



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO

---

# **POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS**

Centro de Investigaciones en Ecosistemas

**“EFECTO DEL BARBECHO Y REMOCIÓN DE TREPADORAS SOBRE  
LA BIOMASA VEGETAL ARBÓREA Y DIVERSIDAD DEL  
SOTOBOSQUE EN BOSQUES SECUNDARIOS DEL TRÓPICO SECO”**

## **T E S I S**

QUE PARA OBTENER EL GRADO ACADÉMICO DE  
**MAESTRIA EN CIENCIAS BIOLÓGICAS  
(BIOLOGÍA AMBIENTAL)**

P R E S E N T A  
**MOISÉS MÉNDEZ TORIBIO**

DIRECTOR DE TESIS: DRA JULIETA BENÍTEZ MALVIDO

MORELIA, MICHOACÁN

JUNIO, 2009



Universidad Nacional  
Autónoma de México



**UNAM – Dirección General de Bibliotecas**  
**Tesis Digitales**  
**Restricciones de uso**

**DERECHOS RESERVADOS ©**  
**PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL**

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

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

## Agradecimientos

Agradezco al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACyT- México) por la beca de manutención que me otorgo durante la realización de la maestría y al Posgrado en Ciencias Biológicas, UNAM, por los apoyos económicos concedidos, los cuales me permitieron realizar la impresión de esta tesis y poder presentar trabajos de investigación en congresos nacionales e internacionales. Así mismo, agradezco al Centro de Investigaciones en Ecosistemas por darme la oportunidad de tomar cursos indispensables para mi formación como profesional de las Ciencias Ambientales, impartidos por académicos de excelente nivel. Deseo también agradecer al proyecto MABOTRO “Patrones, procesos y mecanismos ecológicos y sucesión secundaria en campos tropicales abandonados” (SEP-CONACyT No. 2005-C01-51043) por el financiamiento otorgado para la realización del presente trabajo. A la estación de Biología de Chamela Jalisco y personal en general, les agradezco haberme recibido y apoyado logísticamente durante mi estancia en Chamela.

Manifiesto de manera especial mi agradecimiento a la Dra. Julieta Benítez Malvido, por el asesoramiento, instrucción, amistad, y confianza durante el desarrollo del presente trabajo de investigación. Al Dr. Víctor Jaramillo Luque y a la Dra. Angelina Martínez Yrizár les agradezco sus valiosas sugerencias, aportaciones y consideraciones que fueron claves para el desarrollo de la presente tesis. Este trabajo se vio realmente enriquecido con la colaboración de Emily J. Lott y Alfredo Pérez Jiménez, quienes me ayudaron a la identificación de los ejemplares colectados en los sitios de estudio.

Expreso mi gratitud al Jurado de examen, la Dra. Ana Mendoza Ochoa, Dra. Mayra Gavito Pardo y Dr. Miguel Martínez Ramos, quienes con sus atinadas observaciones y sugerencias hechas al manuscrito, enriquecieron de manera considerable este trabajo.

Muchas gracias a Jessica, a mi cuñado Eumir Humberto, Auro, Bertha, Susi-A, Eloy y su hijo, por ayudarme a realizar la colecta de datos en los sitios de estudio y por hacer más ameno y divertido el trabajo de campo, sin su apoyo, no hubiese sido posible esta labor tan demandante. Gracias a Ise por su ayuda y apoyo en todo momento durante la redacción del manuscrito, salidas de campo y apoyo durante la maestría, en las buenas y en las malas y en las desveladas.

Agradezco también a todos mis compañeros y amigos miembros del laboratorio Brauliño Almeida, El Dr. Víctor y Annette Di-Pierro y vecinos del lab. y de piso Pachi (Beatriz), Xime y Claus por hacer tan divertidas las horas de trabajo y por las innumerables discusiones académicas y no tan académicas, que enriquecen día a día las aulas y pasillos del campus. Finalmente agradezco a Memo Ibarra el apoyo, confianza y amistad durante la realización del posgrado.

## Dedicatoria

*Quiero dedicar con mucho cariño y amor el presente trabajo de investigación a mis padres, Juan Méndez y Guadalupe Toribio. Quienes, me motivan día a día para poder alcanzar mis metas, además de enseñarme que con perseverancia y dedicación se puede llegar tan lejos como uno quiera*

*Dedico también este trabajo a mi flaquita preciosa y hermosa Ise, quien ha estado conmigo en todo momento durante la realización de esta tesis, apoyándome y dándome todo su cariño y amor.*

*También quiero dedicar este trabajo a mis hermanos Gaby, Juan, y David.*

# Índice

<b>AGRADECIMIENTOS</b>	<b>I</b>
<b>DEDICATORIA</b>	<b>III</b>
<b>ÍNDICE DE FIGURAS</b>	<b>VI</b>
<b>ÍNDICE DE CUADROS</b>	<b>IX</b>
<b>RESUMEN</b>	<b>1</b>
<b>ABSTRACT</b>	<b>3</b>
<b>1 INTRODUCCIÓN</b>	<b>5</b>
1.1 Directrices de la regeneración y sucesión secundaria en praderas ganaderas abandonadas	7
1.2 Estados alternativos o transitorios	8
1.3 Perturbación y proliferación de trepadoras	9
1.4 Efecto de la conversión del bosque tropical seco (BTS) sobre las propiedades del suelo	12
<b>2 HIPÓTESIS Y PREDICCIONES BIOLÓGICAS</b>	<b>14</b>
<b>3 OBJETIVOS</b>	<b>16</b>
3.1 Objetivo general	16
3.2 Objetivos particulares	16
<b>4 MATERIALES Y MÉTODOS</b>	<b>18</b>
4.1 Área de estudio	18
4.2 Praderas ganaderas abandonadas	20
4.3 Diseño experimental	22
4.4 Comunidad arbórea	23
4.4.1 Evaluación de la biomasa	23
4.4.2 Evaluación de la cobertura	24
4.4.3 Reclutamiento, mortalidad y crecimiento	24
4.5 Comunidad regenerativa	25
4.5.1 Tasa relativa de reclutamiento ( $r$ ) y mortalidad ( $r$ )	25

