Inga jinicuil, Ipomea philomega, Koanophyllon pittieri, Lunania mexicana, Parathesis konzattii, Paullinia pinnata, Phytolacca rivinoides, Psychotria faxlucens, Renealmia mexicana, Rinorea guatemalensis, Rivina humilis, Salacia megistophylla, Solanum schlechtendalianum, Spondias radlkoferi, Tabernaemontana alba, Turpina occidentalis, Virola guatemalensis</i>
8	234	10	382	<i>Astrocaryum mexicanum, Acalypha skutchii, Piper aequale, Chamaedorea oblongata, Psychotria simiarum, Rinorea guatemalensis, Trichilia breviflora, Trophis mexicana, Ampelocera hottlei, Bactris trichophylla,</i>

				<i>Chamaedorea alternans, Croton shideanus, Cymbopetalum baillonii, Pleuranthodendron lindenii, Rhodospatha wendlandii, Spathiphyllum cochlearispathum, Garcinia intermedia</i>
9	273	50	96	<i>Astrocaryum mexicanum, Dendropanax arboreus, Chamaedorea oblongata, Chamaedorea ernesti-augustii, Stemmadenia donnell-smithii, Cecropia obtusifolia, Chamaedorea alternans, Costus scaber, Fareaea occidentalis, Garcinia intermedia, Guarea bijuga, Omphalea oleifera, Poulsenia armata, Reinhardtia gracilis, Sideroxylon portoricense, Solanum schlechtendalianum, Trophis mexicana, Vochysia guatemalensis</i>
10	205	60	107	<i>Astrocaryum mexicanum, Chamaedorea oblongata, Poulsenia armata, Brosimum alicastrum, Licaria capitata, Lycianthes nitida, Monstera acuminata, Nectandra ambigens, Neurolaena lobata, Piper aequale, Piper hispidum, Psychotria limonensis, Rhodospatha wendlandii, Spathiphyllum cochlearispathum, Trichilia breviflora, Trophis mexicana</i>
11	186	30	220	<i>Astrocaryum mexicanum, Schaueria calycobractea, Acacia hayesii, Ampelocera hottlei, Cecropia obtusifolia, Cymbopetalum baillonii, Diospyros digyna, Koanophyllon pittieri, Myriocarpa longipes, Piper hispidum, Poulsenia armata, Spathiphyllum cochlearispathum, Stemmadenia donnell-smithii, Swartzia guatemalensis, Syngonium podophyllum</i>
12	194	40	290	<i>Astrocaryum mexicanum, Poulsenia armata, Trophis mexicana, Acalypha skutchii, Ardisia compressa, Bactris trichophylla, Chamaedorea alternans, Chamaedorea ernesti-augustii, Cymbopetalum baillonii, Cynometra retusa, Dendropanox arboreus, Guarea glabra, Ilex valeri, Neurolaena lobata, Paullinia pinnata, Pseudolmedia glabrata, Pterocarpus rahrii, Reinhardtia gracilis, Rinorea guatemalensis, Spathiphyllum cochlearispathum</i>
13	197	10	285	<i>Myriocarpa longipes, Rhodospatha wendlandii, Pseudolmedia glabrata, Spathiphyllum cochlearispathum, Spondias radlkoferi, Acalypha diversifolia, Alchornea latifolia, Astrocaryum mexicanum, Bactris trichophylla, Chamaedorea oblongata, Heliconia uxpanapensis, Poulsenia armata, Renealmia mexicana, Trophis mexicana</i>
14	202	30	115	<i>Brosimum alicastrum, Astrocaryum mexicanum, Psychotria chiapensis, Acalypha skutchii, Aphelandra aurantiaca, Citharexylum hexangulare, Omphalea oleifera, Poulsenia armata, Pterocarpus rohrii, Spathiphyllum cochlearispathum, Swartzia guatemalensis, Trophis mexicana</i>
15	199	60	423	<i>Koanophyllon pittieri, Rollinia mucosa, Brosimum alicastrum, Dendropanax arboreus, Heliocarpus appendiculatus, Piper hispidum, Siparuna thecaphora, Tetrorchidium rotundatum, Acalypha skutchii, Astrocaryum mexicanum, Lantana camara, Piper peltatum, Pseudolmedia glabrata, Psychotria chiapensis, Solanum schlechtendalianum, Trema micrantha, Vernonanthura patens, Zanthoxylum kellermanii</i>

IV.3. Variables asociadas a la estructura de la comunidad vegetal

IV.3.1. Determinación de la incidencia lumínica

Con el objetivo de determinar la apertura del dosel y la incidencia de luz en los claros, se tomaron fotografías hemisféricas con un lente de ojo de pescado con una apertura de 180° en el centro de cada sitio. Las imágenes se tomaron por la mañana (antes de las 9 h) a una altura de 0 y 30 cm sobre el nivel del suelo, estas dos alturas permiten realizar la determinación evitando la influencia de la densidad de las especies de plantas del sitio (Montgomery y Chazdon, 2002).

Las imágenes fueron analizadas con el software Gap Light Analyzer (GLA) v. 2.0 (Frazer et al., 1999), que es capaz de transformar las imágenes a blanco y negro y generar el umbral óptimo para diferenciar entre el cielo y la vegetación a través de un análisis de píxeles. Para cada imagen optimizada, el programa calcula un set de variables relacionadas con la luz ambiental y la estructura del dosel. Para ello, requiere la latitud, longitud, altitud, temporada de crecimiento, pendiente y las coordenadas exactas de cada sitio. Con esta información el programa simula la cantidad potencial de luz que podría llegar a cierto punto en el suelo de cada sitio y así mismo requiere de una serie de variables de salida, como el índice de área foliar, la apertura del dosel y la luz total transmitida, entre otras (Quevedo et al., 2015).

Debido a que la luz ha sido propuesta como el recurso limitante para la comunidad de plantas en el BTP, es la única variable que será analizada y abordada en este capítulo.

IV.3.2. Identificación taxonómica

Se registraron todos los individuos enraizados con un diámetro a la altura del pecho (DAP) ≥ 2.5 cm y una altura total mayor a 30 cm en el cuadro de 25 m² en el centro de cada sitio. El registro incluyó identidad taxonómica, diámetro a la altura de pecho (cm) y cobertura de la copa (cm²).

La identificación de las especies vegetales se realizó directamente en campo, con la ayuda del parataxónomo Praxedis Sinaca Colín. Los nombres de las especies siguen las reglas de nomenclatura del catálogo ilustrado de especies del Departamento de Botánica del Instituto de Biología, UNAM (<http://datosabiertos.unam.mx/IBUNAM:MEXU:102886>, consultada en agosto del 2019) y de los listados de especies reportados para la EBTLT (Ibarra-Manríquez y Sinaca, 1995, 1996a, 1996b; Delgadillo, 2006).

Las especies registradas fueron asignadas a tres categorías de acuerdo con la clasificación en grupos ecológicos propuesta por la literatura: pionera (P), tolerante a la sombra (TS) y lianas (L) (Hill y Curran, 2003; Sánchez-Gallen, 2011).

IV.3.3. Índice de Valor de Importancia

Para jerarquizar la dominancia de cada especie por sitio se calculó el Índice de Valor de Importancia (IVI) considerando solamente la dominancia y densidad relativa (Zarco-Espinosa et al., 2010):

$$IVI = \text{Dominancia relativa} + \text{Densidad relativa}$$

La dominancia relativa se calculó de la siguiente manera:

$$\text{Dominancia relativa} = \frac{\text{Dominancia absoluta por especie}}{\text{Dominancia absoluta de todas las especies}} \times 100$$

En donde:

$$\text{Dominancia absoluta} = \frac{\text{Cobertura de una especie}}{\text{Área muestreada}}$$

La densidad relativa se estimó de la siguiente manera:

$$\text{Densidad relativa} = \frac{\text{Densidad absoluta por cada especie}}{\text{Densidad absoluta de todas las especies}} \times 100$$

En donde:

$$\text{Densidad absoluta} = \frac{\text{Número de individuos de una especie}}{\text{Área muestreada}}$$

IV.3.4. Curvas de rango abundancia

Se realizaron curvas de rango-abundancia para identificar las diferencias estructurales en la composición de la comunidad para cada uno de los sitios (Whitaker, 1986).

IV.3.5. Índices de diversidad verdadera

Se obtuvieron los índices de diversidad verdadera de orden 0, 1 y 2 (Jost, 2006), con el objetivo de cuantificar la diversidad de cada sitio mediante el número efectivo de especies, utilizando la siguiente fórmula:

$$qD \equiv \left[\sum P_i^q \right]^{-\frac{1}{q}}$$

El orden q de una medida de diversidad indica su sensibilidad a la rareza de las especies. La diversidad de orden cero ($q = 0$: 0D) es insensible a las diferencias relativas de las especies, es una medida directa de la riqueza de especies. La diversidad de orden uno ($q = 1$: 1D) es poco sensible a las especies raras, por lo que se conoce también como un índice que representa a las especies comunes de un sitio. Finalmente, la diversidad de orden dos ($q = 2$: 2D) es altamente sensible a las especies raras (Jost y Gónzales-Oreja, 2012). Además, se utiliza P_i , es decir la abundancia relativa de las especies.

IV.4. Propiedades físicas, químicas y biológicas del suelo

Para este estudio se usaron las muestras obtenidas en campo como se especificó (ver pág. 37). Los análisis de las propiedades físicas y químicas del suelo se llevaron a cabo en el laboratorio de Agua y Suelo Sustentables del Instituto de Investigaciones en Ecosistemas y Sustentabilidad, UNAM, Morelia.

IV.4.1. Humedad del suelo

Para cada muestra se calculó la humedad del suelo pesando 3 g y secándolo en un horno a 75°C durante 48 horas; el contenido hídrico fue calculado por el método gravimétrico:

$$\text{Humedad del suelo} = \frac{\text{Peso húmedo} - \text{Peso seco}}{\text{Peso seco}} \times 100$$

IV.4.2. pH

El pH activo del suelo se determinó con un potenciómetro calibrado, en una solución 1:10 p/v usando agua desionizada y 5 g de suelo, después de agitar por 30 min.

IV.4.3. Porcentaje de materia orgánica

Para la determinación del porcentaje de materia orgánica en el suelo, se utilizó el método de Walkley y Black (1946) en el cual el ácido crómico oxida las formas activas de carbono orgánico en el suelo, pero no las formas inertes. Se utilizaron las muestras de suelo refrigeradas y pulverizadas.

IV.4.4. Nutrientes disponibles en el suelo

La determinación de ortofosfatos (PO_4^-) se realizó con la solución extractora de Mehlich III (Mehlich, 1984); posteriormente los extractos se pasaron a través de papel filtro Whatman 42 y se leyeron en un autoanalizador III-Bran+Luebbe

(Technicon Industrial System, 1977), después de desarrollar el color con molibdato de amonio.

La determinación de las formas disponibles de nitrógeno, nitratos y amonio (NO_3^- y NH_4^+), se llevó a cabo mediante la técnica de Robertson et al. (1999), en donde se utiliza KCl como solución extractora. Posteriormente los extractos se pasan a través de papel filtro Whatman 1 y se leen en un autoanalizador III-Bran+Luebbe (Technicon Industrial System, 1977).

IV.4.5. Extracción y cuantificación de ácidos grasos

La extracción y cuantificación de ácidos grasos se desarrolló en el Laboratorio Nacional de Innovación Ecotecnológica para la Sustentabilidad (LANIES) del Instituto de Investigaciones en Ecosistemas y Sustentabilidad, UNAM, con la técnica de fraccionamiento de lípidos modificada de Frostegård et al. (1993). Todas las muestras que se mantuvieron congeladas fueron posteriormente liofilizadas en la Unidad de Análisis Ambiental de la Facultad de Ciencias, UNAM.

A partir de una submuestra de 3 g de suelo liofilizado se realizó la extracción de los lípidos y después el fraccionamiento en lípidos neutros, glicolípidos y fosfolípidos en una columna de sílica. La determinación y cuantificación de los diferentes ácidos grasos (**Tabla 3**) se realizó con ayuda de un cromatógrafo de gases usando N como gas acarreador. Los ácidos grasos se identificaron con base en el tiempo de retención con relación a un estándar interno (19:0 ácido nonadecanoico metil éster) con el software de identificación MIDI.

La nomenclatura utilizada fue con base en el sistema "A:B ω C" en donde "A" indica el número total de átomos de carbono, "B" el número de insaturaciones, y " ω " precede a "C", el número de átomos de carbono entre las insaturaciones más cercanas y la porción alifática terminal de la molécula. Los sufijos "i" y "a" se refieren a los derivados de metilo iso y ante-iso. Los grupos con ciclopropilos se encuentran indicados con "cy".

Tabla 3. Biomarcadores de ácidos grasos por grupo funcional de microorganismos analizados en este trabajo (Baath, 2003; Ruess & Chamberlain, 2010; Lozano et al., 2014).

Tipo	Marcadores	Organismos
NLFA	16:1 ω 5	Hongos micorrizógenos arbusculares
PLFA	18:1 ω 9c, 18:2 ω 6,9	Hongos saprótrofos
PLFA	20:4 ω 6,9,12,15c	Microeucariontes
PLFA	i15:0, a15:0, i16:0, a16:0, i17:0, a17:0	Bacterias Gram ⁺
PLFA	16:02OH, 17:0 cyclo, 19:0 cyclow8c	Bacterias Gram ⁻
PLFA	17:010 methyl, 18:1 ω 7c11 methyl, 18:010-methyl-TBSA	Actinobacterias

IV.5. Análisis estadísticos

Se analizaron las diferencias en las variables ambientales, de vegetación y los índices calculados entre la comunidad de los claros y los sitios de referencia dentro del bosque, y su interacción con las etapas de regeneración, a través de un análisis de covarianza (ancova), en donde las variables categóricas fueron la condición de claro o sitio de referencia. El ancova fue realizado con la función “lm” del paquete “basic”.

Con el objetivo de comparar la composición de especies vegetales entre los claros y entre los sitios de referencia, esta variable fue reducida a una escala continua a través de un análisis de escalamiento multidimensional no métrico (NMDS) a partir de una matriz de abundancias utilizando el índice de distancia de Bray-Curtis. El NMDS fue realizado utilizando la función “metaMDS” del paquete “vegan” (Oksanen et al., 2013).

Para evaluar los cambios en las condiciones ambientales y los grupos de microbiota a lo largo del gradiente de regeneración, se realizó una serie de correlaciones lineales para la etapa de regeneración y las propiedades del suelo comparando siempre los valores medidos en los sitios de claro con sus sitios de referencia.

Las variables del suelo se ordenaron con un análisis de componentes principales (PCA). Los valores del primer eje de ordenación fueron utilizados para representar la variación de las propiedades del suelo por sitio. El PCA fue realizado con la función “rda” del paquete “vegan” (Oksanen et al., 2013).

La composición de los grupos de microbiota del suelo también se redujo a una escala continua a través de un análisis de escalamiento multidimensional no métrico (NMDS) a partir de una matriz de abundancias (biomasas) utilizando el índice de distancia de Bray-Curtis. Los valores del primer eje de ordenación fueron utilizados para representar la composición de especies para cada sitio. El NMDS se realizó con la función “metaMDS” del paquete “vegan” (Oksanen et al., 2013).

Para evaluar la influencia de las propiedades físicas y químicas del suelo sobre la biomasa de microorganismos en el gradiente de regeneración y sus sitios de referencia se realizó un análisis de redundancia (ARD). El RDA fue realizado con la función “rda” del paquete “vegan” (Oksanen et al., 2013). La significancia del análisis fue evaluada con una prueba de permutación.

Con el objetivo de analizar las relaciones causales entre variables ambientales, de vegetación y de suelo propuestas en el modelo hipotético, se realizó un análisis de ecuaciones estructurales (SEM) utilizando la función “psem” de la paquetería “piecewiseSEM” (Lefcheck, 2016) con el Software R versión 3.6.2. (R Development Core Team, 2019). Para las comunidades biológicas y las propiedades físicas y químicas del suelo se utilizaron los primeros ejes de ordenación del conjunto de las variables en el desarrollo de los modelos de ecuaciones estructurales.

Se pusieron a prueba diversos modelos. Para el modelo hipotético construido *a priori* (**Figura 5**) se utilizaron las variables señaladas en la **Tabla 4**. Este modelo representa las relaciones identificadas históricamente para el proceso de regeneración natural en claros del bosque tropical perennifolio.

Dado que el modelo hipotético inicial explicó pobremente las relaciones del proceso de regeneración natural, se desarrolló un modelo alternativo (**Figura 27**) con las variables señaladas en la **Tabla 5**. Para este modelo se decidió eliminar el pH del suelo del análisis de ordenación ya que este presenta una correlación significativa con la etapa de regeneración, además se incluyó a la altitud como una variable de referencia geográfica de la ubicación espacial de los claros. En el caso de la ordenación para la comunidad de plantas se decidió trabajar únicamente con la abundancia de las especies herbáceas, ya que presentaron la mayor variación y son un reflejo de la dinámica de recambio de especies durante la regeneración natural.

Todos los análisis fueron realizados con el Software R versión 3.6.2. (R Development Core Team, 2019). Las diferencias se consideraron significativas a $p < 0.05$.

Tabla 4. Variables y análisis multivariados utilizados para el modelo de ecuaciones estructurales hipotético construido *a priori* para el proceso de regeneración natural de claros en el bosque tropical perennifolio.

Variable	Datos
Etapa de regeneración	Etapa estimada del claro
Disponibilidad de luz	Luz total transmitida en el centro del claro
Composición de la comunidad de plantas	NMDS eje 1: Abundancia de todas las especies vegetales
Propiedades del suelo	PCA eje 1: pH, MO, NH_4^+ , NO_3^- , PO_4^- , humedad del suelo
Composición de la comunidad microbiana	NMDS eje 1: Biomasa por grupo microbiano

NMDS: análisis de escalamiento multidimensional no métrico, PCA: análisis de componentes principales.

Tabla 5. Variables y análisis multivariados utilizados para el modelo de ecuaciones estructurales alternativo para el proceso de regeneración natural de claros en el bosque tropical perennifolio.

Variable	Datos
Etapa de regeneración	Etapa estimada del claro
Contenido de agua en el suelo	Contenido de agua en el suelo
Propiedades del suelo	PCA eje 1: Altitud, MO, NH_4^+ , NO_3^- , PO_4^-
Cobertura de herbáceas	NMDS eje 1: Cobertura de las especies herbáceas
Composición de la comunidad microbiana	NMDS eje 1: Biomasa por grupo microbiano

NMDS: análisis de escalamiento multidimensional no métrico, PCA: análisis de componentes principales.

V. RESULTADOS

V.1. Estructura de la comunidad vegetal

La apertura del dosel ($F_{(2,27)} = 38.00$, $p=0.000$) (**Figura 9**) y la luz total transmitida ($F_{(2,27)} = 46.712$, $p=0.000$), fueron mayores en los sitios de claro en comparación con los sitios de referencia, sin embargo, la interacción con la etapa de regeneración no fue significativa por la gran variación registrada en los claros. El índice de área foliar por el contrario fue mayor en los sitios de referencia ($F_{(2,27)} = 59.47$, $p=0.000$) (**Figura 9**).

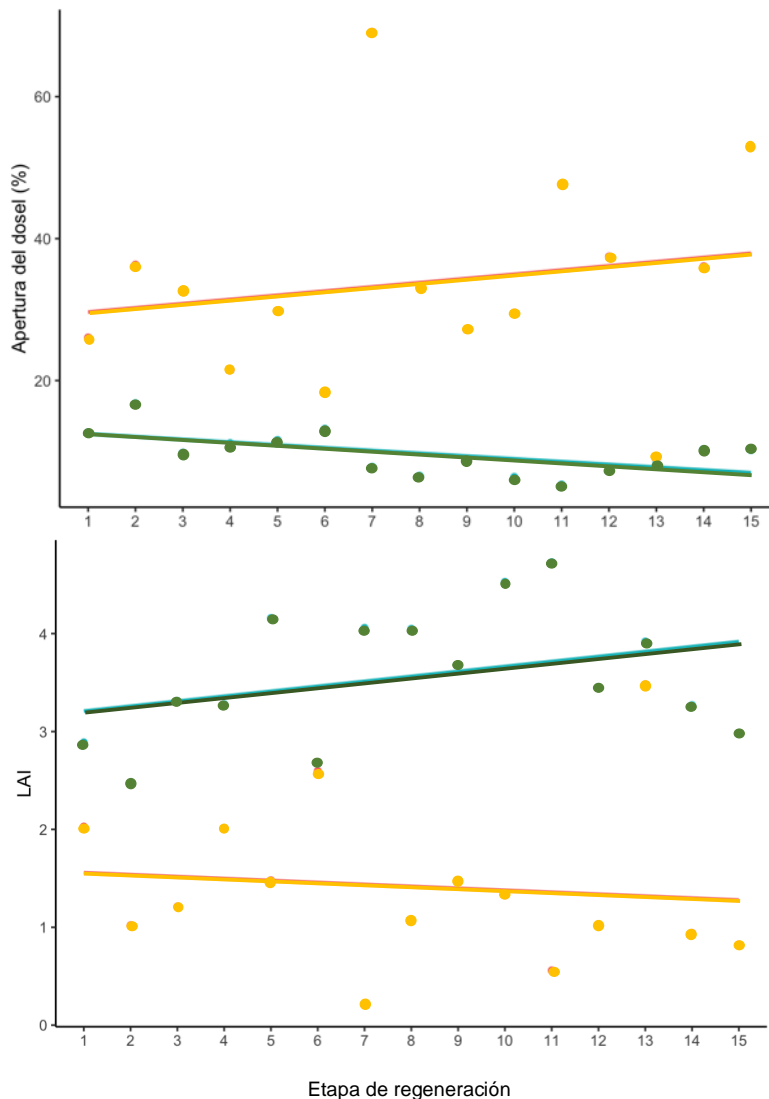


Figura 9. Apertura del dosel e índice de área foliar (LAI) de los claros y sus sitios de referencia en el bosque tropical perennifolio de Los Tuxtlas, Veracruz. La línea amarilla representa a los claros y la línea verde a los sitios de referencia.