4.5.2 <i>Diversidad, composición florística y estructura de la comunidad regenerativa</i>	26
<b>4.6 Densidad aparente del suelo (compactación)</b>	<b>27</b>
<b>6. ANÁLISIS DE DATOS</b>	<b>27</b>
<b>7. RESULTADOS</b>	<b>30</b>
<b>7.1 La comunidad de árboles</b>	<b>30</b>
7.1.1 <i>Dinámica de la biomasa</i>	30
7.1.2 <i>Dinámica de la cobertura</i>	31
7.1.3 <i>Reclutamiento, mortalidad y crecimiento</i>	34
<b>7.2 La comunidad regenerativa de plántulas leñosas</b>	<b>35</b>
7.2.1 <i>Tasa relativa de reclutamiento (r) y mortalidad (m)</i>	35
7.2.2 <i>Densidad de plántulas</i>	36
7.2.3 <i>Riqueza de especies</i>	36
7.2.4 <i>Diversidad</i>	37
7.2.5 <i>Importancia estructural de las especies</i>	38
7.2.6 <i>Composición florística</i>	40
<b>7.3 Densidad aparente del suelo</b>	<b>42</b>
<b>8 DISCUSIÓN</b>	<b>45</b>
<b>8.1 Efecto del tratamiento sobre la comunidad de árboles</b>	<b>45</b>
8.1.1 <i>Dinámica de la biomasa arbórea</i>	45
8.1.2 <i>Dinámica de la cobertura vegetal</i>	47
8.1.3 <i>Crecimiento, tasa de mortalidad y reclutamiento tallos</i>	49
<b>8.4 Efecto del tratamiento sobre la comunidad regenerativa</b>	<b>51</b>
8.4.1 <i>Riqueza, y diversidad de especies</i>	51
8.4.2 <i>Densidad y tasa de reclutamiento (r) y mortalidad (m)</i>	55
8.4.3 <i>Composición florística y estructural</i>	56
<b>8.5 Efecto del barbecho sobre la compactación del suelo</b>	<b>58</b>
<b>9. CONCLUSIONES</b>	<b>59</b>
<b>10 REFERENCIAS</b>	<b>61</b>
<b>ANEXO 1. LISTA DE ESPECIES DE ÁRBOLES PRESENTES ANTES DE LA MANIPULACIÓN</b>	<b>74</b>
<b>ANEXO 2. LISTA DE ESPECIES DE LA COMUNIDAD REGENERATIVA DE PLÁNTULAS</b>	<b>76</b>

## Índice de figuras

Número de figura	Página
Figura 1. Representación esquemática de la hipótesis y predicción biológica del efecto del barbecho y remoción de trepadoras sobre la acumulación de biomasa vegetal arbórea en praderas ganaderas abandonadas del trópico seco.....	14
Figura 2. Representación esquemática de la hipótesis y predicción biológica del efecto de la manipulación sobre la cobertura vegetal en praderas ganaderas abandonadas del trópico seco. Las flechas indican la disminución del nivel de infestación logrado a través de distintas intervenciones realizadas en el tiempo. ....	15
Figura 3. Representación esquemática de la hipótesis y predicción biológica del efecto del barbecho y remoción de trepadoras sobre los atributos de la comunidad regenerativa de plántulas leñosas en praderas ganaderas abandonadas del trópico seco, así como sobre la composición de especies, la cual está representada esquemáticamente mediante distintas figuras dentro de los círculos.....	16
Figura 4. Localización geográfica de los bosques secundarios estudiados ubicados en las inmediaciones de la Reserva de la Biosfera Chamela Cuixmala, perteneciente al municipio de La Huerta, Jalisco, México. SC = Santa Cruz, CI= Caimán I y CII = Caimán II. ....	18
Figura 5. Balance hídrico para la Región de Chamela, Jalisco, México, por medio del método de Thornthwaite & Mather (1955). Los datos de la precipitación son promedios mensuales del periodo de 1977 a 2006. Datos tomados de la estación meteorológica de la Estación de Biología de Chamela, Jalisco. ....	19
Figura 6. Efecto de la remoción de trepadoras y barbecho del suelo sobre el área basal (AB, media ajustada + 2 errores estándar) de árboles > 1 cm de DAP en tres campos abandonados: a) Santa Cruz (SC), b) Caimán I (CI) y c) Caimán II (CII) en la región de Chamela, Jalisco. Los asteriscos por encima de los puntos representan diferencias significativas entre tratamientos dentro de cada sitio, calculadas por medio de pruebas <i>a posteriori</i> de Bonferroni. * $p < 0.05$ , ** $p < 0.01$ , *** $p < 0.001$ . ....	31
Figura 7. Efecto de la remoción de trepadoras y barbecho del suelo sobre la cobertura de árboles (CCP) (media ajustada + error estándar) > 1 cm de DAP en tres campos abandonados: a) Santa Cruz (SC), b) Caimán I (CI) y c) Caimán II (CII), en la región de Chamela, Jalisco, durante la estación húmeda de noviembre del 2005 (nov 05), septiembre del 2006 (sep 06) y octubre del 2007 (oct 07). Los asteriscos por encima de	

los puntos representan diferencias significativas entre tratamientos dentro de cada sitio calculados por medio de pruebas *a posteriori* de Bonferroni. \*  $p < 0.05$ , \*\*  $p < 0.01$ , \*\*\*  $p < 0.001$ . ..... 32

Figura 8. Promedio bootstrap (+ 1 error estándar) de (a) tasa relativa de reclutamiento, (b) mortalidad y (c) crecimiento en área basal, estandarizado por el número inicial de tallos (NT) y área basal (AB) presente en cada sitio antes de la manipulación. Letras diferentes indican diferencias significativas con un nivel de  $\alpha < 0.06$ . ..... 34