La estructura de la comunidad vegetal fue diferente para los claros y sus sitios de referencia en el bosque maduro (**Figura 10**). Se encontraron un total de 103 y 53 especies, respectivamente (**Anexo I: Tablas 12 y 13**). Los sitios de referencia presentaron una comunidad más estructurada, es decir, con especies claramente dominantes y pocas especies raras en comparación con los claros. Sin embargo, las especies más dominantes fueron las mismas, las palmas *Astrocaryum mexicanum* y *Chamaedorea oblongata*.

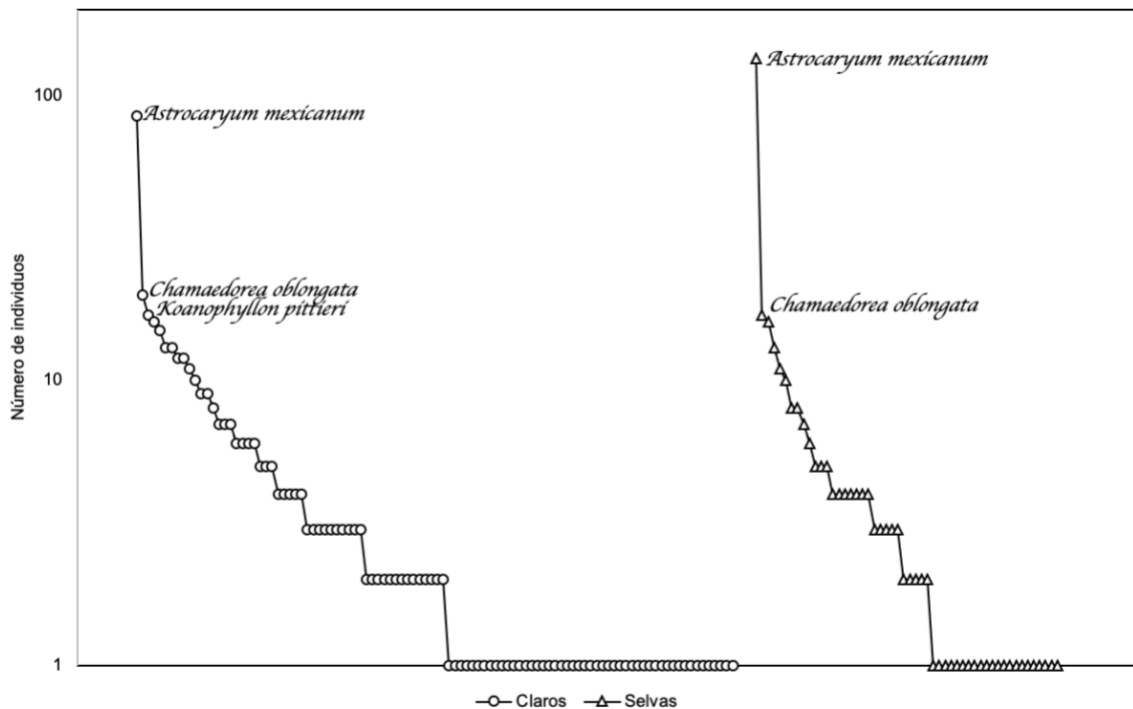


Figura 10. Curvas de rango – abundancia para la comunidad vegetal de los claros y sus sitios de referencia en el bosque tropical perennifolio de Los Tuxtlas, Veracruz.

Al analizar la comunidad vegetal de cada claro se pudo observar que fueron muy diferentes entre sí y que no era posible definir un patrón claro para el recambio de especies, además, en los claros se presentaron diversas especies con un solo individuo (**Figura 11**). En contraste en los sitios de referencia, hay menos variación y resalta la dominancia de la palma *Astrocaryum mexicanum* (**Figura 12**).

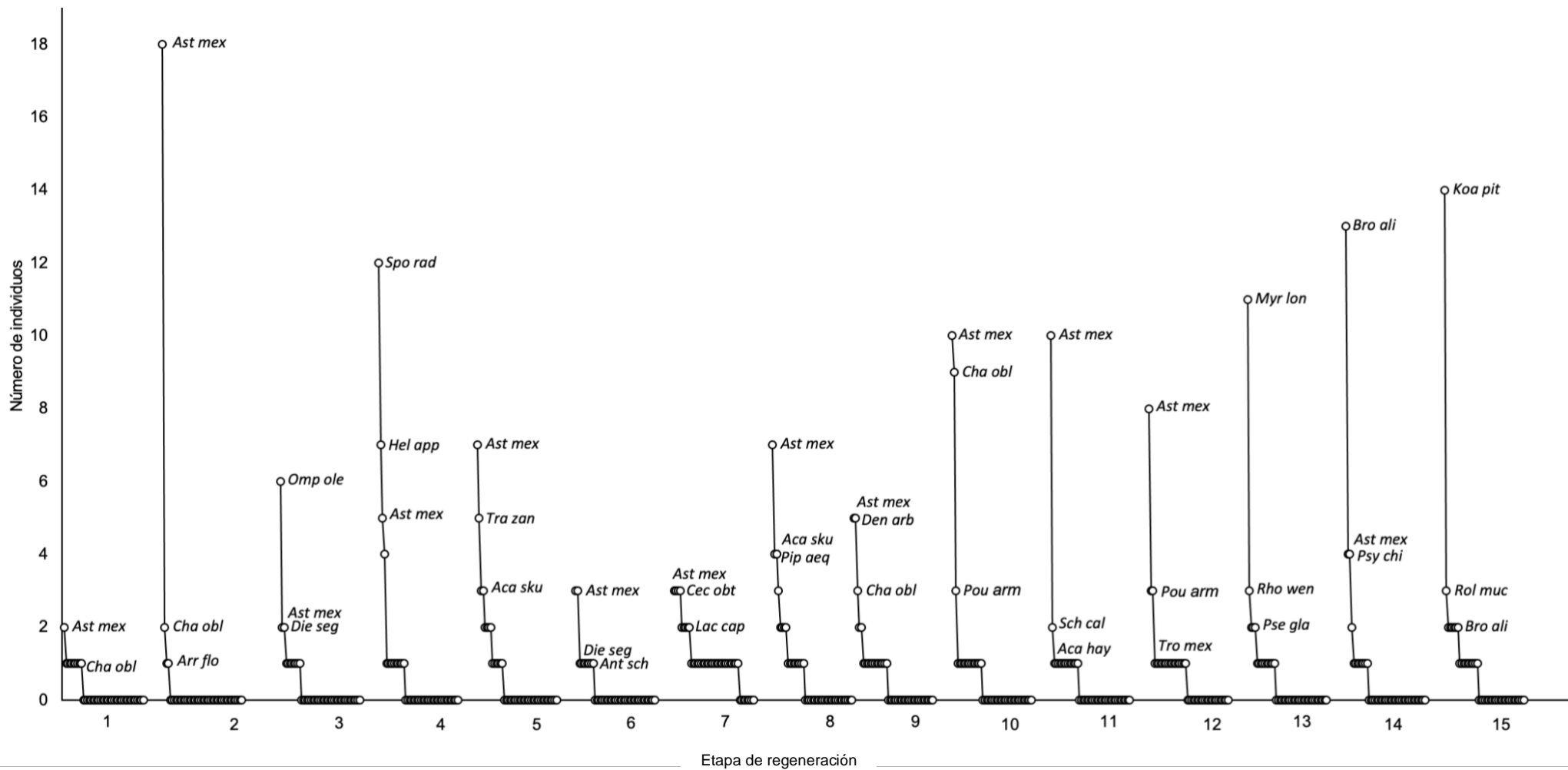


Figura 11. Curvas de rango-abundancia para los claros del gradiente de regeneración natural en el bosque tropical perennifolio en Los Tuxtlas, Veracruz.

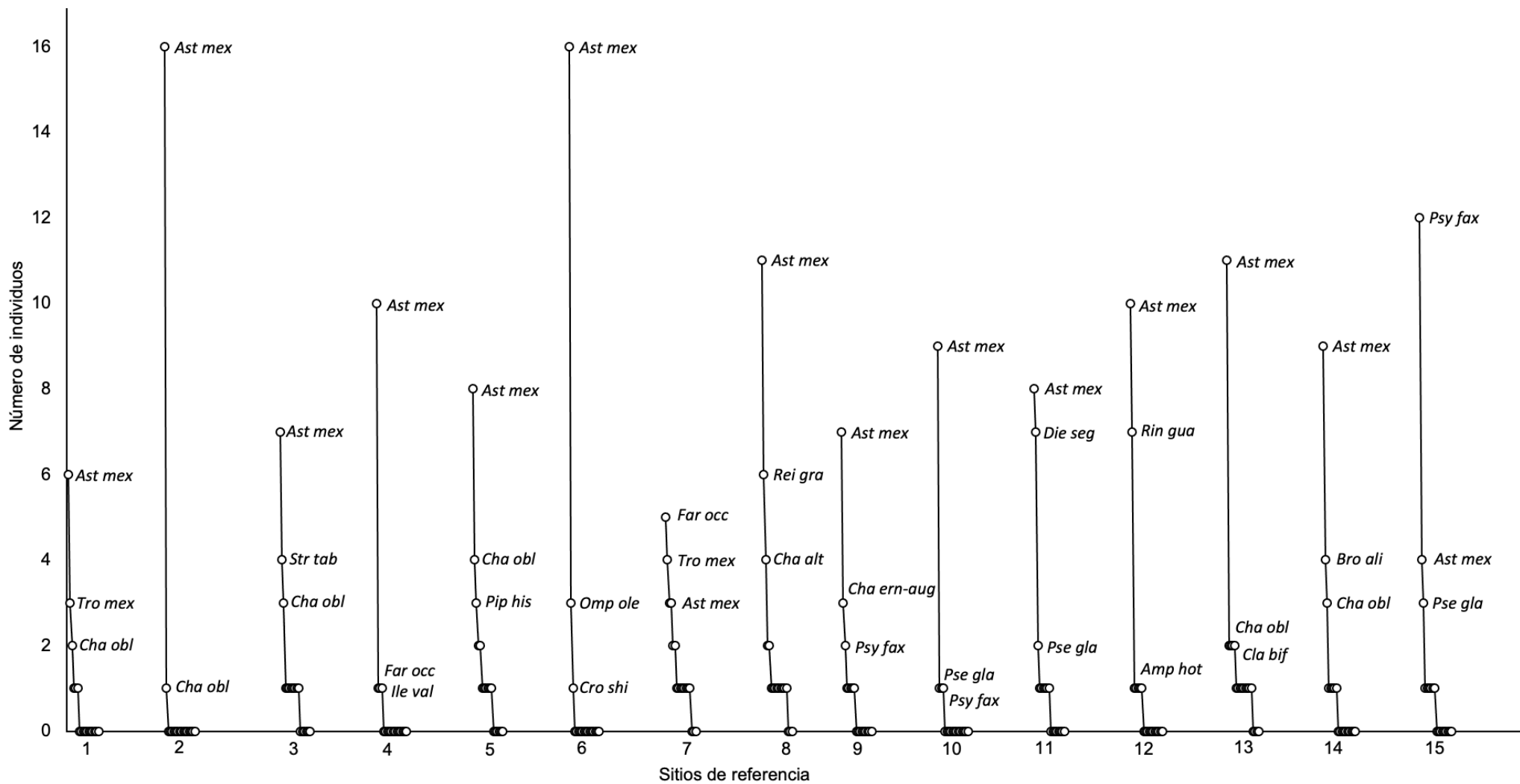


Figura 12. Curvas de rango-abundancia para los sitios de referencia del bosque tropical perennifolio en Los Tuxtlas, Veracruz, México.

Se observó una gran variación del área basal entre los claros y los sitios de referencia sin importar la etapa de regeneración y, contrario a lo esperado, este descriptor no aumentó con la etapa de regeneración del claro (**Figura 13**).

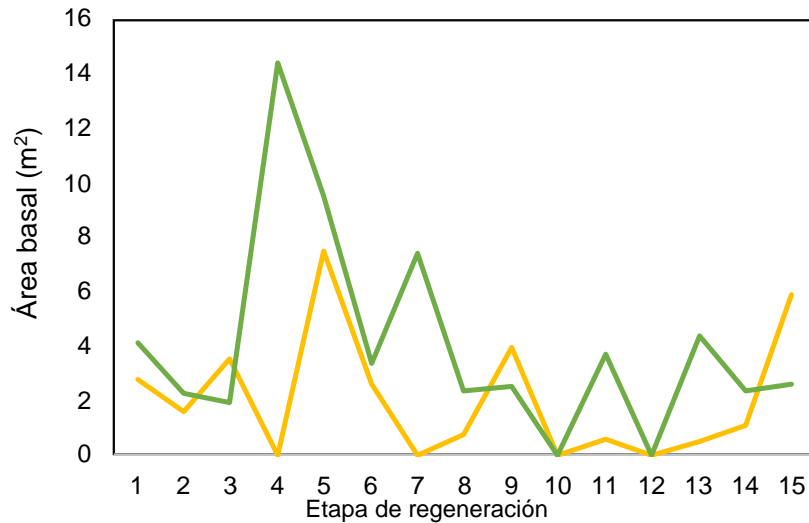


Figura 13. Área basal a lo largo del gradiente de regeneración para los claros y sus sitios de referencia en el bosque tropical perennifolio de Los Tuxtlas, Veracruz. La línea amarilla representa a los claros y la línea verde a los sitios de referencia.

Por otro lado, los números de Hill de primer orden ($qD=1$) presentaron valores significativamente mayores en comparación con los sitios de referencia (**Figura 14**). ($F_{(2,27)} = 5.125$, $p=0.012$). Además, se identificó a la comunidad del claro de siete años como la más diversa del gradiente de regeneración (${}^1D=30.6$) (**Tabla 6**).

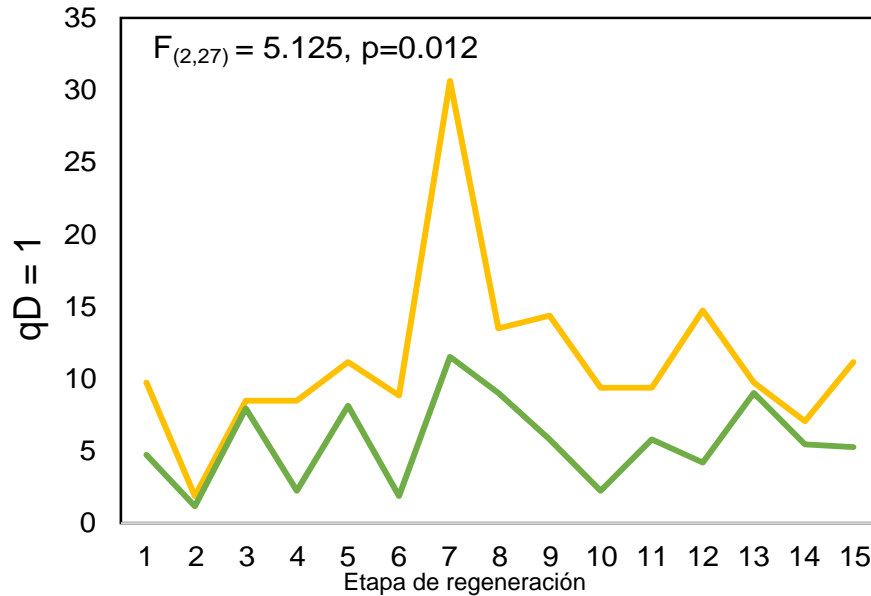


Figura 14. Números de Hill de primer orden ($qD=1$) a lo largo del gradiente de regeneración para los claros y sus sitios de referencia en el bosque tropical perennifolio de Los Tuxtlas, Veracruz. La línea amarilla representa a los claros y la línea verde a los sitios de referencia.

Tabla 6. Características de la comunidad vegetal de los claros del bosque tropical perennifolio en Los Tuxtlas, Veracruz. Se muestra el valor absoluto de la abundancia (número de individuos), diversidad (0D número total de especies, 1D número efectivo de especies comunes, 2D número de especies dominantes) y equitatividad ($EF = {}^2D / {}^0D$).

Atributo de la comunidad	Etapa de regeneración														
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15
Abundancia	11	22	18	38	32	14	47	35	30	35	25	31	30	31	39
0D	10	4	11	14	14	10	34	17	18	16	15	20	15	12	18
1D	9.7	1.9	8.5	8.5	11.1	8.7	30.6	13.4	14.3	9.4	9.4	14.7	9.7	7.1	11.2
2D	9.3	1.5	6.2	5.9	9.0	7.5	27.3	10.7	11.3	6.0	5.3	9.7	5.9	4.5	6.3
EF	0.9	0.4	0.6	0.4	0.6	0.7	0.8	0.6	0.6	0.4	0.3	0.5	0.4	0.4	0.3

Los sitios de referencia presentaron valores de números de Hill menores en comparación con los sitios de claros (**Tabla 7**).

Tabla 7. Características de la comunidad vegetal de los sitios de referencia del bosque tropical perennifolio en Los Tuxtlas, Veracruz. Se muestra el valor absoluto de la abundancia (número de individuos), diversidad (0D número total de especies, 1D número efectivo de especies comunes, 2D número de especies dominantes) y equitatividad ($EF = {}^2D/{}^0D$)

Atributo de la comunidad	Sitio de referencia														
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15
Abundancia	14	17	22	13	25	20	27	34	17	12	23	22	28	21	25
0D	6	2	11	4	11	3	14	14	8	4	9	7	14	8	9
1D	4.7	1.2	7.9	2.2	8.1	1.8	11.5	8.9	5.8	2.3	5.8	4.1	8.9	5.3	5.3
2D	3.8	1.1	5.9	1.6	6.1	1.5	9.7	6.1	4.3	1.7	4.3	3.1	5.4	3.9	3.5
EF	0.6	0.5	0.5	0.4	0.5	0.5	0.7	0.4	0.5	0.4	0.5	0.4	0.4	0.5	0.4

Proporcionalmente, la forma de vida arbórea fue dominante en todos los claros y sus sitios de referencia, sin embargo en promedio los claros presentaron más del 50% de cobertura de especies herbáceas y arbustivas, pero esta proporción no fue diferente con la etapa de regeneración (**Figura 15**).

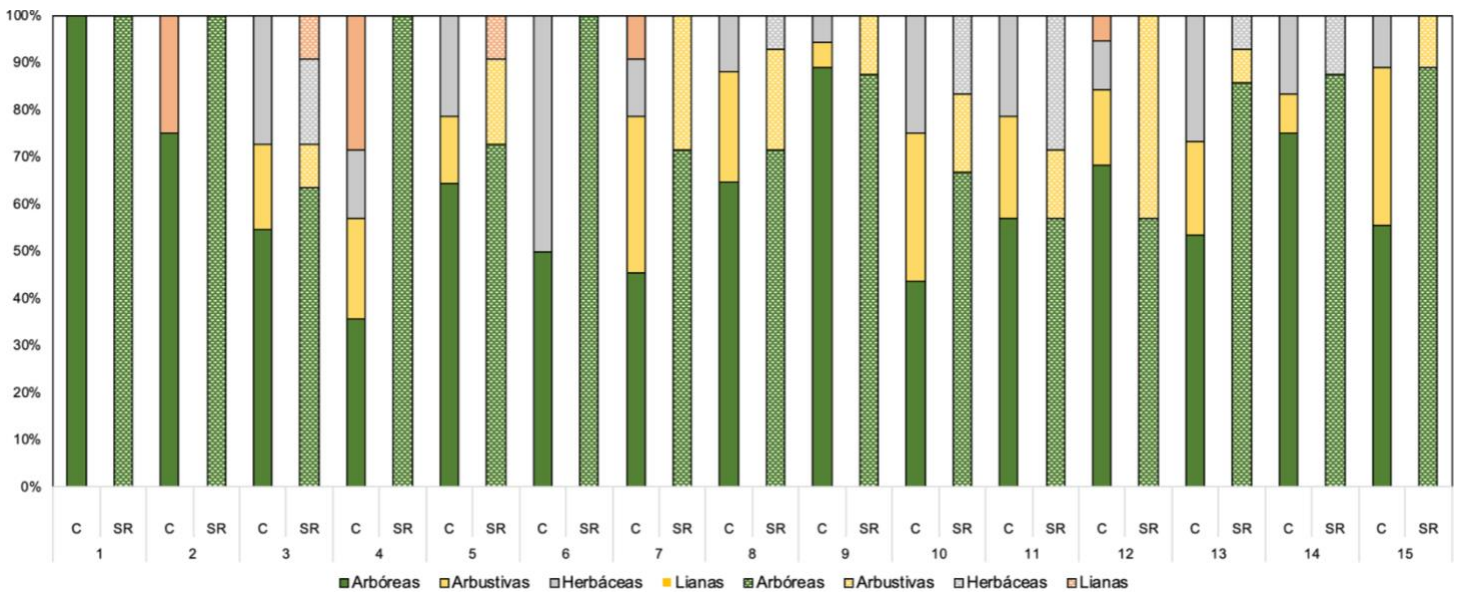


Figura 15. Proporción de las diferentes formas de vida para las especies vegetales por claro y sitio de referencia en el bosque tropical perennifolio en Los Tuxtlas, Veracruz.

Las formas de vida con mayor variación proporcional fueron las herbáceas y las arbustivas. La riqueza de especies para estas formas de vida fue significativamente mayor en los claros en comparación con los sitios de referencia (herbáceas $F_{(2,27)} = 6.012$, $p=0.002$; arbustivas $F_{(2,27)} = 6.614$, $p=0.001$) (**Figura 16**)

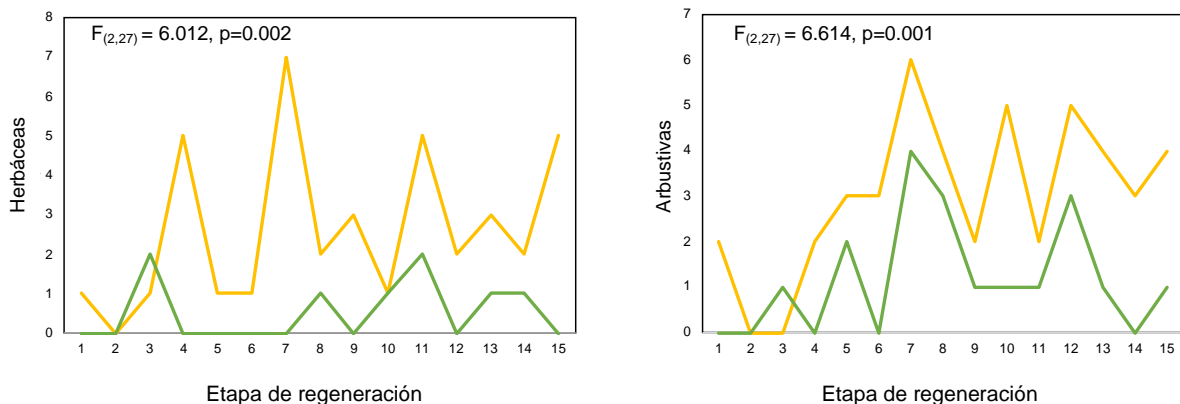


Figura 16. Número de especies con forma de vida herbácea y arbustiva a lo largo del gradiente de regeneración para los claros y sus sitios de referencia en el bosque tropical perennifolio de Los Tuxtlas, Veracruz. La línea amarilla representa a los claros y la línea verde a los sitios de referencia.

A pesar de que existe una alta heterogeneidad en la composición de los sitios, la palma *Astrocaryum mexicanum* presentó el IVI más alto para todos los claros y sus sitios de referencia. *Trophis mexicana* y *Chamaedorea oblongata* también presentaron valores altos de IVI en ambas condiciones. La herbácea *Spathiphyllum cochlearispathum* presentó un IVI alto en ocho de los quince claros, principalmente en los de etapa más avanzada, y la especie arbórea *Poulsenia armata* en seis de los claros (**Tablas 8 y 9**).

Tabla 8. Listado de especies con el Índice de Valor de Importancia más alto para los claros del gradiente de regeneración natural en el bosque tropical perennifolio en Los Tuxtlas, Veracruz.

Especie	C1	C2	C3	C4	C5	C6	C7	C8	C9	C10	C11	C12	C13	C14	C15
<i>Astrocaryum mexicanum</i>	12.88	175.90	22.54	48.12	53.84	72.66	10.68	69.23	52.63	109.87	92.55	61.01	5.30	62.75	3.68
<i>Spathiphyllum cochlearispathum</i>	---	---	13.04	6.97	---	---	---	3.62	---	3.77	8.17	3.73	10.53	5.21	---
<i>Trophis mexicana</i>	---	---	---	---	4.06	---	9.89	7.01	3.67	2.94	---	12.55	3.15	3.78	---
<i>Poulsenia armata</i>	46.36	---	---	---	---	---	---	---	3.99	11.22	4.95	27.38	6.55	4.07	---
<i>Chamaedorea oblongata</i>	9.44	10.02	---	---	---	---	2.28	12.41	11.48	32.98	---	---	4.89	---	---

Tabla 9. Listado de especies con el Índice de Valor de Importancia más alto para los sitios de referencia del bosque tropical perennifolio en Los Tuxtlas, Veracruz.

Especie	SR1	SR2	SR3	SR4	SR5	SR6	SR7	SR8	SR9	SR10	SR11	SR12	SR13	SR14	SR15
<i>Astrocaryum mexicanum</i>	94.14	193.84	99.38	116.21	63.23	164.98	26.891	110.20	81.51	153.36	73.06	77.55	118.34	118.25	38.68
<i>Pseudolmedia glabrata</i>	14.48	---	5.63	27.15	---	---	---	6.40	---	8.73	9.09	---	10.61	---	12.90
<i>Chamaedorea Oblongata</i>	16.50	6.16	15.96	---	19.68	---	---	3.10	---	---	4.44	---	7.92	16.71	---
<i>Trophis mexicana</i>	40.06	---	---	---	8.34	---	18.41	---	---	---	---	11.76	3.67	---	---
<i>Trichilia breviflora</i>	---	---	5.87	---	---	---	14.09	4.58	14.68	---	---	12.26	---	---	---

Finalmente en el análisis multivariado (NMDS) para los sitios de claro no fue posible identificar ningún patrón de ordenamiento de los sitios con base en la composición de especies. El valor de estrés obtenido con este análisis fue de 0.21 (**Figura 17**).

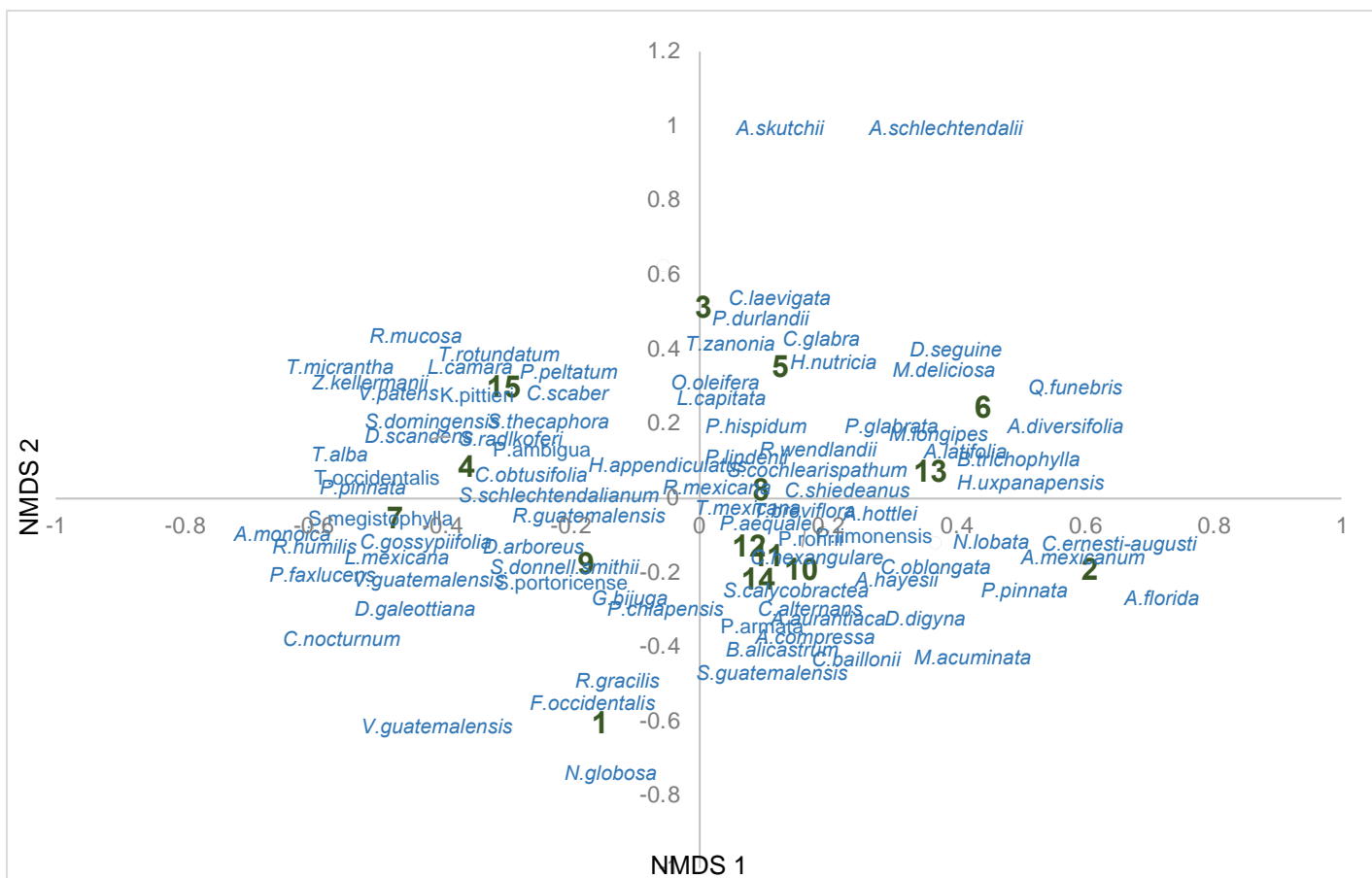


Figura 17. Análisis de ordenación no métrica multidimensional (NMDS) para la comunidad vegetal de los claros del bosque tropical perennifolio en Los Tuxtlas, Veracruz. Los números representan la etapa de regeneración de cada claro.

En el caso de los sitios de referencia, el análisis de ordenación tampoco permitió identificar algún patrón de ordenamiento, sin embargo, es notable la menor riqueza de especies, y la clara dominancia de especies por sitio. El valor de estrés obtenido con este análisis fue de 0.17 (**Figura 18**).

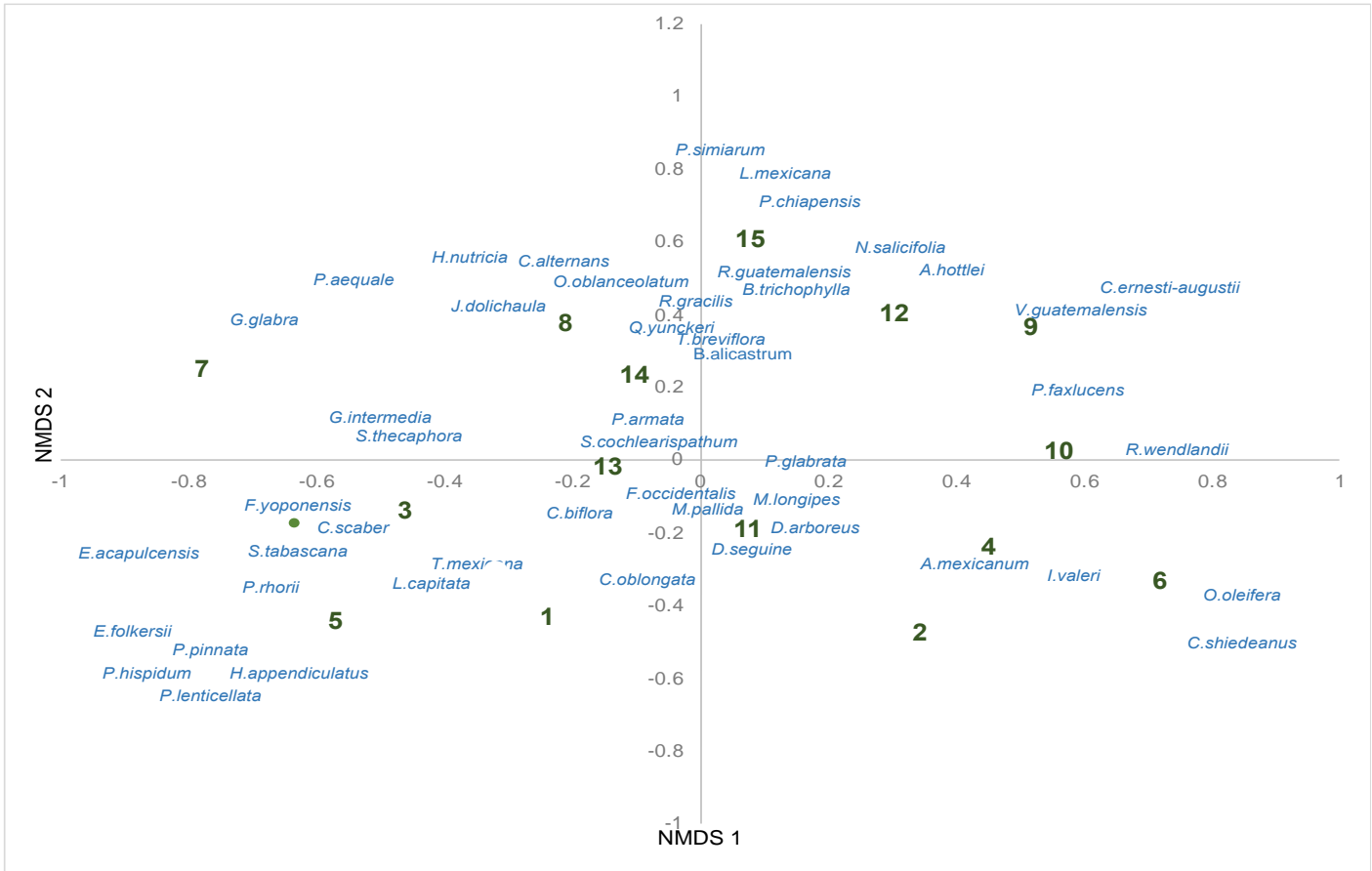


Figura 18. Análisis de ordenación no métrica multidimensional (NMDS) para la comunidad vegetal de los sitios de referencia del bosque tropical perennifolio de Los Tuxtlas, Veracruz.

V.2. Propiedades físicas, químicas y biológicas del suelo

Se detectaron pocas variaciones en las propiedades físicas y químicas del suelo, a lo largo del gradiente de regeneración. Únicamente la concentración de amonio y el contenido hídrico del suelo presentaron una relación positiva significativa con la etapa de regeneración.

Los análisis de correlación mostraron que existen variables que se encuentran relacionadas positivamente con la etapa de regeneración en los claros; tal es el caso de la concentración de amonio en el suelo $F_{(1,43)} = 8.11$, $p=0.006$ y del contenido hídrico del suelo $F_{(1,43)} = 12.04$, $p=0.001$ (**Figura 19**).

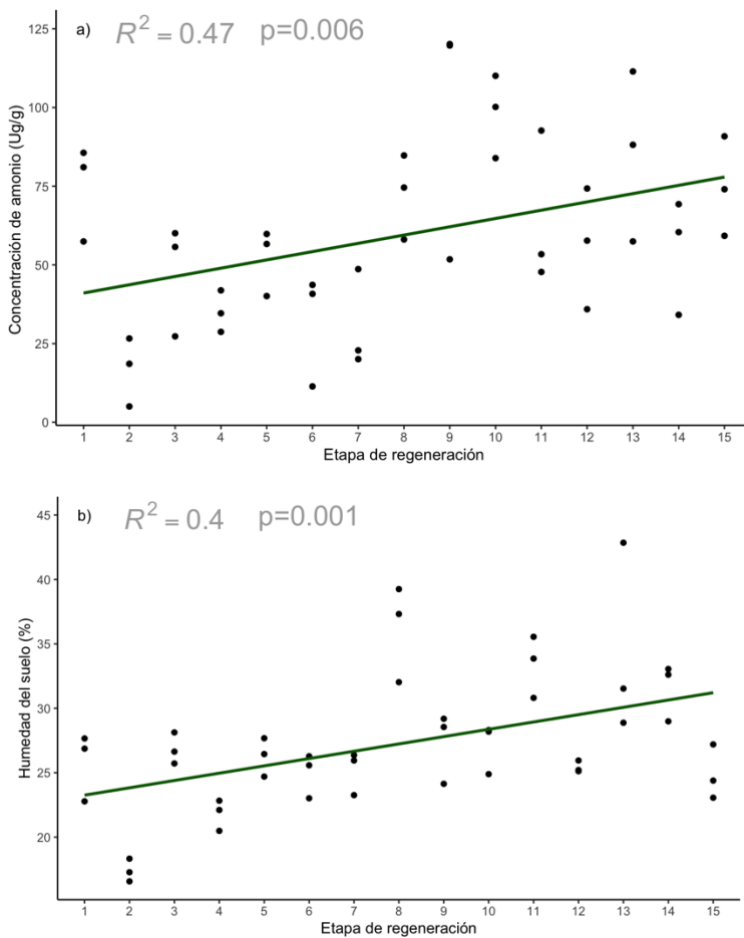


Figura 19. Correlaciones significativas para las propiedades físicas y químicas del suelo para los claros del gradiente de regeneración natural en el bosque tropical perennifolio en Los Tuxtlas, Veracruz.

a) Correlación entre el contenido de amonio y la etapa de regeneración.

b) Correlación entre la humedad del suelo y la etapa de regeneración. Los puntos en las gráficas representan los sitios. Se marca la línea de tendencia.

En el análisis de componentes principales de las variables medidas en los claros, los primeros dos ejes representaron el 60.2% de la variación. El primer eje explicó el 39.5% de la variación. Las variables más asociadas a este eje fueron de manera positiva el contenido de agua en el suelo y la concentración de amonio, mientras que se asociaron de manera la concentración de nitratos y ortofosfatos. Por otro lado, el segundo eje representó el 20.7% de la variación y las variables que ayudaron más a explicar la variación fueron el pH y la materia orgánica del suelo, ambas de manera negativa y el contenido de agua en sentido positivo (**Tabla 10, Figura 20**). A pesar de que no se detectaron agrupaciones bien definidas, la mayoría de los claros jóvenes se ubicaron del lado izquierdo y los claros más viejos del lado derecho, casi sin diferenciación en el segundo eje. Los claros jóvenes se asociaron con valores más altos de nitratos y ortofosfatos y los claros de etapas más avanzadas con más amonio y agua en el suelo.

En el caso de los sitios de referencia, en el análisis de componentes principales los primeros dos ejes representaron el 58.74% de la variación. El primer eje explicó el 39.5% de la variación y las variables que ayudaron más a explicar la variación fueron de manera positiva el contenido de agua en el suelo, mientras que la materia orgánica y los nitratos lo hicieron de manera negativa. En el caso del segundo eje, este representó el 23.7% de la variación y el contenido de amonio fue la variable más importante (**Tabla 11, Figura 21**).

Tabla 10. Valores propios y porcentaje acumulado de variación para los dos primeros ejes para las propiedades físicas y químicas del suelo de los claros del gradiente de regeneración natural del bosque tropical perennifolio en Los Tuxtlas, Veracruz.

	Eje 1	Eje 2
Valores propios	2.37	1.24
Porcentaje de varianza explicada	39.5	60.2
pH	-0.4727	-0.5318
Humedad del suelo	0.8003	0.7171
MOS	0.4525	-1.0232
Amonio	1.1818	-0.1948
Nitratos	-0.9147	0.1055
Ortofosfatos	-0.5674	-0.0626

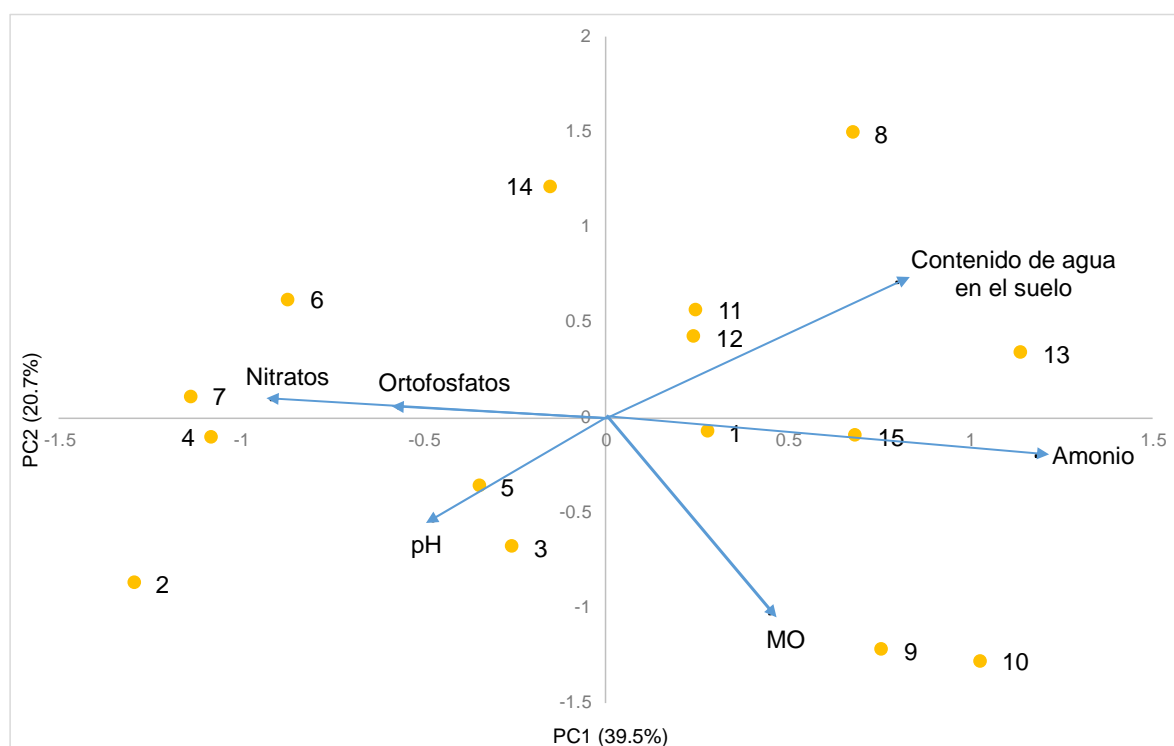


Figura 20. Análisis de componentes principales (ACP) para las propiedades físicas y químicas del suelo en los claros del gradiente de regeneración natural del bosque tropical perennifolio en Los Tuxtlas, Veracruz. Los números representan la etapa de regeneración de cada claro.

Tabla 11. Valores propios y porcentaje acumulado de variación para los dos primeros ejes para las propiedades físicas y químicas del suelo de los sitios de referencia del bosque tropical perennifolio en Los Tuxtlas, Veracruz.