Figura 9. Efecto del tratamiento sobre la densidad (media ajustada + error estándar) de la comunidad regenerativa de plántulas leñosas (árboles, arbustos y trepadoras leñosas) > 10 cm de altura registradas durante la estación húmeda de noviembre del 2005 (nov 05) y octubre del 2007 (oct 07), correspondiente a los meses siete y 30 de iniciada la manipulación en abril del 2005 (abr 05), presentes en tres praderas ganaderas abandonadas: a) Santa Cruz (SC) b) Caimán I (CI) y c) Caimán II (CII) en la Región de Chamela, Jalisco. Los asteriscos por encima de los puntos representan diferencias significativas entre tratamientos dentro de cada sitio calculados por medio de pruebas *a posteriori* de Bonferroni. \*  $p < 0.05$ . ..... 36

Figura 10. Efecto del tratamiento sobre la riqueza (media ajustada + error estándar) de la comunidad regenerativa de plántulas leñosas (árboles, arbustos y trepadoras leñosas) > 10 cm de altura registradas durante la estación húmeda de noviembre del 2005 (nov 05) y octubre del 2007 (oct 07), correspondiente a los meses siete y 30 de iniciada la manipulación en abril del 2005 (abr 05), presentes en tres praderas ganaderas abandonadas: a) Santa Cruz (SC) b) Caimán I (CI) y c) Caimán II (CII) en la Región de Chamela, Jalisco. Los asteriscos por encima de los puntos representan diferencias significativas entre tratamientos dentro de cada sitio calculados por medio de pruebas *a posteriori* de Bonferroni. \*  $p < 0.05$ . ..... 37

Figura 11. Análisis de correspondencias sin tendencias (*detrended*, ACST) aplicado a la matriz de datos de abundancia para determinar el efecto del tratamiento sobre la composición de especies de plántulas leñosas de la comunidad regenerativa > 10 cm de altura en tres praderas ganaderas abandonadas después de a) siete y b) 30 meses de asignados los tratamientos en la Región de Chamela, Jalisco. Se muestran el tratamiento bajo manipulación (●) y el testigo (■), para cada sitio, mientras que las formas de crecimiento están representadas como: ▲ árboles, ◆ arbustos y ◆ trepadoras leñosas. Los valores propios (*eigenvalues*) para el eje 1 y 2 de: a) fueron de 0.605 y 0.450, respectivamente, mientras que los de b) fueron de 0.539 y 0.301, respectivamente. Los nombres de las especies están abreviados con las dos primeras letras del género y de la especie, los nombres completos se pueden consultar en el anexo 2 cuadro a y b. .... 43

Figura 12. Dendrograma obtenido por medio del análisis de clasificación con el objetivo de evaluar el efecto del tratamiento sobre la composición de especies de plántulas de la comunidad regenerativa > 10 cm de altura presentes a) siete y b) 30 meses después de iniciado el experimento en tres praderas ganaderas abandonadas en la región de Chamela, Jalisco. Las letras después del identificador del sitio hacen referencia al tratamiento bajo manipulación (M) y al testigo (T) para cada sitio. Se muestra además en números romanos los grupos que se distinguen por medio de este análisis. .... 44

Figura 13. Densidad aparente del suelo para a) el conjunto de los tres campos abandonados estudiados y b) sitios estudiados en la Región de Chamela, Jalisco. Letras diferentes dentro de cada histograma, indican diferencias significativas entre tratamientos para b) y sitios para a) ( $p < 0.05$ ). ..... 45

# Índice de cuadros

Número de cuadro	Página
Cuadro 1. Descripción de los sitios de estudio, localización e historia de manejo y uso de suelo. R-T-Q = roza-tumba y quema; G = ganadería; EM = extracción de madera y L = leña. Fuente: Trilleras-Motha J (2008).....	21
Cuadro 2. Resultados del ANOVA mixto de máxima probabilidad de medidas repetidas para evaluar el efecto de la remoción de trepadoras y barbecho del suelo sobre: (A) área basal y (B) cobertura de la copa de árboles > 1 cm de DAP en tres praderas ganaderas abandonadas en la región de Chamela, Jalisco.....	33
Cuadro 3. Características de la comunidad regenerativa de plántulas leñosas (árboles, arbustos y trepadoras) > 10 cm de altura en tres praderas ganaderas abandonadas: Santa Cruz (SC), Caimán I (CI) y Caimán II (CII) en la región de Chamela, Jalisco para un periodo de 2.5 años. Se muestra la media (+ error estándar) de los índices de diversidad. Letras diferentes indican diferencias significativas dentro del sitio entre tratamientos con un nivel de $\alpha < 0.05$ . * $p < 0.05$ ; ** $p < 0.01$ ; *** $p < 0.001$ .....	39
Cuadro 4. Especies (E) estructuralmente más importantes de la comunidad regenerativa de plántulas leñosas > 10 cm de altura para diferentes formas de crecimiento (FC) registradas después de siete y 30 meses de iniciada la manipulación inicial en tres praderas ganaderas abandonadas: SC (Santa Cruz), CI (Caimán I) y CII (Caimán II) en la región de Chamela, Jalisco. Se muestra en porcentaje el Valor de Importancia Relativa (VIR) de las cuatro especies mas dominantes en cada tratamiento para un periodo de 2.5 años. Los subíndices a un lado de la forma de crecimiento indican el tipo de hábitat en el cuál comúnmente se desarrollan las especies (Lott, 2002). 1) Bosque primario y 2) sitios perturbados.....	41