	Eje 1	Eje 2
Valores propios	2.10	1.42
Porcentaje de varianza explicada	35.04	58.75
pH	-0.3132	-0.4410
Contenido hídrico del suelo	0.8398	0.5706
MOS	-0.8480	-0.4900
Amonio	0.4652	-1.0006
Nitratos	-1.0309	0.0186
Ortofosfatos	-0.6404	-0.6405

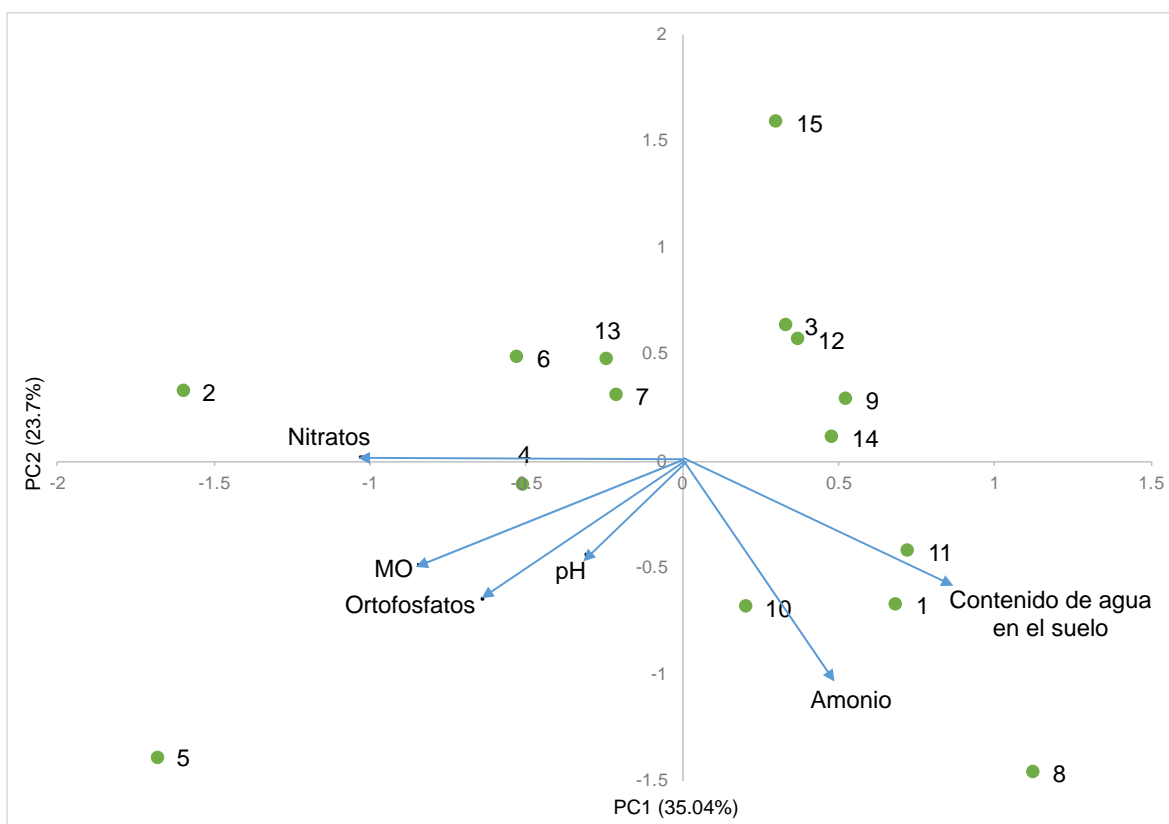


Figura 21. Análisis de componentes principales (PCA) para las propiedades físicas y químicas del suelo en los sitios de referencia del bosque tropical perennifolio en Los Tuxtlas, Veracruz.

Se registró una composición muy parecida en todos los sitios, con mayor proporción de grupos bacterianos que fúngicos y sin que está relación se modificara a lo largo del gradiente de regeneración o en comparación con los sitios de referencia (**Figura 22**). Las bacterias Gram⁺ y las actinobacterias fueron siempre las más abundantes dentro de las bacterias y en los hongos dominaron claramente los saprótrofos/ectomicorrizógenos.

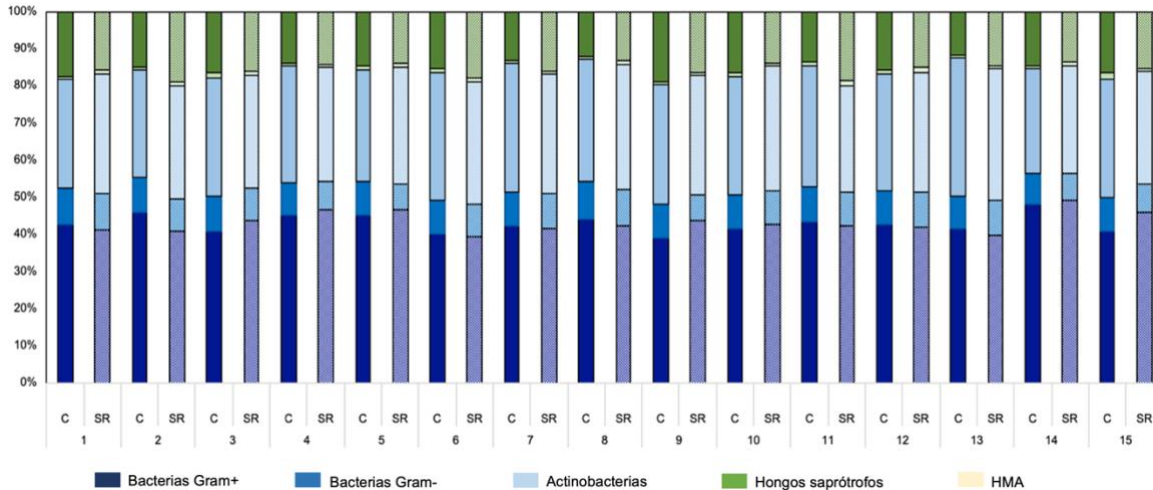


Figura 22. Proporción de grupos funcionales de microbiota a lo largo del gradiente de regeneración para los claros del gradiente de regeneración y los sitios de referencia en el bosque tropical perennifolio en Los Tuxtlas, Veracruz.

En el NMDS para la composición de grupos microbianos no fue posible identificar ningún patrón de ordenamiento de los claros. El valor de estrés obtenido con este análisis fue de 0.01 (**Figura 23**). Este mismo comportamiento se presentó en los sitios de referencia, con un valor de estrés de 0.02 (**Figura 24**).

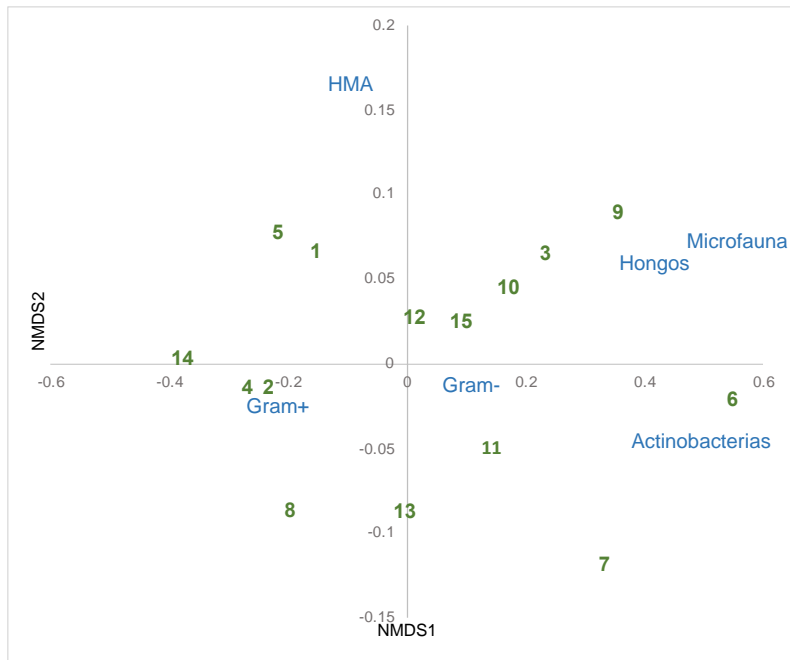


Figura 23. Análisis de ordenación no métrica multidimensional (NMDS) para la comunidad microbiana del suelo de los claros del gradiente de regeneración natural del bosque tropical perennifolio en Los Tuxtlas, Veracruz. Los números representan la etapa de regeneración de cada claro.

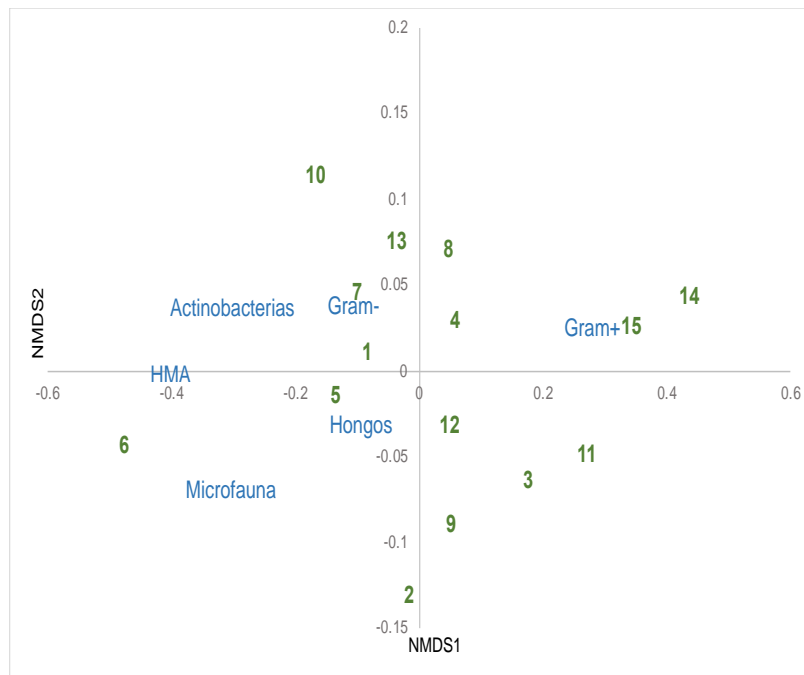


Figura 24. Análisis de ordenación no métrica multidimensional (NMDS) para la comunidad microbiana del suelo de los sitios de referencia del bosque tropical perennifolio en Los Tuxtlas, Veracruz.

El análisis de redundancia demostró que las propiedades físicas y químicas del suelo explicaron el 38.8% de la variación en la abundancia de los grupos microbianos (**Figura 25**). La concentración de nitratos, el porcentaje de materia orgánica del suelo, la concentración de ortofosfatos y la humedad del suelo explicaron el 35.39% de la variación de la abundancia de los microorganismos (varianza constreñida). El resultado del análisis fue significativo ($p=0.033$).

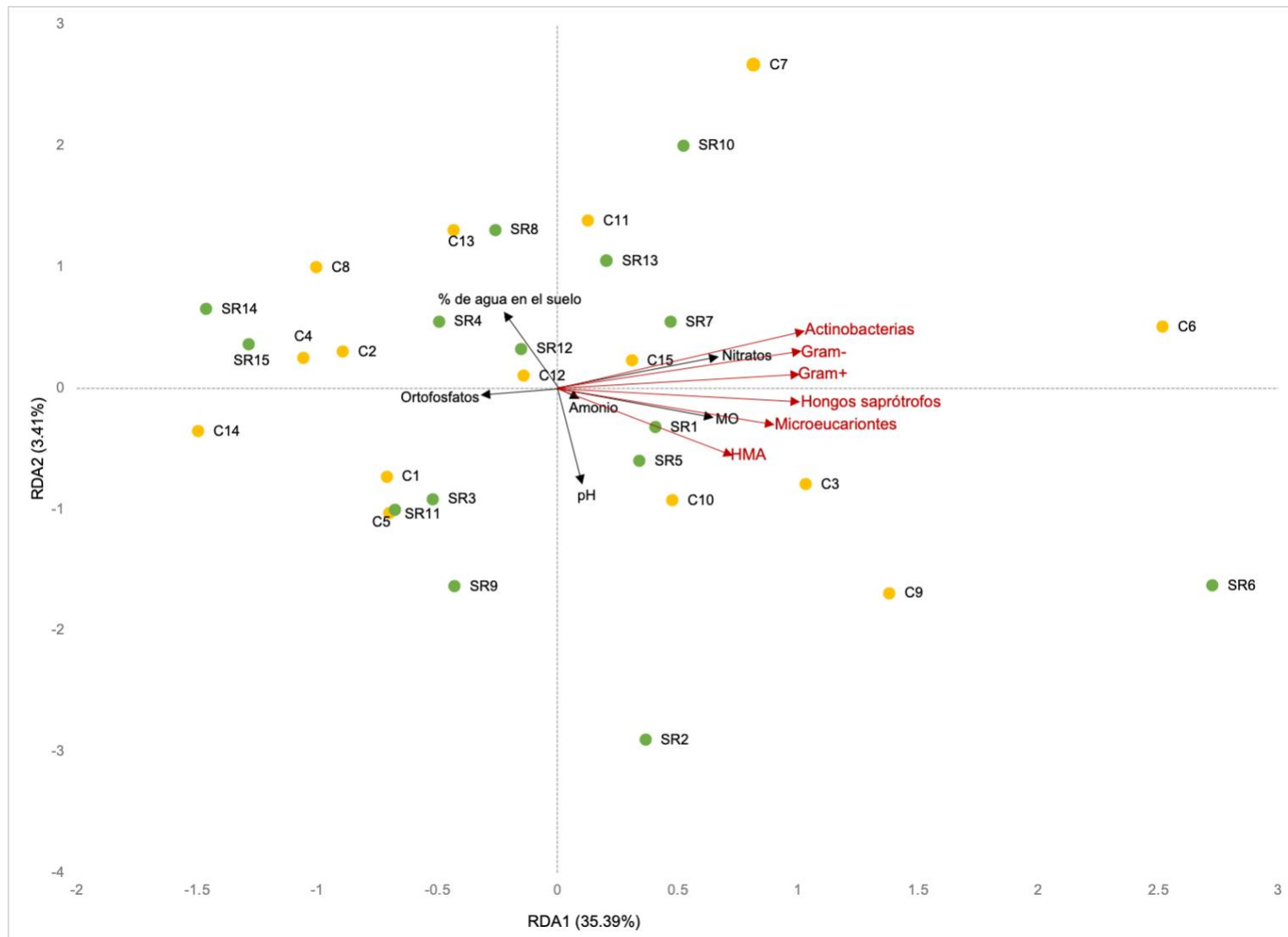


Figura 25. Análisis de redundancia de la abundancia de los grupos microbianos en función de las propiedades físicas y químicas del suelo en el gradiente de regeneración de claros y sus sitios de referencia en el bosque tropical perennifolio. Los círculos amarillos representan a los claros y los círculos verdes a los sitios de referencia.

V.3. Modelos de ecuaciones estructurales

En el modelo construido *a priori* (**Figura 26**) se detectaron pocas relaciones significativas a partir de coeficientes estandarizados (Std.Estimate). Se registró únicamente una relación significativa negativa entre la composición de la comunidad de plantas y las propiedades del suelo (Std.Estimate = -0.6864). En general este modelo explicó pobremente las relaciones causales para el modelo de regeneración natural y fue rechazado por los datos ($F_{(16)} = 11.997$, $p = 0.446$).

Por otro lado, en el caso del modelo alternativo (**Figura 27**), las relaciones significativas fueron de manera positiva la etapa de regeneración y el contenido de agua en el suelo (Std.Estimate = 0.5179), y de forma negativa la cobertura de las especies herbáceas y las propiedades del suelo (Std.Estimate = -0.6583). Sin embargo este modelo también fue rechazado por los datos ($F_{(12)} = 3.822$, $p = 0.701$), a pesar de ello se considera un modelo más robusto ya que el valor de Fisher fue menor y se encontraron relaciones marginalmente significativas.

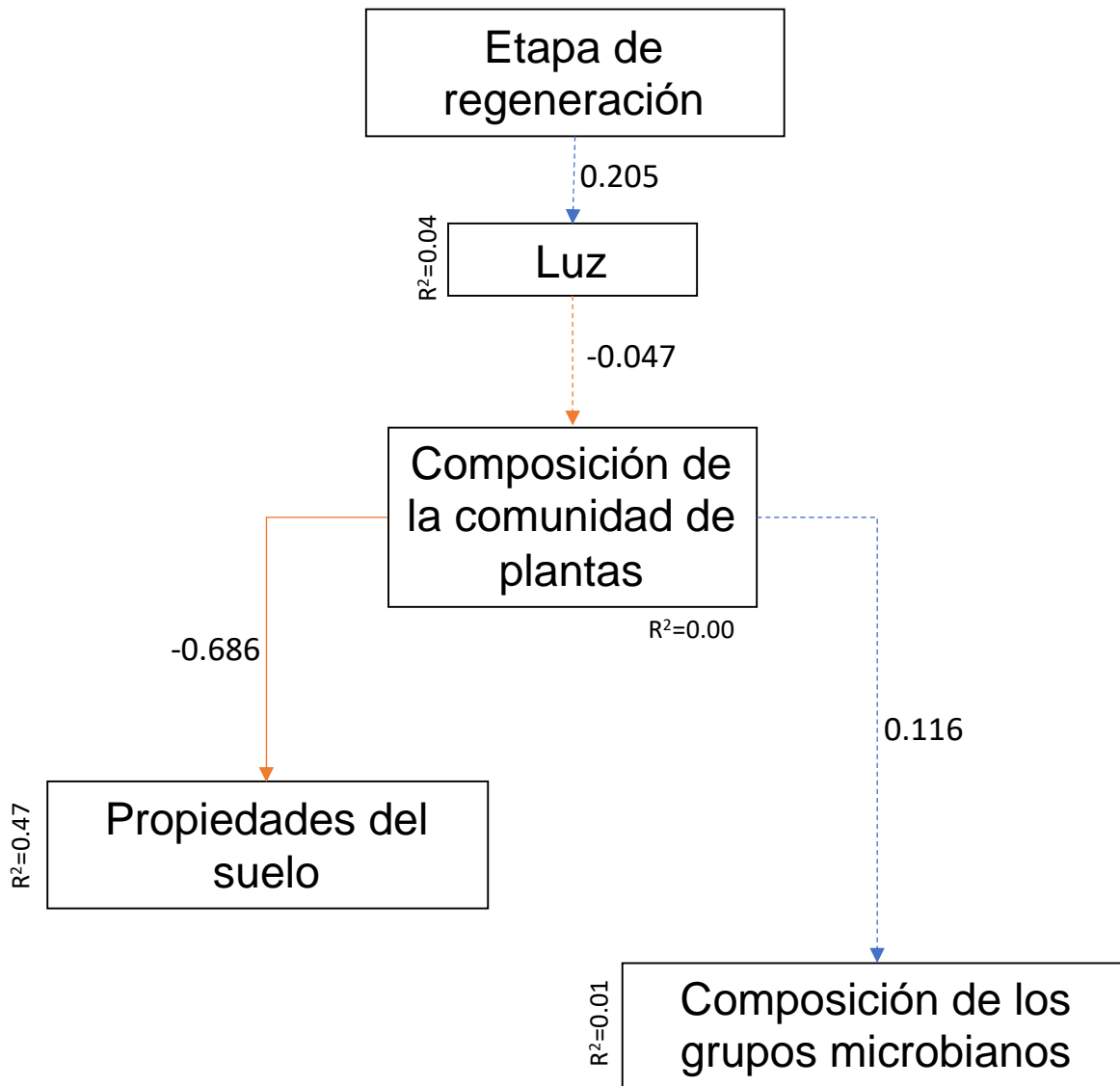


Figura 26. Modelo construido *a priori* para el proceso de regeneración natural en claros del bosque tropical perennifolio. Las flechas denotan relaciones unidireccionales entre las variables. Las flechas azules denotan relaciones positivas y las flechas rojas relaciones negativas. Las flechas con líneas punteadas indican relaciones no significativas ($p > 0.05$). Los valores sobre las flechas indican los coeficientes de vía para los efectos estandarizados. Los valores de R^2 representan la proporción de varianza explicada de cada una de las variables por sus predictores.

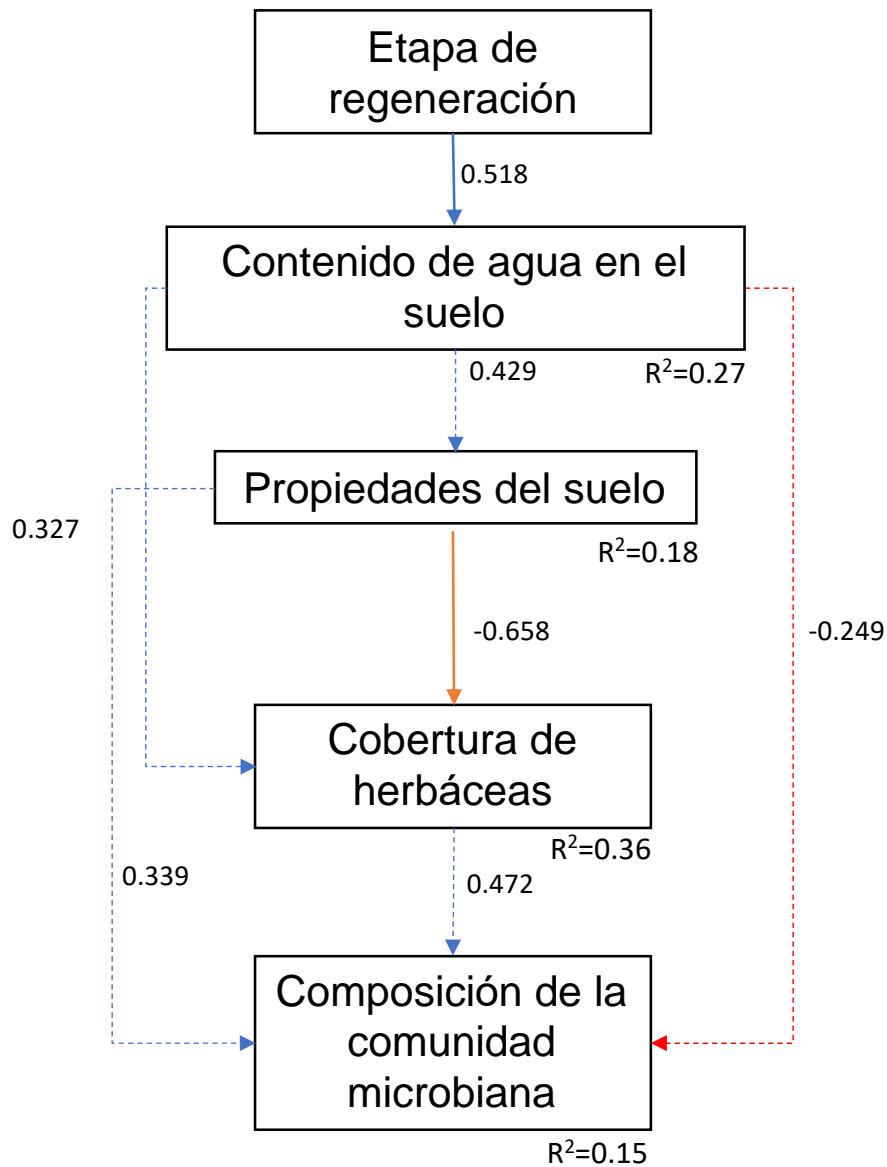


Figura 27. Modelo alternativo para el proceso de regeneración natural de claros del bosque tropical perennifolio. Las flechas denotan relaciones unidireccionales entre las variables. Las flechas azules denotan relaciones positivas y las flechas rojas relaciones negativas. Las flechas con líneas punteadas indican relaciones no significativas ($p > 0.05$). Los valores sobre las flechas indican los coeficientes de vía para los efectos estandarizados. Los valores de R^2 representan la proporción de varianza explicada de cada una de las variables por sus predictores.

VI. DISCUSIÓN

VI.1. Estructura de la comunidad vegetal

En este trabajo se detectaron varias diferencias importantes en relación con trabajos previos sobre la dinámica de la comunidad vegetal en los primeros años de la regeneración tras la apertura natural de claros en el BTP. En primer lugar, cabe resaltar que el contar con 15 sitios de claro y sus respectivos sitios de referencia permitió observar la gran variación que se registró en la mayoría de los parámetros medidos en el grupo de claros estudiados. Esta variación sugiere que las respuestas a la apertura de los claros dependen en gran medida de las condiciones originales y del grado en el que la apertura generó cambios en cada sitio.

La comunidad de plantas de los claros resultó ser más diversa en comparación con aquella de los sitios de referencia en el bosque. Sin embargo, contrario a lo que se esperaba, en los claros no dominaron las formas de vida herbáceas y arbustivas, pero si fueron las más diversas. Este comportamiento se puede atribuir al recambio de especies que tiene lugar durante el proceso de regeneración, las especies involucradas en este han sido descritas en otros estudios (Martínez-Ramos, 1994).

El área basal fue un pobre descriptor de la etapa de regeneración. No se pudo identificar un patrón de aumento de este indicador a lo largo del gradiente, contrario a lo esperado y a lo reportado por otros autores (Baker et al., 2004; Boukili y Chazdon, 2017). A pesar de que dominaban principalmente especies arbóreas, el desarrollo del área basal depende de diversos factores fisiológicos y ambientales, tales como las condiciones climáticas (Nogueira et al., 2008; Lines et al., 2012), la altitud, factores locales asociados a las características del suelo (Lines et al., 2012; Marshall et al., 2012) y a la competencia por espacio (Henry y Aarssen, 1999).

A pesar de lo propuesto tradicionalmente, la clasificación de las especies de plantas en categorías con base en su requerimiento de luz no es adecuada debido a que son pocas las especies que pueden asignarse completamente a una u otra

categoría, la mayoría se desarrolla en un gradiente continuo entre estos dos extremos (Wright et al., 2010), lo que se debe a que han sido clasificadas principalmente con base en las observaciones en campo y pocas veces con análisis estadísticos que consideren las preferencias de hábitat (Swaine y Withmore, 1988; Poorter, 2007). Es probable que por ello en este trabajo no fue posible identificar tendencias en los grupos ecológicos a lo largo del gradiente de regeneración.

En el caso de la riqueza de especies, fue posible identificar un comportamiento como el establecido por la Hipótesis del Disturbio Intermedio, de acuerdo con lo propuesto para los bosques tropicales en otros estudios (Bongers et al., 2009). Los valores de riqueza llegaron a un punto máximo y después disminuyeron. Los valores más altos de riqueza se presentaron en el claro de la etapa siete, la alta riqueza de este sitio es un reflejo del alto recambio de especies asociado a los procesos sucesionales. La diversidad de especies es una medida de la complejidad composicional de un ensamble (Chao y Jost, 2012), además, determina la estructura y funcionamiento de una comunidad y representa una expresión de su historia evolutiva en un espacio determinado (Whitaker, 1977). En los procesos sucesionales la diversidad de especies es modificada, esto fue observado en este estudio, en donde, aunque no se pudo observar un patrón claro, el recambio de especies fue constante entre las etapas de regeneración y sus sitios de referencia.

El análisis de ordenación mostró que no hay una tendencia de agrupamiento con base en la etapa de regeneración para los claros. Sin embargo, existen especies que presentan un alto grado de dominancia dentro de cada sitio y que podrían funcionar como reguladores de la composición de la comunidad, tal es el caso de la palma *Astrocaryum mexicanum* una especie presente en todos los sitios y con el IVI más alto (**Tabla I.3**). La abundancia de *A. mexicanum* podría estar influenciando fuertemente los patrones de composición entre sitios (Guariguata et al., 1997; Norden et al., 2009), así como las funciones que realizan (Boukily y Chazdon, 2017). Las palmas son dominantes en las comunidades de los bosques tropicales (Marin-Spiotta et al., 2007; ter Streege et al., 2013), pueden inhibir el crecimiento de las lianas y limitar la incidencia de luz que llega al suelo (Salm et al., 2015), además se

ha reportado que las actividades de herbivoría en su base columnar pueden alterar la composición de la comunidad de plantas (Queenborough et al., 2012).

Los resultados de este trabajo apoyan la idea de que la trayectoria de recuperación de la estructura y composición de especies de un bosque puede presentar variaciones entre sitios dentro de la misma región (Chazdon et al., 2007; Chazdon, 2008; Norden et al., 2015). Esta variación podría ser explicada principalmente por la alta heterogeneidad ambiental y la modificación de los factores edáficos (Clark et al., 1995, 1998, 1999) por lo que resulta poco probable que la tasa de restablecimiento de las funciones ecosistémicas y la biodiversidad de un ecosistema sea la misma (Connolly et al., 2013; Isbell et al., 2018) y se tendrían que realizar estudios complementarios para evaluar ambos aspectos.

VI.2. Propiedades físicas, químicas y biológicas del suelo

Se registraron muy pocas y leves diferencias entre los claros y los sitios de referencia, así como entre los claros y la etapa de regeneración, sin embargo, este estudio permite resaltar este resultado y contrasta la idea general de los cambios esperados para la comunidad del suelo en el proceso de regeneración natural.

En los claros del bosque tropical perennifolio en Los Tuxtlas se encontraron valores más bajos de humedad en el suelo comparado con lo que se cuantificó en sitios de etapas avanzadas de regeneración, esta tendencia de aumento con el cierre del dosel correspondió con lo esperado y con lo reportado por Denslow et al., (1998) quienes reportan que conforme avanza el tiempo de regeneración y la apertura del dosel disminuye, el contenido hídrico del suelo y la humedad ambiental aumentan en el BTP.

El análisis multivariado de componentes principales (PCA) mostró que no existe una agrupación clara en cuanto a los sitios de claro. Sin embargo, fue posible observar una tendencia de agrupación entre los claros de etapa más temprana y entre los de etapa más avanzada separándose principalmente por el segundo eje que corresponde a la humedad y la materia orgánica del suelo. El primer eje

contribuyó en mayor proporción a explicar la variación de los datos, las variables asociadas a este eje son aquellas relacionadas con la disponibilidad de nutrientes y se discuten a continuación.

Los claros de etapas tempranas estaban asociados a niveles más altos de nitratos y los de etapas más avanzada a mayor concentración de amonio, lo que indica que, en las etapas más tempranas de la regeneración la mineralización del nitrógeno es más rápida, y conforme avanza la regeneración el almacén de este elemento en el suelo se encuentra en forma de amonio indicando una descomposición más lenta de la MO. Además, el nitrato es una forma más móvil que el amonio y puede perderse fácilmente por lixiviación (Scherer-Lorenzen et al., 2008). Estos resultados apoyan lo propuesto por Townsend et al. (2008) quienes sugieren la idea de que la dinámica de N podría ser factor regulador de gran importancia en la regeneración de bosques, sin embargo, el mecanismo de esta dinámica no ha sido descrito.

Denslow et al. (1998) reportaron diferencias significativas en las formas disponibles de N entre claros y sitios de dosel cerrado. En este estudio, el amonio presenta las mismas diferencias, además de un incremento significativo con las etapas de regeneración, lo que contrasta con lo reportado por Denslow y colaboradores, quienes identificaron solo una ligera modificación durante el proceso de regeneración, esta ligera variación podría ser explicada por un incremento de la actividad metabólica de los organismos del suelo.

Los ortofosfatos presentaron un comportamiento similar en el análisis multivariado al de los nitratos y la variación no significativa a lo largo del gradiente de regeneración es similar a la reportada por Denslow et al. (1998). Sin embargo, los valores encontrados de fosfatos (0.52 ppm en promedio) fueron menores al rango de 1.39 a 4.56 ppm reportado para el BTP de Los Tuxtlas en otros estudios para el mismo sistema de estudio (Flores-Delgado et al., 1999; Barois et al., 2011). Se ha identificado que el P es un elemento limitante en los bosques tropicales, debido a que es rápidamente inmovilizado en el suelo y estos resultados sugieren

que puede considerarse aún menos disponible durante el proceso de regeneración natural.

La disponibilidad de nutrientes está relacionada directamente con el aporte de materia orgánica en los ecosistemas, pero esta tendencia no se identificó a lo largo del gradiente de regeneración en este estudio, y esto puede deberse al tiempo que tarda la materia orgánica en incorporarse al suelo.

En este estudio se identificó la acidificación del suelo a lo largo del gradiente de regeneración, sin embargo, a pesar de que esta tendencia resultó significativa también se presentó en los sitios de referencia, por lo que no es posible asociarla al proceso de regeneración. La reducción del pH podría estar asociada a la conversión de las formas disponibles de N por efecto de la descomposición microbiana (McCauley et al., 2017).

Contrario a lo esperado, no fue posible identificar un recambio en la dominancia de los grupos funcionales de microbiota a lo largo del gradiente de regeneración. Las bacterias fueron el grupo dominante en todos los claros y sitios de referencia, sin embargo, probablemente no fue posible observar el comportamiento esperado debido al intervalo de etapas que fue evaluado en este estudio.

En el análisis de ordenación no fue posible observar una tendencia de agrupación de los sitios con base en los grupos funcionales del suelo. Sin embargo, si es posible definir una separación entre los organismos procariontes y los eucariontes.

Finalmente, el análisis de redundancia mostró que la distribución de los grupos funcionales de microorganismos del suelo está explicada en su mayoría por variables asociadas a la disponibilidad de nutrientes (NO_3^- , NH_4^+ y MOS), sin embargo, no fue posible identificar alguna tendencia de agrupamiento para las etapas de regeneración. Se observó que existe una gran diferencia entre las etapas de claros y los sitios de referencia. En este análisis resultó evidente nuevamente la gran heterogeneidad que existe dentro del BTP.

VI.3. Modelos de ecuaciones estructurales

El modelo teórico construido *a priori* en el que se sugiere que la etapa de regeneración afecta la disponibilidad de luz, después la comunidad de plantas y las propiedades y comunidades del suelo, no fue apoyado por los datos.

La disponibilidad de luz no cambió con la etapa de regeneración del claro. Esto representa un efecto contrario a lo que ha sido reportado en la literatura y podría estar explicado por la alta heterogeneidad espacial dentro del BTP, así como por su tamaño y forma. Montgomery y Chazdon (2002) identificaron que la distribución espacial de la luz ocurre a través de interacciones complejas entre la vegetación del dosel y el sotobosque, y la influencia de estas interacciones afecta directamente la luz transmitida a nivel del suelo. La densidad de la vegetación incrementa y por lo tanto la disponibilidad de luz disminuye. Fue en este rango de altura (hasta 0.75 m) en el que se tomaron las fotografías hemisféricas.

Tampoco se encontró el efecto esperado de la luz sobre la composición de la comunidad de plantas. Esto puede explicarse porque al no encontrarse una variación en la disponibilidad de luz a nivel del suelo, la respuesta de la comunidad de plantas probablemente fue regulada por la modificación de otros factores, como la disponibilidad de agua, efecto que se puso a prueba en el modelo alternativo.

Por otro lado, en este modelo se encontró que la comunidad de plantas afecta las propiedades del suelo. Este efecto ha sido reportado en otros trabajos y resalta la importancia de las especies vegetales como reguladores de múltiples procesos dentro del ecosistema (Laughlin, 2011; Maestre et al., 2012). Sin embargo, es importante señalar que existen pocos datos reportados sobre cómo se desarrolla el recambio de especies en el proceso de regeneración natural. Conocer la identidad taxonómica de las especies nos permite generar una idea sobre el tipo de relaciones que estas establecen. En este trabajo se registraron un gran número de especies micorrízicas y fijadoras de N. La presencia de las especies anteriores es capaz de modificar las propiedades del suelo.

En contraste, ni la comunidad de plantas ni las propiedades del suelo afectaron a los grupos microbianos. Esto no coincide con lo reportado por otros autores, quienes identificaron una influencia directa de la comunidad de plantas sobre la composición de la comunidad microbiana (Kulmatiski y Bear, 2011; Yergeau et al., 2010). A pesar de ello, la interacción entre estas comunidades es determinante para el desarrollo del proceso de regeneración ya que la interacción plantas-microbiota incrementa la velocidad con la que se desarrollan los procesos sucesionales (Kulmatiski y Bear, 2011).

La exploración de diversos modelos alternativos permitió observar que un modelo en donde la etapa de regeneración afecta directamente las propiedades del suelo empezando con el contenido de agua, lo cual a su vez modifica la cobertura de la comunidad de herbáceas y finalmente los grupos funcionales microbianos del suelo, es mejor que el modelo en donde el efecto va primero sobre la vegetación y después el suelo, como suponía en el modelo planteado originalmente.

Se ha reportado que la disponibilidad de agua es un factor determinante en la composición de la comunidad microbiana, así como de la estructura de la comunidad de plantas (Kreft y Jetz, 2007; Drenovsky et al., 2010) es por ello que en futuros estudios debe considerarse como un factor limitante incluso en un bosque tropical perennifolio, en donde este recurso no ha sido considerado de gran relevancia, sin embargo adquiere significancia en condiciones de pendiente pronunciada, baja exposición a la luz solar y la temporalidad del muestreo.

En este modelo alternativo se reflejan relaciones significativamente marginales entre el contenido de agua en el suelo y la comunidad de especies herbáceas y entre la cobertura de especies herbáceas y la composición de la comunidad microbiana. Estos resultados concuerdan con lo reportado por Yergeau et al. (2010) quienes reportaron que la vegetación y las características del suelo, asociadas a la variación espacial, son los principales factores que explican la variación en la estructura de la comunidad microbiana. Estos autores identificaron que los patrones de los biomarcadores (PLFAs) fueron influenciados ya sea por el suelo o por factores asociados a la vegetación, por lo que es probable que este

mismo comportamiento se pueda observar para la regeneración natural en claros con un set de datos más robusto, lo que resalta la limitación que puede surgir de analizar datos en un solo momento en el tiempo como fue en nuestro caso (Nicotra et al., 1999).

Rivest et al. (2019) reportaron que algunas propiedades del suelo pueden ser más importantes para definir la estructura de la comunidad microbiana del suelo que la vegetación. Sin embargo, no fue posible identificar ese comportamiento en ninguno de los modelos puestos a prueba en este trabajo, pero resulta interesante destacar que en el modelo alternativo la relación entre la composición de la comunidad de las especies herbáceas y la composición de la comunidad microbiana fue marginalmente significativa.

VI.4. Discusión general

Se detectaron pocos cambios en el microambiente, la vegetación y el suelo a lo largo de las etapas de regeneración. En general los claros difieren de sus sitios de referencia principalmente por las comunidades de especies herbáceas y arbustivas, el contenido de agua en el suelo y la concentración de amonio. Estos resultados son similares con los reportados en otros estudios (Osman, 2013; Powers y Marín-Spiotta, 2017; Hissa et al., 2019), lo que sugiere que tras un disturbio de origen natural como la apertura de un claro los efectos más grandes se ven amortiguados por la vegetación. Sin embargo, es necesario mencionar que existe una gran variación entre claros que puede ser explicada principalmente por el diverso origen de su creación (Martínez-Ramos, 1988), desde la identidad taxonómica del árbol caído hasta condiciones geográficas como la altitud, pendiente y orientación. Se ha determinado, por ejemplo, que procesos de regeneración natural tienen una probabilidad más alta de ocurrir en sitios con pendientes más pronunciadas (Molin et al., 2017).

Por otro lado, los resultados de este trabajo resaltan la importancia de explorar nuevos patrones y variables asociadas al proceso de regeneración y de

reconsiderar aquellas establecidas en los primeros estudios (Chazdon y Fetcher, 1984; Chazdon y Pearcy, 1986; Chazdon et al., 1999) asociados a la dinámica del bosque tropical perennifolio.

Finalmente es necesario reconocer las limitaciones de este estudio, a pesar de que los cambios en la comunidad de las especies de plantas resultan evidentes, la evaluación en 15 etapas del proceso de regeneración natural no permitió observar cambios en las comunidades del suelo, por lo que debe considerarse el realizar una evaluación con un mayor número de etapas o un diseño experimental que permita seguir el desarrollo del proceso con un mayor número de réplicas de cada claro.

VII. CONCLUSIONES

A pesar de que existe una tendencia a la disminución en la apertura del dosel y la etapa de regeneración, ésta no se encuentra relacionada con las estrategias regenerativas de las especies de plantas.

Se identificaron pocas variaciones en la estructura y composición de la comunidad de plantas en el gradiente de regeneración natural, la mayoría asociadas a las formas de vida arbustivas y herbáceas.

Se detectó un comportamiento de la riqueza de especies como lo planteado por Connell en la Hipótesis del Disturbio Intermedio.

La clasificación tradicional de las especies en pioneras o tolerantes a la sombra no resulta adecuada ya que muchas se desarrollan en un gradiente del recurso luz y no específicamente en alguno de sus extremos.

Existen especies que podrían actuar como moduladoras de la estructura de la comunidad, como es el caso de la palma *Astrocaryum mexicanum*.

Existen pocas variaciones en las propiedades físicas, químicas y las comunidades microbianas del suelo a lo largo del gradiente de regeneración. Las principales variaciones estuvieron relacionadas a la disponibilidad de N y P.

El agua en el suelo fue un importante descriptor de la variación durante el proceso de regeneración.

La estructura y biomasa de la comunidad microbiana del suelo no se modificaron con la etapa de regeneración; las bacterias fueron el grupo dominante.

No se identificaron las relaciones causales establecidas con base en la literatura en el modelo de regeneración natural.

El contenido de agua debe ser considerado como un elemento de control en diversos procesos dentro de la regeneración del bosque tropical perennifolio.

Existe una alta heterogeneidad en el bosque tropical perennifolio, aún en sitios de bosque maduro.

VIII. REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Aide T.M., M.L. Clark, H.R. Grau, D. López-Carr, M.A. Levy, D. Redo, M. Bonillo-Moheno, G. Riner, M.J. Andrade-Núñez y M. Muñiz. 2013. *Biotropica* 45: 262-271.
- Alexander, M. 1981. Biodegradation of chemicals of environmental concern. *Science* 211 (4478): 132-138.
- Álvarez-Buylla E, Martínez-Ramos M. 1992. The demography of a neotropical pioneer tree: an evaluation of the pioneer-climax paradigm. *Journal of Ecology* 80: 275-290.
- Álvarez-Buylla, R. y Martínez-Ramos, M. 1990. Seed bank versus seed rain in the regeneration of a tropical Pioneer tree. *Oecologia* 84: 314-325.
- Álvarez-Sánchez, J., Olivares, J., Caprile, A., Guzmán, L. y Viguera, A. 2002. Meso y macrofauna de la hojarasca en dosel de una selva húmeda. *Folia Entomológica Mexicana* 41: 105-108.
- Anderson, J. y Swift, M. 1983. Decomposition in tropical forests. En: *The Tropical Rain Forest*. Sutton, S., Whitmore, T. y Chadwick, A. (Eds.) Blackwell Scientific Publications, Oxford. 287-309 pp.
- Artursson, V., Finlay, R. y Jansson, J. 2006. Interactions between arbuscular mycorrhizal fungi and bacteria and their potential for stimulating plant growth. *Environmental Microbiology* 8: 1-10.
- Augspurger, C. 1984. Pathogen mortality of tropical tree seedlings: experimental studies on the effects of dispersal distance, seedling density, and light conditions. *Oecologia* 61: 211-217.
- Baath, E. 2003. The use of neutral lipid fatty acids to indicate the physiological conditions of soil fungi. *Microbial ecology* 45: 373-383.
- Bagyaraj, D.J., Sharma, M.P., Maiti, D. 2015. P Nutrition of crops through arbuscular mycorrhizal fungi. *Current Science* 108 (7): 1288-1293.

- Baker, K., Langenheder, S., Nicol, G., Ricketts, D., Killham, K., Campbell, C. et al. 2009. Environmental and spatial characterization of bacterial community composition in soil to inform sampling strategies. *Soil Biology and Biochemistry* 41: 2292–2298.
- Baker, T., Phillips, O., Malhi, Y., Almeida, S., Arroyo, L., Di Fiore, A., Erwin, T., Higuchi, N., Killeen, T., Laurance, S., Laurance, W., Lewis, S., Monteagudo, A., Neill, D., Vargas, P., Pitman, N., Silva, J. y Martínez, R. 2004 Increasing biomass in Amazonian forest plots. *Philosophical Transactions of the Royal Society B*. 359: 353-365.
- Bardgett, R. 2005. *The Biology of Soil* (Oxford University Press, New York).
- Barea, J. 2000. Rhizosphere and mycorrhiza of field crops. En: Toutant, J., Balazs, E., Galante, E., Lynch, J., Schepers, J., Werner, D. y Werry, P. (Eds) *Biological Resource Management: Connecting Science and Policy* (OECD) (pp 110–125) INRA, Editions and Springer.
- Barea, J., Azcon, R., Azcon-Aguilar, C. 2002. Mycorrhizosphere interactions to improve plant fitness and soil quality. *Antonie van Leeuwenhoek* 81: 343-351.
- Barois I. et al. 2011 La biodiversidad en el suelo: estudio de caso en la Sierra de SantaMarta (Reserva de la Biosfera Los Tuxtlas) In: Cruz-Angón AC (ed) *La biodiversidad en Veracruz: estudio de estado, vol 1. Ambientes terrestres*. CONABIO, Gobierno del Estado de Veracruz, Universidad Veracruzana, Instituto de Ecología, A.C. México., Veracruz, México, pp 271-283
- Barrios E., G. Sileshi, K. Sheperd et al. 2012. En: Wall D. (ed.). *Soil Ecology and Ecosystem Services*. Oxford University Press, UK. pp. 315-330.
- Bashan, Y. y Holguin, G. 1998. Proposal for the division of plant growth-promoting rhizobacteria into two classifications: biocontrol-PGPB (plant growth-promoting bacteria) and PGPB. *Soil Biology Biochemistry* 30: 1225-1228.
- Bazzaz, F. 1983. Characteristics of populations in relation to disturbance in natural and man-modified ecosystems. En: *Disturbance and Ecosystems:*

Components of Response. Mooney, H. y Godron, M. (Eds.) Springer, Berlin. 259-275 pp.