## Resumen

Sólo el 27 % de la cobertura del Bosque Tropical Seco (BTS) en México permanece en un estado de conservación satisfactorio, mientras que el resto ha sido transformado a praderas ganaderas (PG). En la región de Chamela, Jalisco, se ha observado que la proliferación de trepadoras (T), principalmente del género *Ipomea spp* es excesiva en aquellas PG con una edad de abandono temprana (< 10 años). La consecuencia final de este proceso de transformación del hábitat es la disminución de la capacidad de recuperación de los atributos funcionales y estructurales del BTS. En el presente estudio, se utilizó una técnica de manejo (barbecho y remoción de T) para facilitar la recuperación de biomasa y cobertura arbórea en PG. Se evaluó: 1) la dinámica (reclutamiento, crecimiento y mortalidad de tallos) de la comunidad de árboles; 2) riqueza, diversidad de especies, composición florística, estructural y dinámica de plántulas de especies leñosas; y 3) la compactación del suelo. Para evaluar la biomasa y cobertura arbórea, en abril del 2005 (tiempo 0), se seleccionaron tres PG abandonadas (sitios). En cada sitio se establecieron seis parcelas permanentes de 25 m<sup>2</sup> de manera aleatoria. Dentro de cada parcela, se establecieron al azar tres cuadros de 1 m<sup>2</sup> para registrar el reclutamiento de plántulas en distintas formas de crecimiento (árboles, arbustos y T leñosas), así como para evaluar la cobertura vegetal mediante el uso de fotografías hemisféricas. En cada sitio, a cada una de las parcelas se les asignó uno de dos tratamientos al azar: i) barbecho (abril y julio del 2005) y remoción de T la cual se realizó al inicio del experimento y 7, 17, 25, 30 y 37 meses después (manipulación); y ii) sin manipulación (testigo). Los resultados muestran que, el efecto de la manipulación sobre la dinámica de la biomasa arbórea depende del sitio, así como del tiempo desde la manipulación inicial, siendo mayor después de 37 meses en dos de los sitios. En general la manipulación tuvo un efecto positivo sobre la cobertura arbórea. No hubo un efecto del tratamiento sobre la cobertura vegetal. Se encontró que, tanto la tasa de reclutamiento relativo en número de tallos como la tasa de reclutamiento en área basal y el crecimiento en grosor de los tallos de árboles, fueron mayores bajo la manipulación que en los testigos, mientras que las tasas relativas de mortalidad no fueron afectadas por el tratamiento. Por otro lado, se encontró que el efecto del tratamiento sobre la comunidad regenerativa de plántulas leñosas así como las tasas de reclutamiento y mortalidad fueron dependientes del sitio y del tiempo desde la manipulación inicial.

Se concluye que, la remoción de T y barbecho del suelo, en su conjunto, tienen un efecto positivo inmediato sobre la recuperación de biomasa y cobertura arbórea, pero este efecto es dependiente del sitio. La respuesta de la biomasa arbórea y cobertura de copa a la manipulación, a su vez, fue dependiente de la heterogeneidad intrínseca de las PG abandonadas estudiadas. La respuesta de la comunidad regenerativa fue más compleja ya que se observó una respuesta dependiente del sitio así como del tiempo. Es importante mencionar que son necesarios más estudios que cuantifiquen la contribución relativa del barbecho del suelo y la eliminación de T como tratamientos independientes para poder entender en qué medida cada una de estas técnicas de manejo afectan los distintos atributos comunitarios y estructurales evaluados. Además es necesario realizar un monitoreo de los sitios manipulados a largo plazo ( $\geq 5$  años), ya que en este estudio solamente se puede observar la respuesta de las diferentes variables evaluadas a corto plazo ( $\leq 3$  años).

## **Abstract**

In México, only 27% of Tropical Dry Forest (TDF) still remains at a satisfactory conservation state, while the remainder has been transformed to pastures. In the TDF of the Chamela, Jalisco region, climbing plant species (CP) proliferate (e.g. *Ipomea* spp.) in abandoned pastures (AP, < 10 years-old) which decreases the recovery capacity (structural and functional attributes) of the forest. To facilitate recovery of tree biomass and crown cover in AP, I used a management technique consisting on soil plowing and on the removal of CP. I selected three sites in AP (April 2005). At each site, six 25 m<sup>2</sup> permanent blocks were randomly established. Additionally, tree 1 m<sup>2</sup> plots were randomly established within each block to examine seedling recruitment (trees, shrubs, and CP). At the same time, I took hemispheric photographs to assess vegetation and crown cover. Each block within the three sites was randomly assigned to one of the following treatments: i) soil plowing (April and July 2005) plus the elimination of CP; and ii) no manipulation (control). CP removal was done at the beginning of experiment and 7, 17, 25, 30 and 37 mo later. At each census, I assessed: 1) the dynamics of the tree and tree seedling communities (recruitment, growth and mortality); 2) species richness, diversity, structure and composition of the seedling community; and 3) bulk density of soil? The results show an effect of site, treatment and time on biomass dynamics. In general, manipulation had a positive effect on crown cover. Treatment had no effect on overall vegetation cover; whereas the rates of stem recruitment and growth in basal area were greater under manipulation. Mortality was not affected by manipulation. The effects of treatment on the seedling community were site and time dependent. Overall, the removal of CP and soil plowing, had a positive effect on biomass and tree crown cover recovery; whereas the effects on the seedling community were more complex as there were a strong variation depending of site and time. More studies at the long term (> 5 y) are needed to quantify the relative contribution of soil plowing and CP removal independently as management technique to facilitate TDF recovery.



# 1 Introducción

El bosque tropical seco (BTS) es uno de los ecosistemas más importantes en el mundo ya que representa aproximadamente el 42 % de las áreas tropicales existentes (Mooney et al., 1995; Sanchez-Azofeifa et al., 2005). Se caracteriza por tener una gran cantidad de endemismos y una alta diversidad fisiológica y estructural entre las formas de vida (Mooney et al., 1995). El clima donde se desarrolla este tipo de bosque presenta un cociente de precipitación-evapotranspiración potencial de 1-2 (Holdridge, 1967), la precipitación promedio anual va de 250-2000 mm de lluvia con 4-6 meses de poca o nula precipitación (Janzen, 1983; Janzen, 1988; Murphy et al., 1995; Miles et al., 2006) y la biotemperatura generalmente es mayor de 17 °C. A pesar de su extensión e importancia el BTS es el más amenazado de los bosques tropicales en el mundo (Miles et al., 2006), de modo que, actualmente alrededor del 97 % del área de BTS está expuesta a una gran variedad de amenazas resultado de las actividades antropogénicas, y solo una pequeña porción de la extensión remanente actual se encuentra en un estado de conservación aceptable (Miles et al., 2006).