Bazzaz, F. 1990. Plant-plant interactions in successional environments. En: Grace, J. y Tilman, D. (Eds). Perspectives on plant competition. Academic Press, San Diego USA, pp 239–263.

Bazzaz, F. 1996. Plants in changing environments: linking physiological, population, and community ecology. Cambridge University Press, Cambridge.

Belcher, J., Keddy, P. y Twolan-Strutt, L. 1995. Root and shoot competition intensity along a soil depth gradient. *Journal of Ecology* 83: 673–682.

Bending, G., Aspray, T. y Whipps, J. 2006. Significance of microbial interactions in the mycorrhizosphere. *Advances in Applied Microbiology* 60: 97-132.

Bezemer, M., Lawson, C., Hedlund, A., Brooks, A., Igual, J., Mortimer, S. y van der Putten, W. 2006. Plant species and functional group effects on abiotic and microbial soil properties and plant-soil feedback responses in two grasslands. *Journal of Ecology* 94: 893-904.

Binkley, D. y Giardina, C. 1997. Nitrogen fixation in tropical forest plantations. ACIAR Monograph Series 43: 297-337.

Blake, J., y Hoppes, W. 1986. Influence of resource abundance on use of tree-fall gaps by birds in an isolated woodlot. *Auk* 103: 328–340.

Boddy, L. 1999. Saprotrophic cord-forming fungi: meeting the challenge of heterogeneous environments. *Mycologia* 91: 13–32.

Bongers F., Popma J. e Iriarte-Vivar S. 1988. Response of *Cordia megalantha* Blake seedlings to gap environments in tropical rain forest. *Functional Ecology* 2: 379-390.

Bongers, F., Poorter, I., Hawthorne, W.D. y Sheil, D. 2009. The intermediate disturbance hypothesis applies to tropical forest, but disturbance contributes little to tree diversity. *Ecology Letters* 12: 798-805.

- Boukili, V. y Chazdon, R. 2017. Environmental filtering, local site factors and landscape context drive changes in functional trait composition during tropical forest succession. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics* 24: 37-47.
- Brandani, A., Hartshorn, G., Orians, G. 1988. Internal heterogeneity of gaps and species richness in Costa Rican tropical wet forest. *Journal of Tropical Ecology* 4: 99-119.
- Broek, A. y Vanderleyden, J. 1995. Genetics of the *Azospirillum* plant root association. *Critical Reviews in Plant Sciences* 14: 445-466.
- Brokaw, L. 1985. Gap phase regeneration of three pioneer tree species in a tropical forest. *Journal of Ecology* 75: 9-19.
- Brokaw, N. y Busing, R. 2000. Niche versus chance and tree diversity in forest gaps. *Trends in Ecology and Evolution* 15 (5): 183-188.
- Brown, M. y Parker, G. 1994. Canopy light transmittance in a chronosequence of mixed-species deciduous forests. *Canadian Journal of Forest Research* 24: 1694-1703.
- Brown, S. y Lugo, A. 1990. Tropical secondary forests. *Journal of Tropical Ecology* 6: 1-32.
- Buringh, P. 1979. Introduction to the study of soils in tropical and subtropical region. 3º Edición. PUDOC. Centre for Agricultural Publishing and Documentation. Wageningen. The Netherlands.
- Cañadas, A., Rade, D., Andrade, J., Ciro, J., Molina, C., Zambrano, M. y Wehenkel, C. 2017. Gap edge attributes in Neotropical rainforest, Ecuador. *Journal of Tropical Biology* 66 (1): 149-163.
- Canham, C., Finzi, A., Pacala, S. y Burbank, D. 1994. Causes and consequences of resource heterogeneity in forests: interspecific variation in light transmission by canopy trees. *Canadian Journal of Forest Research* 24: 337-349.

- Canham, J., Denslow, J., Platt, W., Runkle, J., Spies, T. y White, P. 1990. Light regimes beneath closed canopies and tree-fall gaps in temperate and tropical forests. *Canadian Journal of Forest Research* 20: 620-631.
- Cavagnaro, T., Barrios-Masias, F. y Jackson, L. 2012. Arbuscular mycorrhizas and their role in plant growth, nitrogen interception and soil gas efflux in an organic production system. *Plant Soil* 35: 1–14.
- Champlin, T., Kilgo, J. y Moorman, C. 2009. Food abundance does not determine bird use of early successional habitat. *Ecology* 90: 1586–1594.
- Chao, A. y Jost, L. 2012. Coverage-based rarefaction and extrapolation: standardizing samples by completeness rather than size. *Ecology* 93 (12): 2533-2547.
- Chapin, F., Matson, P. y Mooney, H.A. 2011. Principles of Terrestrial Ecosystem Ecology. Springer. 398 pp.
- Chazdon R. y Pearcy W. 1991. The importance of sunflecks for forest understory plants. *Bio-Science* 41: 760-766.
- Chazdon, R. 2003. Tropical forest recovery: legacies of human impact and natural disturbances. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics* 6: 51-71.
- Chazdon, R. 2008. Chance and determinism in tropical forest succession. En: Carson, W. y Schnitzer, S. (Eds). Tropical Forest community ecology. Wiley-Blackwell, West Sussex, pp 384–408.
- Chazdon, R. 2013. Tropical Forest Regeneration. *Encyclopedia of Biodiversity* 7: 277-286.
- Chazdon, R. y Fetcher, N. 1984. Photosynthetic light environments in a lowland tropical rain forest in Costa Rica. *Journal of Ecology* 72: 553-564.
- Chazdon, R. y Uriarte, M. 2016. Natural regeneration in the context of large-scale forest and landscape restoration in the tropics. *Biotropica* 48 (6): 709-715.

- Chazdon, R., Colwell, R. and Denslow, J. 1999. Tropical tree richness and resource based niches. *Science* 285: 1459a.
- Chazdon, R., Letcher, S., van Breugel, M., Martinez-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: 273–289.
- Chazdon, R., Pearcy, R., Lee, D. y Fetcher, N. 1996. Photosynthetic responses of tropical forest plants to contrasting light environments. En: Mulkey, S., Chazdon, R. y Smith, A. (Eds.). *Tropical forest plant ecophysiology*. Chapman and Hall, New York.
- Cheng, L., Booker, F., Tu, C., Burkey, K., Zhou, L., Shew, H., Ruffy, T., y Hu, S. 2012. Arbuscular mycorrhizal fungi increase organic carbon decomposition under elevated CO₂. *Science* 337: 1084–1087.
- CIFOR. 2005. *State of the World's Forests*. FAO.
- Cintra, R. 1997. Leaf litter effects on seed and seedling predation of the palm *Astrocaryum murumuru* and the legume tree *Dipteryx micrantha* in Amazonian forest. *Journal of Tropical Ecology* 13: 709-725.
- Clarck, D. y Clark, D. 1991. The impact of physical damage on canopy tree regeneration in a tropical rain forest. *Ecology* 79: 447-458.
- Clark, D., Clark, D. y Read, J. 1998. Edaphic variation in the mesoscale distribution of tree species in a neotropical rain forest. *Journal of Ecology* 86: 101–112.
- Clark, D., Clark, D., Sandoval R. y Vinicio Castro, C. 1995. Edaphic and human effects on landscape scale distributions of tropical rain forest palms. *Ecology* 76: 2581–2594.
- Clark, D., Palmer, M. y Clark, D. 1999. Edaphic factors and the landscape-scale distributions of tropical rain forest trees. *Ecology* 80: 2662–2675.

- Cleveland, C., Houlton, B., Neill, C., Reed, S., Townsend, A. y Wang, Y. 2010. Using indirect methods to constrain symbiotic nitrogen fixation rates: a case study from an Amazonian rain forest. *Biogeochemistry* 99: 1-13.
- Cole, D. 1995. Soil nutrient supply in natural and managed forests. *Plant and Soil* 169: 43-53.
- Coley, P. 1983. Herbivory and defense characteristics of tree species in lowland tropical forest. *Ecological Monographs* 53: 209-233.
- Connell, J. 1978. Diversity in tropical rain forest and coral reefs. *Science* 199: 1302-1310.
- Connell, J. 1989. Some processes affecting the species composition in forest gaps. *Ecology* 70: 560–562.
- Connolly, J., Bell, T., Bolger, T., Brophy, C., Carnus, T., Finn, J., Kirwan, L., Levine, J., Lüscher, A., Picasso, V., Roscher, C., Sebastia, M., Suter, M. y Weigelt, A. 2013. An improved model to predict the effects of changing biodiversity levels on ecosystem function. *Journal of Ecology* 101: 344-355.
- Dalling, J. y Hubbell, S. 2002. Seed size, growth rate and gap microsite conditions as determinants of recruitment success for pioneer species. *Journal of Ecology* 90: 557-568.
- Dalling, J., Winter, K. y Hubbell, S. 2004. Variation in growth responses of neotropical pioneers to simulated forest gaps. *Functional Ecology* 18: 725-736.
- Delgadillo, E. 2006. Análisis de la estructura de la vegetación en una zona de borde de una selva tropical húmeda. Tesis de Licenciatura. Facultad de Ciencias. Universidad Nacional Autónoma de México, Ciudad de México, 67 pp.
- Delgadobaquerizo, M., Reich, P., Khachane, A., Campbell, C., Thomas, N., Freitag, T., Al-Soud, W., Sorensen, S., Bardgett, R. y Singh, B. 2016. It is elemental: soil nutrient stoichiometry drives bacterial diversity. *Environmental Microbiology* 19: 1176.

- Dennis, P., Newsham, K., Rushton, S., Ord, V., O'Donnell, A. y Hopkins, D. 2013. Warming constrains bacterial community responses to nutrient inputs in a southern, but not northern, maritime Antarctic soil. *Soil Biology and Biochemistry* 57: 248–255.
- Denslow, J. 1985. Disturbance-mediated coexistence of species. En: Pickett, S. y White, P. (Eds.) *The Ecology of natural disturbance and patch dynamics*. Academic Press, San Diego.
- Denslow, J., Ellison, A. y Sanford, R. 1998. Treefall gap size effects on above-and below-ground processes in a tropical wet forest. *Journal of Ecology* 86: 597-609.
- Denslow, J., Schultz, J., Vitousek, P. y Strain, B. 1990. Growth responses of tropical shrubs to treefall gap environments. *Ecology* 71: 165-179.
- Departamento de Botánica, Instituto de Biología (IBUNAM). Catálogo ilustrado de especies. Portal de Datos Abiertos UNAM (en línea), México, UNAM <http://datosabiertos.unam.mx/IBUNAM:MEXU:102886>
- Díaz, S., Pascual, U., Stenseke, M., Martín-López, B., Watson, R. T., Molnár, Z., Hill, R., Chan, K. M. A., Baste, I. A., Brauman, K. A., Polasky, S., Church, A., Lonsdale, M., Larigauderie, A., Leadley, P. W., van Oudenhoven, A. P. E., van der Plaats, F., Schröter, M., Lavorel, S., Aumeeruddy-Thomas, Y., Bukvareva, E., Davies, K., Demissew, S., Erpul, G., Failler, P., Guerra, C. A., Hewitt, C. L., Keune, H., Lindley, S. y Shirayama, Y. 2018. Assessing nature's contributions to people. *Science* 359: 270–272.
- Dirzo, R. 2001. Tropical forest. En: Chapin III S., Sala, E y Huber, E. (Eds). *Global Biodiversity in a changing environment. Scenarios for the 21st century*. Ecological Studies 152. Springer. Estados Unidos. pp 251-276.
- Doran, J. y Parkin, T. 1994 Defining and assessing soil quality. En: Doran, J., Coleman, D., Bezdicek, D. y Stewart, B. (Eds.). *Defining soil quality for a sustainable environment*. ASA/SSSA, Madison, Wisconsin Special publication 35: 3-21.

- Drenovsky, R., Steenwerth, K., Jackson, L. y Scow, K. 2010. Land use and climatic factors structure regional patterns in soil microbial communities. *Global Ecology and Biogeography* 19: 27-39.
- Endler, J. 1993. The color of light in forests and its implications. *Ecological Monographs* 63: 1-27.
- Estrada, A. y Coates. 1983. Rainforest in Mexico: research and conservation at Los Tuxtlas. *Oryx*. 17: 201-204.
- Feener, D. y Schupp, E. 1998. Effect of treefall gaps on the patchiness and species richness of Neotropical ant assemblages. *Oecologia* 116: 191–201.
- Fetcher, N., Oberbauer, F. y Strain, B. 1985. Vegetation effects on microclimate in lowland tropical forest in Costa Rica. *International Journal of Biometeorology* 29: 145-155.
- Fierer, N., Strickland, M., Liptzin, D., Bradford, M. y Cleveland, C. 2009. Global patterns in belowground communities. *Ecology Letters* 12 (11): 1238-1249.
- Fisher, J., Hurt, G., Thomas, R. y Chambers, J. 2008. Clustered disturbances lead to bias in large-scale estimates based on forest sample plots. *Ecology Letters* 11: 554–563.
- Flores-Delgadillo, L., Sommer-Cervantes, I., Alcalá-Martínez, J. y Álvarez-Sánchez, J. 1999. Estudio morfogenético de algunos suelos de la región de Los Tuxtlas, Veracruz, México. *Revista Mexicana de Ciencias Geológicas* 16: 81-88.
- Flores-Rentería, D. 2015. Efectos de la fragmentación del encinar en las interacciones planta-suelo-microorganismos. Tesis Doctoral. Universidad Autónoma de Madrid.
- Flores, J., Coates, R., Sánchez-Cordero, V., y V. Mendieta. 2014. Mamíferos terrestres de la Estación de Biología Tropical de Los Tuxtlas. *Revista Digital Universitaria* 15 (4): 1-10.

- Fonseca, W., Rey-Benayas, J. y Alice, F. 2011. Carbon accumulation in the biomass and soil of different aged secondary forests in the humid tropics of Costa Rica. *Forest and Ecology Management* 262: 1400–1408.
- Franche, C., Lindström, K., Elmerich, C. 2009. Nitrogen-fixing bacteria associated with leguminous and non-leguminous plants. *Plant Soil* 321: 35-59.
- Frazer, G., Canham, C. and Lertzman, K. 1999. Gap light analyzer (GLA), version 2.0: imaging software to extract canopy structure and gap light transmission indices from true-color fisheye photographs, user manual and program documentation. Simon Frazer University, Burnaby, British Columbia, Canada, and Institute of Ecosystem Studies, Millbrook, New York, USA, pp. 34.
- Frelich, L.E. 2002. Forest dynamics and disturbance regimes: studies from temperate evergreen–deciduous forest. Cambridge University Press, New York, NY, USA.
- Frostegard, A., Tunlid, A. y Baath E. 1993. Phospholipid fatty acids composition, biomass, and activity of microbial communities from two soil types experimentally exposed to different heavy metals. *Applied Environment Microbiology*. 59:3605–3617.
- Fukui, D., Hirao, T., Murakami, M. y Hirakawa, H. 2011. Effects of treefall gaps created by windthrow on bat assemblages in a temperate forest. *Forest Ecology Manage.* 261: 1546–1552.
- Gavito M. y Olsson P. 2003. Allocation of plant carbon to foraging and storage in arbuscular mycorrhizal fungi. *FEMS Microbiology Ecology* 45: 181-187.
- Geist, H. y Lambin, E. 2001. What drives tropical deforestation? A meta-analysis of proximate and underlying causes of deforestation base on sub national case study evidence. Lucc report, series: 4. CIACO. Printshop, Bélgica.
- Geist, H. y Lambin, E. 2002. Proximate causes and undelaying driving forces of tropical deforestation. *BioScience* 52 (2): 142-149.
- Glick, B. 1995. The enhancement of plant growth by free-living bacteria. *Canadian Journal of Microbiology* 41: 109–117.

- Gorham, L., King, S., Keeland, B. y Mopper, S. 2002. Effects of canopy gaps and flooding on homopterans in a bottomland hardwood forest. *Wetlands* 22: 541–549.
- Greenberg, C. 2001. Response of reptile and amphibian communities to canopy gaps created by wind disturbance in the southern Appalachians. *Forest Ecology Management* 148: 135–144.
- Greenberg, C. y Lanham, J. 2001. Breeding bird assemblages of hurricane-created gaps and adjacent closed canopy forest in the southern Appalachians. *Forest Ecology Manage* 154: 251–260.
- Grime, J. 2002. Plant strategies, vegetation processes, and ecosystem properties. Wiley, West Sussex.
- Guariguata, M., Chazdon, R., Denslow, J., Dupuy, J. y Anderson, L., 1997. Structure and floristics of secondary and old-growth forest stands in lowland Costa Rica. *Plant Ecology* 132: 107–120.
- Guzmán-Grajales, S. y Walker, L. 1991. Differential seedling responses to litter after hurricane Hugo in the Luquillo experimental forest, Puerto Rico. *Biotropica* 23: 407-413.
- Haas, D., Keel, C., Laville, J., Maurhofer, M., Oberliansli, T., Schnider, U., Voisard, C., Wüthrich, B. y Defago, G. 1991. Secondary metabolites of *Pseudomonas fluorescens* strain CHA0 involved in the suppression of root diseases. En: Hennecke, H. y Verma, D. (Eds) *Advances in Molecular Genetics of Plant-microbe Interactions* (pp 450–456). Kluwer Academic Publisher, Dordrecht.
- Harris, R., Karlen, D. y Mulla, D. 1996. A conceptual framework for assessment and management of soil quality and health. En: Doran, J. y Jones, A. (Eds.). *Methods for assessing soil quality. Science Society of America, Special publication* 49: 61-82.
- Henry, H. and Aarssen, L. 1999. The interpretation of stem diameter-height allometry in trees: biomechanical constraints, neighbour effects, or biased regressions? *Ecology Letters* 2: 89–97.

- Hill, J. y Curran, P. 2003. Area, shape, and isolation of tropical forest fragments: effects on tree species diversity and implications for conservation. *Journal of Biogeography* 30: 1391-1403.
- Hill, J., Hamer, K., Tangah, J. y Dawood, M. 2001. Ecology of tropical butterflies in rainforest gaps. *Oecologia* 128: 294–302.
- Hissa, N., Silva, L., Rolim, S. y Reynauld, C. 2019. Atlantic Forest topsoil nutrients can be resistant to disturbance and forest clearing. *Biotropica* 51: 342-354.
- Hodge, A., Campbell, C., y Fitter, A. 2001 An arbuscular mycorrhizal fungus accelerates decomposition and acquires nitrogen directly from organic material. *Nature* 413: 297–299.
- Hubbell, S. y Foster, R. 1990. Structure, dynamics, and equilibrium status of old-growth forest on Barro Colorado Island. En Gentry, A. (Ed).. Four Neotropical rainforests. Yale University Press, New Haven, Connecticut, USA.
- Hughes, R., Kauffman, J. y Jaramillo, V. 1999. Biomass, carbon and nutrient dynamics of secondary forests in a humid tropical region of Mexico. *Ecology* 80: 1892–1907.
- Huston, M. 1979. A general hypothesis of species diversity. *American Naturalist* 113: 81-101.
- Huston, M. 1994. Biological diversity – The coexistence of species on changing landscapes. Cambridge University Press, Cambridge. 701 pp.
- Huston, M. y Smith, T. 1987. Plant succession: life history and competition. *The American Naturalist* 130: 168–198.
- Ibarra-Manríquez G., Martínez-Ramos M., Dirzo R. y Núñez-Farfán J. 1997. La vegetación. En: González-Soriano E., Dirzo R. y Vogt R. (Eds.). Historia Natural de Los Tuxtlas, pp. 61-85, Universidad Nacional Autónoma de México, México, D.F.

- Ibarra-Manríquez, G. y Sinaca, S. 1995. Lista florística comentada de la Estación de Biología Tropical “Los Tuxtlas”, Veracruz, México. *Revista de Biología Tropical* 43 (1-3): 75-115.
- Ibarra-Manríquez, G. y Sinaca, S. 1996a. Estación de Biología Tropical “Los Tuxtlas”, Veracruz, México: Lista florística comentada (Mimosaceae a Verbenaceae). *Revista de Biología Tropical* 44: 41-60.
- Ibarra-Manríquez, G. y Sinaca, S. 1996b. Lista comentada de plantas de la Estación de Biología Tropical “Los Tuxtlas”, Veracruz, México: (Violaceae-Zingiberaceae). *Revista de Biología Tropical* 44: 427-447.
- IBIUNAM. Instituto de Biología. Estación de Biología Tropical Los Tuxtlas. 2016. Disponible en: <http://www.ibiologia.unam.mx/tuxtlas/tuxtlas.htm>
- INEGI. Instituto Nacional de Estadística y Geografía. 2016. Selvas húmedas. Conjunto de Datos Vectoriales de Uso del Suelo y Vegetación escala 1:250 000, serie V. Disponible en: <http://www.inegi.org.mx/>.
- Isbell, F., Cowles, J., Dee, L., Loreau, M., Reich, P., Gonzalez, A., Hector, A. y Schmid, B. 2018. Quantifying effects of biodiversity on ecosystem functioning across times and places. *Ecology Letters* 21: 763-778.
- Jackson, C., Churchill, P. y Roden, E. 2001. Successional changes in bacterial assemblage structure during epilithic biofilm development. *Ecology* 82: 555–566.
- Jansson, J. y Hofmockel, K. 2018. The soil microbiome – from metagenomics to metaproteomics. *Current Opinion in Microbiology* 43: 162-168.
- Jeffries, P. y Barea, J. 2001. Arbuscular Mycorrhiza – a key component of sustainable plant-soil ecosystems. En: Hock, B. (Ed) *The Mycota. Vol. IX Fungal Associations* (pp 95–113). Springer-Verlag, Berlin, Heidelberg.
- Johansson, J., Paul, L. y Finlay, R. 2004. Microbial interactions in the mycorrhizosphere and their significance for sustainable agriculture. *FEMS Microbiology Ecology* 48: 1-13.

- Johnson, N.C. 2010. Resource stoichiometry elucidates the structure and function of arbuscular mycorrhizas across scales. *New Phytologist* 185: 631-647.
- Jost, L. 2006. Entropy and diversity. *Oikos* 113: 363-375.
- Jost, L. y González-Oreja, A. 2012. Midiendo la diversidad biológica: más allá del índice de Shannon. *Acta Zoologica Lilloana* 56 (1-2): 3-14.
- Kabakoff, R. y Chazdon, R. 1996. Effects of canopy species dominance on understorey light availability in low-elevation secondary forest stands in Costa Rica. *Journal of Tropical Ecology* 12: 779-788.
- Keddy, P. 2001. En: Usher, M. (Ed). Competition. Kluwer Academic Publishers, Dordrecht.
- Kellner, J. y Asner, G. 2009. Convergent structural responses of tropical forests to diverse disturbance regimes. *Ecology Letters* 12: 887–897.
- Kellner, J., Clark, D. y Hubbell, S. 2009. Pervasive canopy dynamics produce short-term stability in a tropical rain forest landscape. *Ecology Letters* 12: 155-164.
- Khelifa, R., Paquette, A., Messier, C., Reich, P. y Munson, A. 2017. Do temperate tree species diversity and identity influence soil microbial community function and composition? *Ecology and Evolution* 7: 7965–7974.
- Klironomos, J. y Hart, M. 2002. Colonization of roots by arbuscular mycorrhizal fungi using different sources of inoculum. *Mycorrhiza* 12: 181-184.
- Kloepper, J. 1994. Plant growth-promoting rhizobacteria (other systems). En: Okon, Y. (Ed) *Azospirillum/plant associations* (pp 111-118). CRC Press, Boca Raton.
- Kloepper, J. 1996. Host specificity in microbe-microbe interactions. *BioScience* 46: 406-409.
- Kneeshaw, D. y Bergeron, Y. 1998. Canopy gap characteristics and tree replacement in the south-eastern boreal forest. *Ecology* 79: 783–794.
- Krasilnikov, P., Gutiérrez-Castorena, M., Arhens, R., Cruz-Gaistardo, C., Sedov, S. y Solleiro-Rebolledo, E. 2013. The soils of Mexico. World Soils Book Series.

International Union of Soil Sciences. Springer Science Business Media Dordrecht.

Kreft, H. y Jetz, W. 2007. Global patterns and determinants of vascular plant diversity. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA* 104: 5925–5930.

Kubota, Y. 2000. Spatial dynamics of regeneration in a conifer/broad-leaved forest in northern Japan. *Journal of Vegetation Science* 11: 633–640.

Kuijk, M., Anten, N., Oomen, R., Bentum, D. y Werger, M. 2008. The limited importance of size-asymmetric light competition and growth of pioneer species in early secondary forest succession in Vietnam. *Oecologia* 157: 1–12.

Kulmatiski, A. and Beard, K. 2011. Long-term growth legacies overwhelm short-term plant growth effects on soil microbial community structure. *Soil Biology and Biochemistry* 43: 823-830.

Kuske, C., Ticknor, L., Miller, M., Dunbar, J., Davis, J., Barns, S. y Belnap, J. 2002. Comparison of soil bacterial communities in rhizospheres of three plant species and the interspaces in an arid grassland. *Applied and Environmental Microbiology* 68: 1854–1863.

Larsen, J., Jaramillo-López, P., Nájera-Rincon, M., González-Esquivel, C. 2015. Biotic interactions in the rhizosphere in relation to plant and soil nutrient dynamics. *Journal of Soil Science and Plant Nutrition* 15 (2): 449-463.

Larsen, J., Johansen, A., Larsen, S., Heckmann, L., Jakobsen, I. y Krogh, P. 2008. Population performance of collembolans feeding on soil fungi from different ecological niches. *Soil Biology and Biochemistry*. 40: 360-369.

Laskurain, N., Escudero, A., Olano, J., Loidi, J. 2004. Seedling dynamics of shrubs in a fully closed temperate forest: greater than expected. *Ecography* 27: 650-658.

- Laughlin, D. 2011. Nitrification is linked to dominant leaf traits rather than functional diversity. *Journal of Ecology* 99: 1091–1099.
- Laurance, W., Ferreira, L., Rankin-de Merona, J., Laurance, S., Hutchings, R., Lovejoy, T. 1998. Effects of forest fragmentation on recruitment patterns in Amazonian tree communities. *Conservation Biology* 12 (2): 460–464.
- Laurance, W., Oliveira, A., Laurance, S., Condit, R., Nascimiento, H., Sanchez-Thorin, A., Lovejoy, T., Andrade, A., D'Angelo, S., Ribeiro, J. y Dick, C. 2004. Pervasive alteration of tree communities in undisturbed Amazonian forests. *Nature*. 428: 171–175.
- Laurance, W., Pérez-Salicrup, D., Delamonica, P., Fearnside, P., D'Angelo, S., Jerozolinski, A., Pohl, L. y Lovejoy, T. 2001. Rain forest fragmentation and the structure of Amazonian liana communities. *Ecology* 82 (1): 105–116.
- Lebrija-Trejos, E., Meave, J., Poorter, L., Pérez-García, E., Bongers, F. 2010. Pathways, mechanisms and predictability of vegetation change during tropical dry forest succession. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics* 12: 267–275.
- Lebrija-Trejos, E., Pérez-García, E., Meave, J., Poorter, L. y Bongers, F. 2011. Environmental changes during secondary succession in a tropical dry forest in Mexico. *Journal of Tropical Ecology* 27: 477-489.
- Lefcheck, J. 2016. PiecewiseSEM: Piecewise structural equation modelling in R for ecology, evolution, and systematics. *Methods in Ecology and Evolution* 7: 573-579.
- Lemanceau, P. y Alabouvette, C. 1993. Suppression of *Fusarium* wilts by fluorescent pseudomonads: mechanisms and applications. *Biocontrol Science and Technology* 3: 219–234.
- Lewis, S., Malhi, Y., y Phillips, O. 2004. Fingerprinting the impacts of global change on tropical forests. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London Series B* 359: 437-462.

- Linderman, R. 1988. Mycorrhizal interactions with the rhizosphere microflora: the Mycorrhizosphere effect. *Phytopathology* 78: 366-370.
- Lines, E., Zavala, M., Purves, D. and Coomes, D. 2012. Predictable changes in aboveground allometry of trees along gradients of temperature, aridity and competition. *Global Ecology and Biogeography* 21, 1017–1028.
- Lozano, Y., Hortal, S., Armas, C., Pugnaire, F. 2014. Interactions among soil, plants, and microorganisms drive secondary succession in a dry environment. *Soil Biology and Biochemistry* 78: 298-306.
- Lugtenberg, B., Weger de L. y Bennett, J. 1991. Microbial stimulation of plant growth and protection from disease. *Current Opinion of Microbiology* 2: 457-464.
- MaCarthy, J. 2001. Gap dynamics of forest trees: a review with particular attention to boreal forests. *Environmental Review* 9: 1–59.
- Maestre F., Quero, J., Gotelli, N., et al. 2012. Plant species richness and ecosystem multifunctionality in global drylands. *Science* 335 (6065): 214–218.
- Mai-Prochnow, A., Clauson, M., Hong, J. y Murphy, A. 2016. Gram positive and Gram negative bacteria differ in their sensitivity to cold plasma. *Nature* 6: 38610.
- Manabe, T., Shimatani, K., Kawarasaki, S., Aikawa, S. y Yamamoto, S. 2008. The patch mosaic of an old-growth warm-temperate forest: patch-level descriptions of 40-year gap-forming processes and community structures. *Ecological Research* 24: 575–586.
- Mansfeld-Giese, K., Larsen, J., Bodker, L. 2002. Bacterial populations associated with mycelium of the arbuscular mycorrhizal fungus *Glomus intraradices*. *FEMS Microbiology Ecology* 41: 133-140.
- Marín-Spiotta, E., Ostertag, R. y Silver, W. 2007. Long-term patterns in tropical reforestation: plant community composition and aboveground biomass accumulation. *Ecological Applications* 17: 828-839.

- Marshall, A., Willcock, S., Platts, P., et al. 2012. Measuring and modelling aboveground carbon and tree allometry along a tropical elevation gradient. *Biological Conservation* 154: 20–33.
- Martin, P., Newton, A. y Bullock, J. 2013. Carbon pools recover more quickly than plant biodiversity in tropical secondary forests. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 280: 20132236.
- Martínez-Ramos, M. 1994. Regeneración natural y diversidad de especies arbóreas en selvas húmedas. *Boletín de la Sociedad Botánica de México* 54: 179-224.
- Martínez-Ramos, M. 1998. How old are tropical rain forest trees? *Trends in plant science* 10 (3): 400-405.
- Martínez-Ramos, M. y Álvarez-Buylla, E. 1986. Gap dynamics, seed dispersal and tree recruitment: the case of *Cecropia obtusifolia* at Los Tuxtlas, México. En: Estrada, A y T.H. Fleming (Edrs.). *Frugivores and seed dispersal*. Dr. Junk Publishers, Dordrecht, Netherlands. pp. 323-346.
- Martínez-Ramos, M., Álvarez-Buylla, E., Sarukhan, J. y Pinero, D. 1988. Treefall age determination and Gap dynamics in a Tropical Forest. *Journal of Ecology* 76: 700-716.
- Martínez-Ramos, M., Barraza, L., Balvanera, P., et al. 2012. Manejo de bosques tropicales: bases científicas para la conservación, restauración y aprovechamiento de ecosistemas en paisajes rurales. *Investigación Ambiental: Ciencia y política pública* 4 (2): 111-129.
- Martínez-Ramos, M., Ortiz-Rodríguez, I., Piñero, D., Dirzo, R. y Sarukhán, J. 2016. Anthropogenic disturbances jeopardize biodiversity conservation within tropical rainforest reserves. *PNAS* 113 (19): 5323-5328.
- Martínez-Ramos, M., Sarukhán, J. y Piñero, D. 1988. The demography of trees in the context of forest gap dynamics: The case of *Astrocaryum mexicanum* at Los Tuxtlas tropical rain forest. En: Davy, D.J, M.J Hutchings y AR Watkinson (Edrs.). *Plant population ecology*. Blackwell, Oxford, U.K. pp. 293-313.

- Matson, P. y Boone, R. 1984. Nitrogen mineralization and natural disturbance: wave-form dieback of mountain hemlock in the Oregon Cascades. *Ecology* 65: 1511-1516.
- Matson, P. y Vitousek, P. 1981. Nitrification potentials following clearcutting in the Hoosier National Forest, Indiana. *Forest Science* 27: 781-791.
- McCauley, A., Jones, C. y Olson-rutz, K. 2017. Soil pH and organic matter. *Nutrition and Management* 8: 1-16.
- Melillo, J., Mcguire, A., Kicklighter, D., Moore, B., Vorosmarty, C., y Schloss, A. 1993. Global climate change and terrestrial net primary production. *Nature* 363: 234-240.
- Mesquita, R., Eduardo, P., Santos, D., Jakovac, C., Bentos, T., Williamson, G. 2015. Amazon rain forest succession: stochasticity or land-use legacy? *Bioscience* 65: 849-861.
- Metcalfe, D. y Turner, I. 1998. Soil seed bank from lowland rain forest in Singapore: canopy-gap and litter-gap demanders. *Journal of Tropical Ecology* 14: 103-108.
- Miranda F. y Hernández-X. E. 1963. Los tipos de vegetación de México y su descripción. *Boletín de la Sociedad Botánica de México* 28: 29-178.
- Molin, P., Gergel, S., Soares-Filho, B. y Ferraz, S. 2017. Spatial determinants of Atlantic Forest loss and recovery in Brazil. *Landscape Ecology* 32: 857-870.
- Molofsky, J. y Augspurger, C. 1992. The effect of leaf litter on early seedling establishment in a tropical forest. *Ecology* 73: 68-77.
- Montaño, M., García-Oliva, F. and Jaramillo, V. 2007. Dissolved organic carbon affects soil microbial activity and nitrogen dynamics in a Mexican tropical deciduous forest. *Plant Soil* 295: 265-277.
- Montgomery, R. y Chazdon, R. 2002. Light gradient partitioning by tropical tree seedling in the absence of canopy gaps. *Oecologia* 131: 165-174.

- Nicotra, A., Chazdon, R. e Iriarte, S. 1999. Spatial heterogeneity of light and woody seedling regeneration in tropical wet forests. *Ecology* 80: 1908-1926.
- Nicotra, A., Chazdon, R. y Iriarte, S. Spatial heterogeneity of light and woody seedling regeneration in tropical wet forests. *Ecology* 80 (6): 1908-1926.
- Nogueira, E., Fearnside, P., Nelson, B., Barbosa, R. and Keizer, E. 2008. Estimates of forest biomass in the Brazilian Amazon: new allometric equations and adjustments to biomass from wood-volume inventories. *Forest Ecology and Management* 256: 1853–1867.
- Norden, N., Angarita, H., Bongers, F., Martínez-Ramos, M., Granzow-de la Cerda, I., van Breugel, M., Lebrija-Trejos, E., Meave, J., Vandermeer, J., Williamson, G., Finegan, B., Mesquita, R., Chazdon, R. 2015. Successional dynamics in Neotropical forests are as uncertain as they are predictable. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA* 112: 8013-8018
- Norden, N., Chazdon, R., Chao, A., Jiang, Y., Vélchez-Alvarado, B. 2009. Resilience of tropical rain forests: tree community reassembly in secondary forests. *Ecology Letters* 12: 385–394.
- Norden, N., Mesquita, R., Bentos, T., Chazdon, R., Williamson, G. 2011. Contrasting community compensatory trends in alternative successional pathways in central Amazonia. *Oikos* 120: 143-151,
- Núñez-Farfán, J. y Dirzo, R. 1988. Within-gap spatial heterogeneity and seedling performance in a Mexican tropical forest. *Oikos* 51: 274-292.
- O'Brian, K y Leichenko, R. 2005. Cambio ambiental global, globalización y seguridad alimentaria. IICA.
- O'Gara, F., Dowling, D. y Boesten, B. 1994. Molecular Ecology of Rhizosphere Microorganisms. VCH, Weinheim, Germany.
- Offiong, R., Iwara, A., Umoh, N. y Ekpe, I. 2015. Effect of secondary succession on the changes in soil physicochemical properties in the cross river rainforest, Nigeria. *Journal of Emerging Trends in Economics and Management Sciences* 6 (3): 209-213.

- Oksanen, J., Blanchet, F., Kindt, R., Legendre, P., Minchin, P., O'hara, R., Simpson, G., Solymos, P., Stevens, H. and Wagner, H. 2013. *vegan: Community Ecology Package*. R package version 2.0-10.
- Oliver, C. y Larson, B. 1996. *Forest stand dynamics*. Wiley, New York, NY.
- Olsen, S. 1954. Estimation of available phosphorus in soils by extraction with sodium bicarbonate. *Circular United States Department of Agriculture* 939: 1-19.
- Olsson, P.A. 1999. Signature fatty acids provide tools for determination of the distribution and interactions of mycorrhizal fungi in soil. *Microbiology Ecology* 29: 303-310.
- Olsson, P.A., Baath, E., Jakobsen, I y Soderström, B. 1995. The use of phospholipid and neutral lipid fatty acids to estimate biomass of arbuscular mycorrhizal fungi in soil. *Micological Research* 99 (5): 623-629.
- Orians, G. 1982. The influence of tree-falls in tropical forests on tree species richness. *Tropical Ecology* 23: 255-279.
- Osman, K. 2013. *Forest soils: Properties and management*. Switzerland, Cham: Springer International Publishing.
- Osuri, A., Chakravarthy, D., Mudappa, D., Shankar, T., Ayyappan, N., Muthuramkumar, S. y Parthasarathy, N. 2017. Successional status, seed dispersal mode and overstorey species influence tree regeneration in tropical rain-forest fragments in Western Ghats, India. *Journal of Tropical Ecology* 33: 270-284.
- Pan, Y., Birdsey, R. y Fang, J. 2011. A large and persistent carbon sink in the world's forests. *Science* 333: 988–993.
- Pearcy, R. 2007. Responses of plants to heterogeneous light environments. En: *Functional Plant Ecology 2a Edición*. Valladares, F., Pugnaire, F. (Eds.). Marcel Dekker, New York, USA, pp. 370-305.
- Peet R. y Christensen, N. 1980. Succession: a population process. *Plant Ecology* 43: 131–140.

- Peñaloza, C. y Farji-Brener, A. 2003. The importance of treefall gaps as foraging sites for leaf-cutting ants depends on forest age. *Journal of Tropical Ecology* 19: 603–605.
- Phillips, O. L. et al. 1998. Changes in the carbon balance of tropical forests: evidence from long-term plots. *Science*. 282: 439–442.
- Pietikäinen, J. y Fritze, H. 1995. Clear-Cutting and Prescribed Burning in Coniferous Forest – Comparison of Effects on Soil Fungal and Total Microbial Biomass, Respiration Activity and Nitrification. *Soil Biology and Biochemistry* 27: 101-109.
- Poorter, L. et al. 2016. Biomass resilience of Neotropical secondary forests. *Nature* 530: 211-214.
- Poorter, L. y Arets, E. 2003. Light environment and tree strategies in a Bolivian tropical moist forest: an evaluation of the light partitioning hypothesis. *Plant Ecology* 166: 295-306.
- Poorter, L., 2007. Are species adapted to their regeneration niche, adult niche, or both? *The American Naturalist* 169: 433-442.
- Popma, J., y Bongers, F. 1988. The effect of canopy gaps on growth and morphology of seedlings of rain-forest species. *Oecologia* 75: 625–632.
- Powers, J. y Marín-Spiotta, E. 2017. Ecosystem processes and biogeochemical cycles in secondary tropical forest succession. *Annual Review of Ecology Evolution and Systematics* 48: 497-519.
- Queenborough, S.A., Metz, M.R., Wiegand, T., Valencia, R., 2012. Palms, peccaries and perturbations: widespread effects of small-scale disturbance in tropical forests. *BMC Ecology* 12: 3.
- Quevedo-Rojas, A., Jerez-Rico, M., Schwarzkopf, T. y García-Núñez, C. 2015. Distribution of juveniles of tree species along a canopy closure gradient in a tropical cloud forest of the Venezuelan Andes. *Forest Biogeosciences and Forestry* 9: 363-369.

- R Development Core Team. 2008. R: A language and environment for statistical computing. Vienna, Austria: R Foundation for Statistical Computing. Retrieved from <http://www.R-project.org>
- R Development Core Team. 2019. R: A language and environment for statistical computing. Vienna, Austria: R Foundation for Statistical Computing. Retrieved from <http://www.R-project.org>
- Redford, A. y Fierer, N. 2009. Bacterial Succession on the leaf surface: A novel system for studying successional dynamics. *Plant microbe interactions* 58: 189-198.
- Reed, S., Cleveland, C. y Townsend, A. 2011. Functional ecology of free-living nitrogen fixation: a contemporary perspective. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* 42: 489–512.
- Rivest, M., Whalen, J. y Rivest, D. 2019. Tree diversity is not always a strong driver of soil microbial diversity: a 7-yr-old diversity experiment with trees. *Ecosphere* 10 (4): e02685.
- Robertson, P., Coleman, D., Caroline, B. y Sollins, P. 1999. Standard soil methods for long-term ecological research. Oxford University Press.
- Roesch, L., Fulthorpe, R., Riva, A., Casella, G., Hadwin, A., Kent, A., Daroub, S., Camargo, F., Farmerie, W. y Triplett, W. 2007. Pyrosequencing enumerates and contrasts soil microbial diversity. *ISME Journal* 1 (4): 283-290.
- Rousk, J., Brookes, P., Bååth, E. 2009. Contrasting Soil pH Effects on Fungal and Bacterial Growth Suggest Functional Redundancy in Carbon Mineralization. *Applied and Environmental Microbiology* 75 (6): 1589-1596.
- Ruess, L. and Chamberlain, P. 2010. The fat that matters: Soil food web analysis using fatty acids and their carbon stable isotope signature. *Soil Biology and Biochemistry* 42: 1898-1910.
- Rüger, N., Berger, U., Hubbell, S., Vieilledent, G. y Condit, R. 2011. Growth strategies of tropical tree species: disentangling light and size effects. *PLoS ONE* 6(9): e25330.

- Rüger, N., Huth, A., Hubbell, S. y Condit, R. 2009. Response of recruitment to light availability across a tropical lowland rain forest community. *Journal of Ecology* 97: 1360-1368.
- Rüger, N., With, C., Wright, S. y Condit, R. 2012. Functional traits explain light and size response of growth rates in tropical tree species. *Ecology* 93: 2626-2636.
- Rzedowsky, J. 1994. La vegetación de México. Limusa, Noriega (Eds). México D.F. p 159.
- Saldarriaga, J. y Luxmoore, R. 1991. Solar energy conversion efficiencies during succession of a tropical rain forest in Amazonia. *Journal of Tropical Ecology* 7: 233–242.
- Salm, R., Jalles-Filho, E. y Schuck-Paim, C. 2005. A model for the importance of large arborescent palms in the dynamics of seasonally-dry amazonian forests. *Biota Neotropica* 5: 1-6.
- Sánchez-Gallen, I. 2011. Análisis de la comunidad de plántulas, en relación con la de hongos micorrizógenos arbusculares, en fragmentos de vegetación remanente de una selva húmeda. Tesis de Doctorado. Facultad de Ciencias. Universidad Nacional Autónoma de México, Ciudad de México, 146 p.
- Sasser, M. 1990. Identification of Bacteria by Gas Chromatography of Cellular Fatty Acids. MIDI. Technical Note 101.
- Schemske, D. W. y Brokaw, N. 1981. Trefalls and the distribution of understory birds in a tropical forest. *Ecology* 62: 938–945.
- Scherer-Lorenzen, M., Palmborg, C., Prinz, A. y Schulze, E. 2003. The role of plant diversity and composition for nitrate leaching in grasslands. *Ecology* 84: 1539-1552.
- Schlesinger, W.H. 1997. Biogeochemistry (Vol. 8). Gulf Professional Publishing.
- Schmidt, S., Costello, E., Nemergut, D., Cleveland, C., Reed, D., Weintraub, N., Meyer, A. y Martin, A. 2007. Biogeochemical consequences of rapid microbial turnover and seasonal succession in soil. *Ecology* 88: 1379–1385.