En México, el BTS forma una franja casi continua sobre la costa del Pacífico, con áreas mayores en el este de Jalisco y las cuencas del Río Balsas y Santiago (Rzedowski, 1978; Challenger, 1998). También está presente en el noroeste de la península de Yucatán y el estado de Tamaulipas en áreas más aisladas y discontinuas (Rzedowski, 1978; Trejo, 1998; Trejo & Dirzo, 2000). Dada su amplia distribución y sus características ambientales el BTS en México se ha reportado además como uno de los tipos de vegetación con mayor número de endemismos en el país (Trejo & Dirzo, 2002). Desafortunadamente, solo el 27 % de la cobertura del BTS en México permanece en un estado de conservación satisfactorio. Se estima que la tasa de deforestación es de  $\approx 1.4$  % al año (Trejo & Dirzo, 2002), ocasionada principalmente por desmontes agropecuarios para la introducción del ganado (INE, 1993), siendo esta una práctica muy común en México y Centro América (De Ita-Martínez, 1983; Maass, 1995; Trejo & Dirzo, 2000; Kauffman et al., 2003; Quesada & Stoner, 2004).

El resultado de la transformación del BTS a praderas ganaderas, se ha visto claramente en la región de Chamela, Jalisco, en donde existen extensas áreas deforestadas para la introducción de ganado que frecuentemente son abandonadas en condiciones

improductivas y degradadas. Se ha observado, en la misma zona, que la proliferación de especies de plantas trepadoras características de perturbaciones, principalmente del género *Ipomoea* spp. es excesiva en aquellas praderas ganaderas que tienen una edad de abandono temprana a intermedia (ca. 10 años de abandono) y con un dosel más abierto que en sitios de bosque maduro (Magaña-Rodríguez, 2005).

Otros aspectos importantes que se modifican negativamente durante la transformación del BTS y el manejo de las praderas ganaderas son la estructura y las propiedades físico-químicas del suelo (Maass, 1995; Chapin et al., 2002). La estructura del suelo se ve afectada principalmente por la compactación ocasionada por el pisoteo del ganado, reduciendo el volumen y continuidad de los poros en el suelo, y evitando así el movimiento y aire a través del perfil del suelo (Maass, 1995), mientras que las quemas recurrentes producen una importante pérdida de nutrientes por volatilización (Jaramillo, 1992; Kauffman et al., 2003). La consecuencia final de este proceso es la disminución de la capacidad de recuperación de los atributos funcionales y estructurales del BTS.

Por lo tanto, es necesario desarrollar técnicas de restauración que permitan la recuperación a corto-mediano plazo de atributos funcionales y estructurales del bosque maduro en sitios secundarios del trópico seco. Mediante estas prácticas se pretende reducir la degradación del hábitat, contribuyendo así tanto al mantenimiento de la cubierta vegetal y de la vida silvestre (de Souza & Batista, 2004) como a la conservación de los servicios ecosistémicos proveídos por el BTS (Maass, 1995). Sin embargo, la investigación aplicada enfocándose en las técnicas de manejo para la recuperación de este tipo de bosque es aun incipiente (Guariguata, 1999; Vieira & Scariot, 2006b).

En este sentido, este sería el primer estudio en bosques secundarios del trópico seco que trata de evaluar longitudinalmente (en el tiempo) la respuesta del sistema a la remoción de un grupo funcional de plantas (trepadoras) y a la aplicación de la técnica del barbecho, con el objetivo de determinar la eficiencia de estas técnicas de manejo para facilitar tanto la acumulación de biomasa vegetal arbórea y cobertura de los árboles, así como la de la regeneración natural en términos de su estructura y composición de la vegetación.

## **1.1 Directrices de la regeneración y sucesión secundaria en praderas ganaderas abandonadas**

Los sistemas naturales son entidades dinámicas sujetas a un proceso de renovación en sus componentes biológicos vía perturbaciones naturales, principalmente. Las perturbaciones son el mecanismo mediante el cual se crean nuevos espacios, mediante los cuales se modifican las condiciones ambientales para que las comunidades vegetales se renueven en el espacio. Con el paso del tiempo, cambios en la disponibilidad de nutrientes, microclima, así como en la estructura y composición de una comunidad vegetal ocurren como resultado de la llegada de nuevas especies. A este proceso de reemplazo de especies a través del espacio y tiempo se le denomina sucesión. Después de transcurrido suficiente tiempo, el ecosistema en desarrollo puede adquirir atributos estructurales y funcionales semejantes al ecosistema original (Pickett et al., 1987).

Sin embargo, en paisajes altamente perturbados antropogénicamente en donde se ha eliminado parcial o totalmente la cubierta vegetal, el proceso de sucesión y por lo tanto la regeneración natural del sistema va a estar determinada por: i) factores locales del sitio (calidad del sitio e historia de uso de suelo), ii) disponibilidad de propágulos (banco de semillas, banco de plántulas, lluvia de semillas y capacidad de rebrote) y iii) la historia de vida de las especies (Pickett et al., 1987).

Otro factor crucial que determina en gran medida la sucesión natural secundaria y regeneración de la vegetación después de una perturbación, especialmente en el BTS, es la fuerte estacionalidad de lluvias y por lo tanto la disponibilidad de agua (Murphy & Lugo, 1986), la cual regula: i) las condiciones para la germinación y el establecimiento de plántulas (Ceccon et al., 2006; Vieira & Scariot, 2006b), ii) las tasas de cambio (reclutamiento, mortalidad y crecimiento) en la comunidad vegetal (Ewel, 1977; Vieira & Scariot, 2006b) y iii) el desempeño de las especies vegetales, su distribución espacial (Segura et al., 2003), y fenología (Bullock & Solis-Magallanes, 1990a), además de numerosos procesos de la fertilidad en el suelo que pueden a su vez influir en la vegetación (Maass et al., 2002).

En conjunto, estas directrices que determinan la regeneración y sucesión secundaria bajo escenarios de perturbación natural en el BTS se modifican en sitios sujetos a perturbaciones antropogénicas. Por ejemplo, en el caso de las praderas ganaderas abandonadas se espera que los procesos de sucesión sean diferentes a los que ocurren en

sitios que han estado sujetos a una perturbación natural, modificando las rutas sucesionales de reemplazo de especies y distribución de recursos, y llevando al sistema a estados alternativos o transitorios.

## **1.2 Estados alternativos o transitorios**

Las alteraciones producidas por la conversión del BTS a pastos para la alimentación de ganado, modifican tanto las condiciones biofísicas como las interacciones bióticas del sistema, y por lo tanto, alteran los procesos que operan en el reemplazo de especies y las rutas sucesionales. Estas modificaciones en el sistema afectan el establecimiento, recuperación (en términos de biomasa), desarrollo, crecimiento y supervivencia de las plantas de BTS maduro.

En este sentido, el manejo y uso del suelo potencialmente podría modificar el proceso de regeneración y sucesión natural secundaria después de que ha ocurrido una perturbación antropogénica. Por ejemplo, Burgos & Maass (2004) describieron tres rutas de cambio en la vegetación inducidas por los campesinos y determinados a su vez por la geomorfología (planicies, pendientes moderadas y crestas de cerros) del paisaje. En términos generales, en una de estas tres rutas de cambio descritas por ellos para la Región de Chamela, Jalisco, encontraron que si los pastos inducidos para la cría de ganado en pendientes se abandonan tras un solo ciclo de cultivo de pastos, el sistema tiene el potencial de regresar a su estado inicial (BTS). Sin embargo, si estos pastizales son abandonados después de varios ciclos de cultivo, en un periodo de uno a tres años se desarrolla vegetación secundaria dominada principalmente por *Mimosa arenosa* (Wild.), una especie de árbol espinoso. Este bosque mono-específico desarrollado, al parecer puede persistir hasta por 20 años si no se realiza ningún tipo de manejo (e.g. la remoción de la especie) que cambie su trayectoria hacia el estado inicial del sistema (Burgos & Maass, 2004)

Por lo tanto, al parecer, las prácticas de manejo son un factor importante que puede llevar a los sistemas a estados alternativos. Los estados alternativos o transitorios se pueden entender como etapas diferentes que se presentan en los ecosistemas, mas específicamente son cambios asociados con la diversidad de especies como la abundancia, riqueza, composición, estructura e incluso algunos servicios ecosistémicos (los beneficios que la sociedad recibe y obtiene de la naturaleza (Daily, 1997; MA, 2003). Todos estos atributos comunitarios, constituyen las variables del sistema. Estas variables del sistema pueden

permanecer en un estado diferente al inicial por un tiempo indefinido (persistentes) o recuperarse rápidamente después de una perturbación (resilientes).

La capacidad y tiempo de retorno del sistema dependerá de los procesos de retroalimentación que operen entre los factores bióticos (e.g., disponibilidad de propágulos) y abióticos (e.g., disponibilidad de nutrientes, agua y luz) en los paisajes manejados. Las nuevas especies (nativas o exóticas) que conforman una comunidad vegetal que ha sido alterada por perturbaciones antrópicas y/o naturales, a menudo utilizan de manera distinta los recursos disponibles en el ambiente para su crecimiento, desarrollo y reproducción. Por lo tanto, la repartición de nutrientes, agua, luz y espacio entre las distintas especies presentes después de ocurrido el disturbio, es desigual a la de las especies presentes antes de la perturbación (Suding et al., 2004). Esta nueva manera de aprovechar los recursos por las nuevas especies, modifican de manera considerable, las relaciones competitivas entre las plantas (Holbrook et al., 1995; Bazzaz, 1996; Perez-Salicrup, 2001) intra e inter-específicamente.

En este contexto, se ha observado que ante perturbaciones naturales (formación de claros por caída de ramas o incidencia de huracanes) o antrópicas (transformación del BTS a praderas ganaderas), las especies de trepadoras incrementan, en gran medida, su abundancia, y por lo tanto, su relación competitiva puede ser potencialmente diferencial con otros grupos de plantas característicos de etapas sucesionales tardías, como lo son los árboles y arbustos (Putz, 1984; Schnitzer & Bongers, 2002; Alvira et al., 2004; Schnitzer, 2005; Madeira et al., 2009). Esto puede estar relacionado con las características anatómicas y fisiológicas de las trepadoras, las cuales les permiten una mejor adaptabilidad a un mayor estrés ambiental (e.g., campos abandonados) especialmente en donde existe una baja calidad de sitio (Gartner et al., 1990; José Luis et al., 2005).

### **1.3 Perturbación y proliferación de trepadoras**

En bosques tropicales, Schnitzer (2005) ha observado que después de una perturbación natural (incidencia de huracanes) o antropogénica (e.g, transformación por cambio en el uso de suelo, introducción de ganado), la abundancia de trepadoras incrementa considerablemente. Por ejemplo, en un estudio realizado en una cronosecuencia con diferentes edades de abandono (70, 100, y > 500 años) de bosque tropical deciduo estacional en Panamá, Dewalt & Chavez (2000) encontraron que la abundancia de

trepadoras fue significativamente mayor en bosques secundarios (20-40 años) que en bosques maduros.