- Schnitzer, S. y Carson, W. 2001. Treefall gaps and the maintenance of species diversity in a tropical forest. *Ecology* 82: 913-919.
- Schoenholtz, S., Van Miegroet, H. y Burger, J. 2000. A review of chemical and physical properties as indicators of forest soil quality: Challenges and opportunities. *Forest Ecology and Management* 138: 335-356.
- Schulz, J. 1960. Ecological studies on rain forest in north- ern Surinam. Proceedings of the Koninklijke Nederlandse Akademie van Wetenschappen 253:1-267.
- Schupp, E., Howe, H., Augspurger, C. y Levey, D. 1989. Arrival and survival in tropical treefall gaps. *Ecology* 70: 562–564.
- Schwinning, S. y Weiner, J. 1998. Mechanisms determining the degree of size asymmetry in competition among plants. *Oecologia* 113: 447–455.
- Selaya, N., Anten, N., Oomen, R., Matthies, M. y Werger, M. 2007. Above-ground biomass investments and light interception of tropical forest trees and lianas early in succession. *Annual Botany* 99:141–151.
- Sharma, S., Sayyed, R., Trivedi, M., Gobi, T. 2013. Phosphate solubilizing microbes: sustainable approach for managing phosphorus deficiency in agricultural soils. *Springer Plus* 2: 587.
- Shelly, T. E. 1988. Relative abundance of day-flying insects in treefall gaps vs. shaded understory in a neotropical forest. *Biotropica* 20:114–119.
- Shimatani, I. y Kubota, Y. 2011. The spatio-temporal forest patch dynamics inferred from the fine-scale synchronicity in growth chronology. *Journal of Vegetation Science* 22: 334-345.
- Simard, S., Beiler K., Bingham, M., Deslippe, L. y Teste, F. 2012. Mycorrhizal networks: Mechanisms, ecology and modelling. *Fungal Biology Reviews* 26: 39-60.
- Smith, S. y Read, D. 2008. Mycorrhizal symbiosis. 3a Edición. Academic Press.

- Spicer, M., Mellor, H. y Carson, W. 2020. Seeing beyond the trees: a comparison of tropical and temperate plant growth forms and their vertical distribution. *Ecology* 101 (4): e02974.
- Strojny, C. y Hunter, M. 2010. Relative abundance of amphibians in forest canopy gaps of natural origin vs. timber harvest origin. *Animal Biodiversity Conservation* 33: 1–13.
- Swaine, M. y Hall, J. 1983. Early succession on cleared forest land in Ghana. *Journal of Ecology* 71: 601–628.
- Swaine, M. y Whitmore, T., 1988. On the definition of ecological species groups in tropical rain forests. *Vegetatio* 75: 81-86.
- Technicon Industrial System. 1977. Technicon Industrial Method No. 329-74W/B
- ter Steege, H., Pitman, N., Sabatier, D. et al., 2013. Hyperdominance in the Amazonian tree flora. *Science* 342: 1243092.
- Toljander, J., Lindahl, B., Paul, L., Elfstrand, M., Finlay, R. 2007. Influence of arbuscular mycorrhizal mycelial exudates on soil bacterial growth and community structure. *FEMS Microbiology Ecology* 61: 295-304.
- Townsend, A., Asner, G. y Cleveland, C. 2008. The biogeochemical heterogeneity of tropical forests. *Trends in Ecology & Evolution* 23: 424-431.
- Tymen, B., Vincent, G., Courtois, E., Heurtebize, J., Dauzat, J., Marechaux, I. Chave, J. 2017. Quantifying micro-environmental variation in tropical rainforest understory at landscape scale by combining airborne LiDAR scanning and a sensor network. *Annals of Forest Science* 74: 32.
- Uhl, C. 1987. Factors controlling succession following slash-and-burn agriculture in Amazonia. *Journal of Ecology* 75: 377–408.
- Uriarte, M., Canham, C., Thomson, J., Zimmerman, J., Murphy, L., Sabat, A., Fetcher, N. y Haines, B. 2009. Natural disturbance and human land use as determinants of tropical forest dynamics: results from a forest simulator. *Ecological Monographs* 79: 423-443.

- van Bremen, M. y Buurman, P. 1998. Soil Formation. Kluwer Academic Publishers, Wageningen. The Netherlands.
- van Breugel, M., Martínez-Ramos, M. y Bongers, F. 2006. Community dynamics during early secondary succession in Mexican tropical rain forests. *Journal of Tropical Ecology* 22: 663–674.
- van der Heijden, M. y Sanders, I. (Eds.) 2002. Mycorrhizal ecology. Springer, Berlin. 469 pp.
- van der Kamp, J., Yassir, I., Buurman, P. 2009. Soil carbon changes upon secondary succession in Imperata grasslands (East Kalimantan, Indonesia). *Geoderma* 149: 76-83.
- van der Kamp, J., Yassir, I., Buurman, P. 2009. Soil carbon changes upon secondary succession in Imperata grasslands (East Kalimantan, Indonesia). *Geoderma* 149: 76-83.
- Vázquez-Yanes, C. y Orozco-Segovia, A. 1992. Effects of litter from a tropical rainforest on tree seed germination and establishment under controlled conditions. *Tree Physiology* 11: 391-400.
- Vitousek, P. y Denslow, J. 1986. Nitrogen and phosphorus availability in treefall gaps of a lowland tropical rainforest. *Journal of Ecology* 74 (4): 1167-1178.
- Vitousek, P. y Matson, P. 1985. Disturbance, nitrogen availability, and nitrogen losses in an intensively managed loblolly pine plantation. *Ecology* 66: 1360-1376.
- Walkley, A. 1946. A critical examination of a rapid method for determining organic carbon in soils-effect of variations in digestion conditions and of inorganic soil constituents. *Soil Science* 63 (4): 251-264.m
- Wardle, D., Bardgett, R., Klironomos, J., Setälä, H., van der Putten. y Wall, D. 2004. Ecological linkages between aboveground and belowground biota. *Science* 304: 1629-1633.

- Weller, D. y Thomashow, L. 1994. Current challenges in introducing beneficial microorganisms into the rhizosphere. En: O'Gara, F., Dowling, D., Boesten, B. y Weinheim, V. (Eds) *Molecular Ecology of Rhizosphere Microorganisms Biotechnology and the Release of GMOs* (pp 1–18). Germany.
- Whipps, J.M. 2004. Prospects and limitations for mycorrhizas in biocontrol of root pathogens. *Canadian Journal of Botany* 82: 1198–1227.
- White, P. 1979. Pattern, process and natural disturbance in vegetation. *The Botanical Review* 45: 229-299.
- Whitmore, T.C. 1978. Gaps in the forest canopy. En: Tornlinson, P.B. y M.R. Zirmennan (Edrs.). *Tropical trees as living systems*. Cambridge, London. pp. 669-655.
- Whitmore, T.C. 1984. *Tropical rain forest of the far east* 2da. Edición. Clarendon, Oxford
- Whittaker, R. 1977. Evolution of species diversity in land communities. *Evolution Biology* 10:1
- Wright, S.J., Kitajima, K., Kraft, N., Reich, P., Wright, I., Bunker, D., Condit, R., Dalling, J., Davies, S., Díaz, S., Engelbrecht, B., Harms, K., Hubbell, S., Marks, C., Ruiz-Jaen, M., Salvador, C., Zanne, A. 2010. Functional traits and the growth-mortality trade-off in tropical trees. *Ecology* 91: 3664-3674.
- Xu, G., Fan, X., Miller, A. 2012. Plant Nitrogen Assimilation and Use Efficiency. *Annual Review of Plant Biology* 63: 153-182.
- Yavitt, J., Battles, J., Lang, G. y Knight, D. 1995. The canopy gap regime in secondary Neotropical forest in Panama. *Journal of Tropical Ecology* 11: 391-402.
- Yergeau, E., Bezemer, T., Hedlund, K., Mortimer, S., Kowalchuk, G. y van der Putten, W. 2010. Influences of space, soil, nematodes and plants on microbial community composition of chalk grassland soils. *Environmental Microbiology* 12 (8): 2096-2106.
- Chazdon, R. y Fetcher, N. 1984. Photosynthetic light

environments in a lowland tropical rain forest in Costa Rica. *Journal of Ecology* 72: 553-564.

Zarco-Espinosa, V., Valdez-Hernández, J., Ángeles-Pérez, G. y Castillo-Acosta, O. 2010. Estructura y diversidad de la vegetación arbórea del Pasque Estatal Agua Blanca, Macuspana, Tabasco. *Universidad y Ciencia* 26(1): 1-17.

IX. ANEXOS

Tabla 12. Listado de especies y el número de individuos registrados en cada uno de los claros del gradiente de regeneración natural del bosque tropical perennifolio en Los Tuxtlas, Veracruz. Se incluye la estrategia regenerativa (ER): pionera (P), tolerantes a la sombra (TS) y lianas (L).

Familia	Especie	ER	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15
Acanthaceae	<i>Aphelandra aurantiaca</i> var. <i>Aurantiaca</i>	TS															1
	<i>Schaueria calycobractea</i> Hilsenb. & D.L.Marshall	TS											2				
Anacardiaceae	<i>Spondias radlkoferi</i> Donn.Sm.	TS			12				1							2	
Annonaceae	<i>Cymbopetalum baillonii</i> R.E.Fr.	TS							1	1			1	1			
	<i>Rollinia mucosa</i> (Jacq.) Baill.	P															3
Apocynaceae	<i>Stemmadenia donnell-smithii</i> Woodson	P									2		1				
	<i>Tabernaemontana alba</i> Mill.	P							1								
Aquifoliaceae	<i>Ilex valeri</i>	TS												1			
Araceae	<i>Anthurium schlechtendalii</i> subsp. <i>Schlechtendalii</i>	TS					3	1									
	<i>Dieffenbachia seguine</i> (Jacq.) Schott	TS			2				3	1							
	<i>Monstera acuminata</i> K.Koch	TS										1					
	<i>Monstera deliciosa</i> Liebm.	TS					2	1									
	<i>Rhodospatha wendlandii</i> Schott	TS							1	1		1				3	
	<i>Spathiphyllum cochlearispathum</i> (Liebm.) Engl.	TS			1	1				1		1	1	1	1	2	1
	<i>Syngonium podophyllum</i> var. <i>Podophyllum</i>	TS						1					1				
Araliaceae	<i>Dendropanax arboreus</i> (L.) Decne. & Planch.	TS									5			1			2
Arecaceae	<i>Astrocaryum mexicanum</i> Liebm. ex Mart.	TS	1	18	2	5	7	3	3	7	5	10	10	8	1	4	1
Bignoniaceae	<i>Arrabidaea florida</i> DC.	TS		1													
Bombacaceae	<i>Quararibea funebris</i> subsp. <i>Funebris</i>	TS						1									
Caricaceae	<i>Carica papaya</i> L.	TS								2							
	<i>Jacaratia dolichaula</i> (Donn.Sm.) Woodson	TS			1												
Celastraceae	<i>Salacia megistophylla</i> Standl.	L							1								
Commelinaceae	<i>Tradescantia zanonii</i> (L.) Sw.	TS					5										

Compositae	<i>Koanophyllon pittieri</i> (Klatt) R.M.King & H.Rob.	P	1	1	1	14
	<i>Neurolaena lobata</i> (L.) R.Br. ex Cass.	P			1	1
	<i>Vernonanthura patens</i> (Kunth) H.Rob.	P				1
Convolvulaceae	<i>Ipomea philomega</i>	TS		1		
Dioscoreaceae	<i>Dioscorea galeottiana</i> Kunth	TS		1		
Ebenaceae	<i>Diospyros digyna</i> Jacq.	TS			1	
Euphorbiaceae	<i>Acalypha diversifolia</i> Jacq.	P				1
	<i>Acalypha skutchii</i> I.M.Johnst.	TS	3	1	4	1
	<i>Alchornea latifolia</i> Sw.	TS				1
	<i>Croton shiedeana</i> L.	P		1		
	<i>Dalechampia scandens</i> L.	P	1			
	<i>Omphalea oleifera</i> Hemsl.	TS	1	6	1	1
	<i>Tetrorchidium rotundatum</i> Standl.	P				2
	Fabaceae	<i>Acacia hayesii</i> Benth.	P			1
<i>Cynometra retusa</i> Britton & Rose		TS			1	
<i>Inga jinicuil</i> Schltld.		TS		1		
<i>Pterocarpus rohrii</i> Vahl		TS			1	1
<i>Swartzia guatemalensis</i> (Donn.Sm.) Pittier		TS	1			1
Flacourtiaceae	<i>Lunania mexicana</i> Brandegee	TS		1		
	<i>Pleuranthodendron lindenii</i> (Turcz.) Sleumer	P		1		
Guttiferae	<i>Garcinia intermedia</i> (Pittier) Hammel	TS		1	1	
Icaciniaceae	<i>Calatola laevigata</i> Standl.	TS	1	1		
Lauraceae	<i>Licaria capitata</i> (Cham. & Schltld.) Kosterm.	TS	1	2	3	1
	<i>Nectandra ambigens</i> (S.F.Blake) C.K.Allen	TS				1
	<i>Nectandra globosa</i> (Aubl.) Mez	TS	1			

Liliaceae	<i>Smilax domingensis</i> Willd.	TS	1							
Malvaceae	<i>Hampea nutricia</i> Fryxell	P	2							
Meliaceae	<i>Guarea bijuga</i> C.DC.	TS				1				
	<i>Guarea glabra</i> Vahl	TS						1		
	<i>Trichilia breviflora</i> S.F.Blake & Standl.	TS			2	1				
Monimiaceae	<i>Siparuna thecaphora</i> (Poepp. & Endl.) A.DC.	TS	1	2				1	2	
Moraceae	<i>Brosimum alicastrum</i> subsp. Alicastrum	TS				1			13	2
	<i>Cecropia obtusifolia</i> Bertol.	P	4	1	3	1	1			
	<i>Ficus yoponensis</i> Desv.	TS	2							
	<i>Poulsenia armata</i> (Miq.) Standl.	TS				1	3	1	3	1 1
	<i>Pseudolmedia glabrata</i> (Liebm.) C.C.Berg	TS		1				1	2	1
	<i>Trophis mexicana</i> (Liebm.) Bureau	TS		1	3	2	1 1	3	1	1
Musaceae	<i>Heliconia uxpanapensis</i> C.Gut.Báez	P							1	
Myristicaceae	<i>Virola guatemalensis</i> (Hemsl.) Warb.	TS	1		1					
Myrsinaceae	<i>Ardisia compressa</i> Kunth	TS						1		
	<i>Parathesis conzattii</i> (Blake) Lundell	TS			1					
Myrtaceae	<i>Eugenia acapulcensis</i> Steud.	TS	1							
Palmae	<i>Bactris trichophylla</i> Burret	TS			1	1		1	1	
	<i>Chamaedorea alternans</i> H.Wendl.	TS				1	1			
	<i>Chamaedorea concolor</i> Mart.	TS	1							
	<i>Chamaedorea ernesti-augusti</i>	TS	1		1	2		1		
	<i>Chamaedorea oblongata</i> Mart.	TS	1	2		1	3	3	9	1
	<i>Reinhardtia gracilis</i> (H.Wendl.) Burret	TS	1				1		1	
Passifloraceae	<i>Passiflora ambigua</i> Hemsl.	TS	1							
Phytolaccaceae	<i>Phytolacca rivinoides</i> Kunth & C.D.Bouché	P				1				

	<i>Rivina humilis</i> L.	P		1				
Piperaceae	<i>Piper aequale</i> Vahl	TS		2	4	1		
	<i>Piper hispidum</i> Sw.	P	2			1	1	2
	<i>Piper peltatum</i> L.	P						1
Rubiaceae	<i>Faramea occidentalis</i> (L.) A.Rich.	TS	1	1	1			
	<i>Psychotria chiapensis</i> Standl.	TS	1	1				4 1
	<i>Psychotria faxlucens</i> Lorence & Dwyer	TS		1				
	<i>Psychotria limonensis</i> K.Krause	TS				1		
	<i>Psychotria simiarum</i> Standl.	TS		2				
Rutaceae	<i>Zanthoxylum kellermanii</i> P.Wilson	TS						1
Sapindaceae	<i>Cupania glabra</i> Sw.	P		1				
	<i>Paullinia pinnata</i> L.	TS	1	1			1	
Sapotaceae	<i>Pouteria durlandii</i> subsp. Durlandii	TS		1				
	<i>Sideroxylon portoricense</i> subsp. minutiflorum (Pittier) T.D.Penn.	TS				1		
Solanaceae	<i>Cestrum nocturnum</i> L.	P		1				
	<i>Lycianthes nitida</i> Bitter	P				1		
	<i>Solanum schlechtendalianum</i> Walp.	P	1	1	1			1
Staphyleaceae	<i>Turpinia occidentalis</i> subsp. Occidentalis	TS	1	1				
Tiliaceae	<i>Heliocarpus appendiculatus</i> Turcz.	P	7	2				2
Ulmaceae	<i>Ampelocera hottlei</i> (Standl.) Standl.	TS			1			
	<i>Aphananthe monoica</i> subsp. Monoica	TS		1				
	<i>Trema micrantha</i> var. Micrantha	TS						1
Urticaceae	<i>Myriocarpa longipes</i> Liebm.	P	1			1	11	
Verbenaceae	<i>Citharexylum hexangulare</i> Greenm.	TS						1
	<i>Lantana camara</i> L.	P						1

Violaceae	<i>Rinorea guatemalensis</i> (S. Watson) Bartlett	TS		1 2	1
Vochysiaceae	<i>Vochysia guatemalensis</i> Donn. Sm.	TS		1	
Zingiberaceae	<i>Costus scaber</i> Ruiz & Pav.	TS	1 1	1	
	<i>Renealmia mexicana</i> Klotzsch ex Petersen	TS		1	1

Tabla 13. Listado de especies y el número de individuos registrados en cada uno de los sitios de referencia del bosque tropical perennifolio en Los Tuxtlas, Veracruz. Se incluye la estrategia regenerativa (ER): pionera (P), tolerantes a la sombra (TS) y lianas (L).

Familia	Especie	ER	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15
Aquifoliaceae	<i>Ilex valeri</i>	TS				1											
Araceae	<i>Dieffenbachia seguine</i> (Jacq.) Schott	TS											7				
	<i>Rhodospatha wendlandii</i> Schott	TS										1					
	<i>Spathiphyllum cochlearispathum</i> (Liebm.) Engl.	TS			1					1			1		2	1	
Araliaceae	<i>Dendropanax arboreus</i> (L.) Decne. & Planch.	TS											1				
Arecaceae	<i>Astrocaryum mexicanum</i> Liebm. ex Mart.	TS	6	16	7	10	8	16	3	11	7	9	8	10	11	9	4
Bombacaceae	<i>Quararibea yunckeri</i> var. Yunckeri	TS								1						1	
Caricaceae	<i>Jacaratia dolichaula</i> (Donn.Sm.) Woodson	TS								1							
Euphorbiaceae	<i>Croton shiedeanus</i> L.	P						1									
	<i>Omphalea oleifera</i> Hemsl.	TS						3									
Fabaceae	<i>Erythrina folkersii</i> Krukoff & Moldenke	TS					1										
	<i>Inga acrocephala</i> Steud.	TS							1								
	<i>Pterocarpus rohrii</i> Vahl	TS			1	2									1		
Flacourtiaceae	<i>Lunania mexicana</i> Brandegee	TS															1
Guttiferae	<i>Garcinia intermedia</i> (Pittier) Hammel	TS			1				2						1		
Lauraceae	<i>Licaria capitata</i> (Cham. & Schtdl.) Kosterm.	TS	1		1		1		1						1		
	<i>Nectandra salicifolia</i> (Kunth) Nees	TS												1			
Loganiaceae	<i>Strychnos tabascanana</i> Sprague & Sandwith	L			4												
Malpighiaceae	<i>Malpighia glabra</i> L.	TS							1								
Malvaceae	<i>Hampea nutricia</i> Fryxell	P								1							
	<i>Guarea glabra</i> Vahl	TS							2	1							
	<i>Guarea grandifolia</i> DC.	TS							1								

	<i>Trichilia breviflora</i> S.F.Blake & Standl.	TS	1		1	1	1		1				
Monimiaceae	<i>Mollinedia pallida</i> Lundell	TS							1				
Monimiaceae	<i>Siparuna thecaphora</i> (Poepp. & Endl.) A.DC.	TS				1					1		
Moraceae	<i>Brosimum alicastrum</i> subsp. Alicastrum	TS									4		
	<i>Clarisia biflora</i> Ruiz & Pav.	TS									2		
	<i>Ficus yoponensis</i> Desv.	TS			1								
	<i>Poulsenia armata</i> (Miq.) Standl.	TS					2		1		1		
	<i>Pseudolmedia glabrata</i> (Liebm.) C.C.Berg	TS	1	1	1		2	1	2		2	3	
	<i>Trophis mexicana</i> (Liebm.) Bureau	TS	3			2	4				1	1	
Myrsinaceae	<i>Parathesis lenticellata</i> Lundell	TS				1							
Myrtaceae	<i>Eugenia acapulcensis</i> Steud.	TS				1	1						
Palmae	<i>Bactris trichophylla</i> Burret	TS						1			1	1	
	<i>Chamaedorea alternans</i> H.Wendl.	TS						4					
	<i>Chamaedorea ernesti-augusti</i>	TS							3				
	<i>Chamaedorea oblongata</i> Mart.	TS	2	1	3	4		1	1		2	3	
	<i>Reinhardtia gracilis</i> (H.Wendl.) Burret	TS						6	1		1	1	1
Piperaceae	<i>Piper aequale</i> Vahl	TS					3					1	
	<i>Piper hispidum</i> Sw.	P				3							
Rubiaceae	<i>Faramea occidentalis</i> (L.) A.Rich.	TS	1		1		5		1				
	<i>Psychotria chiapensis</i> Standl.	TS							1		1		
	<i>Psychotria faxlucens</i> Lorence & Dwyer	TS							2	1	1	12	
	<i>Psychotria simiarum</i> Standl.	TS										1	
Sapindaceae	<i>Paullinia pinnata</i> L.	TS				1							
Tiliaceae	<i>Heliocarpus appendiculatus</i> Turcz.	P				1							
	<i>Aphananthe monoica</i> subsp. Monoica	TS									1		

Urticaceae	<i>Myriocarpa longipes</i> Liebm.	P			1		
Violaceae	<i>Orthion oblanceolatum</i> Lundell	TS	1				1 1
	<i>Rinorea guatemalensis</i> (S. Watson) Bartlett	TS		1		7	
Vochysiaceae	<i>Vochysia guatemalensis</i> Donn. Sm.	TS			1		
Zingiberaceae	<i>Costus scaber</i> Ruiz & Pav.	TS	1				