Así mismo se ha reportado para un BTS al sureste de Brasil, que la densidad de trepadoras disminuyó de estadios intermedios a tardíos mostrando una correlación negativa con la densidad de árboles (M. M. Espírito-Santo y colaboradores, *información personal*). En la región de Chamela, Jalisco se cuantificó en una cronosecuencia el número de flores de *Ipomoea* sp. (trepadoras herbáceas) como indicadores de dominancia, encontrando, de manera preliminar, que la abundancia de trepadoras es mayor en praderas ganaderas con una edad de abandono temprana a intermedia (< 10 años) que en sitios de bosque maduro (V. M. Rosas, *información personal*). Esto concuerda con lo encontrado por Magaña-Rodríguez (2005), quién reporta que las trepadoras herbáceas fueron muy abundantes en los primeros cinco años de sucesión en esta misma región.

De igual forma, se ha observado que la fragmentación del bosque en el Amazonas, incrementa la abundancia de trepadoras en los primeros 100 m del borde como consecuencia de cambios microclimáticos los cuales afectan de manera directa la disponibilidad de agua (Laurance et al., 2001), afectando la relaciones competitivas entre las plantas. Por ejemplo, se sugiere que la mayor capacidad de resistir el estrés ambiental de la plantas trepadoras, es debido, a que en general, estas tienen conductividades hidráulicas específicas más altas que las plantas auto sostenibles (Ewers, 1985; Ewers et al., 1990). Esto se debe a que tienen vasos del xylema más largos y anchos o muchos vasos por área transversal de tallo (Gartner et al., 1990) lo que les permite tener una mayor capacidad para transportar agua en un ambiente hostil.

La información disponible generada principalmente en bosques semi-decíduos, sugiere que, las plantas trepadoras (Gentry, 1991), afectan: i) el ritmo, dirección y resultado de la regeneración del bosque así como su dinámica (Schnitzer & Bongers, 2002; Perez-Salicrup et al., 2004); ii) compiten intensamente con árboles por recursos por arriba y por debajo del suelo (Toledo-Aceves & Swaine, 2007; Toledo-Aceves & Swaine, 2008). Por ejemplo, en Chamela se encontró que algunas trepadoras transportan el agua más eficientemente, además de que crecen más rápido y mantienen sus hojas por periodos más largos bajo condiciones más secas que las especies de árboles (Gartner et al., 1990), lo que podría reducir el crecimiento y fecundidad de los árboles adultos (Gerwing, 2001) y iii)

afectan las condiciones en el suelo del bosque, impactando la regeneración de plántulas, y cambiando el balance en las interacciones competitivas (Pérez-Salicrup & Barker, 2000; Schnitzer et al., 2000; Perez-Salicrup, 2001; Grauel & Putz, 2004).

De acuerdo con lo anterior, las plantas trepadoras potencialmente pueden interferir en el proceso de regeneración natural de los sitios perturbados, donde condiciones de mayor estrés ambiental pueden favorecer la proliferación de trepadoras. De este modo, las trepadoras adquieren cierta ventaja y pueden desplazar a otros grupos funcionales característicos de bosque maduro, como árboles y arbustos que tienen menor adaptabilidad, empujando y redirigiendo al sistema hacia estados dominados por trepadoras (Schnitzer et al., 2000). En este contexto, se ha sugerido, principalmente en sitios sujetos a explotación forestal en Bolivia, que la remoción de trepadoras puede ser una vía efectiva para la recuperación de los sitios degradados e infestados con trepadoras (Pérez-Salicrup & Barker, 2000; Schnitzer et al., 2000; Perez-Salicrup, 2001; Grauel & Putz, 2004), ya que al eliminarlas se ejerce un efecto directo sobre variables que mantienen al sistema en un estado distinto al original. Por ejemplo, el corte de trepadoras potencialmente puede reducir la producción de semillas de trepadoras, y por lo tanto, tener como consecuencia una disminución en la densidad de plántulas y favorecer entonces el establecimiento de otros grupos funcionales de la comunidad regenerativa (árboles, arbustos) presentes en el bosque maduro (Perez-Salicrup, 2001). Sin embargo, no existen datos que evalúen el efecto de las plantas trepadoras sobre la comunidad de árboles y regenerativa en bosques más secos, como los encontrados en la Región de Chamela, Jalisco.

Además, es necesario saber cuáles son las especies de trepadoras herbáceas o leñosas que son características del bosque maduro, ya que se ha encontrado que funcionalmente algunas especies son de gran importancia en el bosque maduro. Por ejemplo, A. Martínez-Yrizar y colaboradores (*información personal*) encontraron en la Región de Chamela, Jalisco que en algunos sitios la segunda especie más importante en aporte de hojarasca anual es *Podopterus cordifolius* Rose & Standl. (Polygonaceae) precisamente una especie de trepadora leñosa característica del BTS maduro (Lott & Atkinson, 2001).

#### **1.4 Efecto de la conversión del bosque tropical seco (BTS) sobre las propiedades del suelo**

La conversión del BTS a pastos para uso ganadero ha sido una práctica común en México y Centro América (De Ita-Martínez, 1983; Maass, 1995; Trejo & Dirzo, 2000; Kauffman et al., 2003; Quesada & Stoner, 2004). Esta transformación, en Chamela, presenta tres etapas principales: i) la roza-tumba y quema, la cual se inicia con la roza de la vegetación y termina con la quema del material cortado; ii) la primera estación de crecimiento, que comienza con las primeras lluvias y termina con el inicio de la estación seca, se siembra pasto guinea *Panicum maximum* Jacq. y zacate bufel, *Pennisetum ciliare* L., principalmente; y iii) el pastoreo intensivo, se inicia en la temporada seca después de la primera estación de crecimiento, generalmente con la introducción de ganado vacuno (Maass et al., 2002).

La creación de praderas ganaderas, en cada una de sus etapas modifica aspectos funcionales del ecosistema (Maass et al., 2002). Por ejemplo, en la roza, tumba y quema, el efecto del fuego modifica tres aspectos principales: i) el tamaño de almacenes de nutrientes se ve disminuido, así como, ii) los mecanismos de protección de éstos (Jaramillo, 1992), y iii) hay una pérdida del banco de semillas. Por otro lado, en la estación de crecimiento, debido a que hay un cambio de cobertura vegetal, el suelo es muy susceptible a la erosión hídrica, especialmente al principio de las lluvias (Maass et al., 2002). Finalmente, durante la etapa de pastoreo intensivo, una de las principales fuerzas de degradación es la compactación del suelo por el pisoteo del ganado, la cual reduce el volumen y continuidad de los poros grandes, disminuyendo el movimiento del agua y aire a través del perfil del suelo. Asimismo, la elongación de las raíces se ve afectada, debido a que no pueden abrirse paso sobre los poros más estrechos (Maass, 1995; Chapin et al., 2002).

En este sentido, García-Oliva y Maass (1998) reportaron que la densidad aparente de los primeros 4 cm del suelo incrementó en un 10 % después de 11 años de pastoreo. Se ha reportado también, que debido al uso continuo de las parcelas, la materia orgánica del suelo se ve afectada. García-Oliva *et al.* (1994) encontraron que, a pesar de que la materia orgánica del suelo incrementó en un 30 % en parcelas de tres años de uso, después de once años ésta se redujo significativamente debido a la alta tasa de descomposición y a la baja productividad radicular en las praderas.

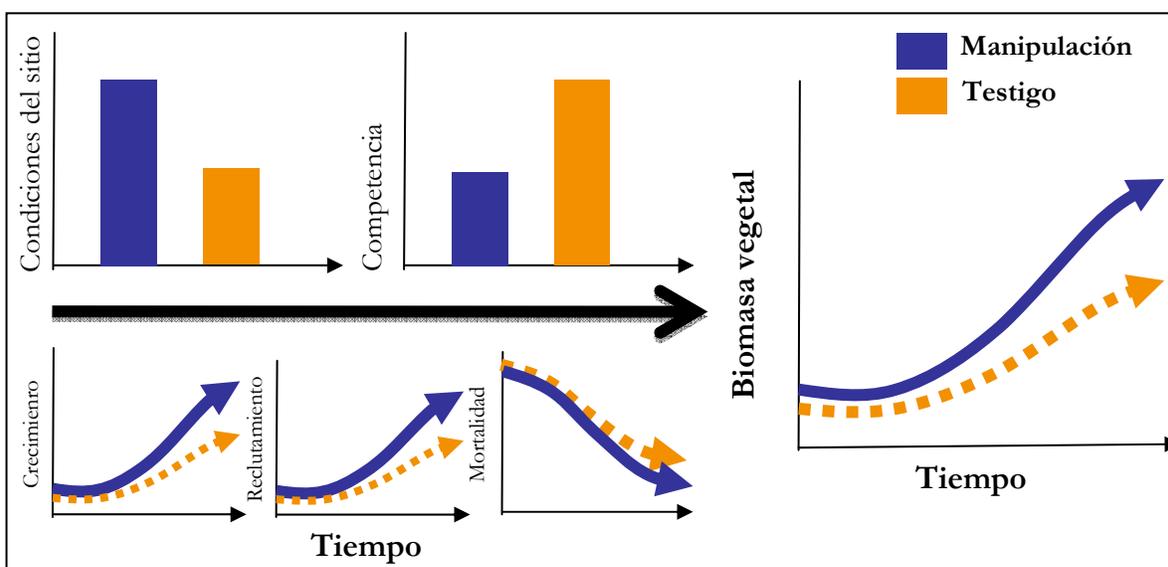
Estos cambios estructurales y físico-químicos en el suelo ocasionados por la conversión del BTS a sitios de crianza de ganado pueden hacer un más lento el proceso de sucesión natural y regeneración de la vegetación. Sin embargo, en el caso de sitios que han sido sujetos a un uso agrícola intensivo se han usado técnicas de mejoramiento del suelo que ayudan a que los cultivos tengan un mejor establecimiento y desarrollo. Por ejemplo, es bien sabido que el barbecho del suelo en cultivos agrícolas beneficia las cosechas debido a que libera las semillas en el suelo, reduce la competencia con otras plantas, mejora la superficie de drenaje y cambia la estructura del suelo (Gebhardt et al., 1985). En este sentido, la aplicación del barbecho en campos agropecuarios abandonados en la región de Chamela, Jalisco, potencialmente podría contribuir a facilitar la sucesión y regeneración vegetal.

En conjunto, la proliferación de trepadoras y compactación del suelo en praderas ganaderas abandonadas pueden ser factores inhibidores (atractores) de la sucesión que mantienen al sistema en un estado alternativo o transitorio. En este sentido, el barbecho del suelo y la remoción de trepadoras pueden ser prácticas de manejo útiles que faciliten la sucesión de la vegetación en praderas ganaderas abandonadas (Pérez-Salicrup & Barker, 2000; Schnitzer et al., 2000; Perez-Salicrup, 2001; Perez-Salicrup et al., 2004; Schnitzer et al., 2004; Schnitzer, 2005). Por lo tanto, es importante desarrollar investigación aplicada enfocándose en técnicas de manejo para la recuperación del BTS en praderas ganaderas abandonadas debido a que la experimentación, a través de la manipulación de atributos del sistema en BTS, es aún incipiente (Vieira & Scariot, 2006a).

En este contexto, el presente proyecto es el primer estudio en bosques secundarios del trópico seco que intenta evaluar la respuesta del sistema, medida como acumulación de biomasa y atributos comunitarios del sotobosque, a la remoción de un grupo funcional de plantas (trepadoras) y a la aplicación del barbecho como técnicas de manejo para la recuperación de atributos funcionales y estructurales del BTS. Además se pretende generar conocimiento ecológico que ayude a facilitar el proceso de recuperación de la vegetación natural en praderas ganaderas abandonadas del trópico seco.

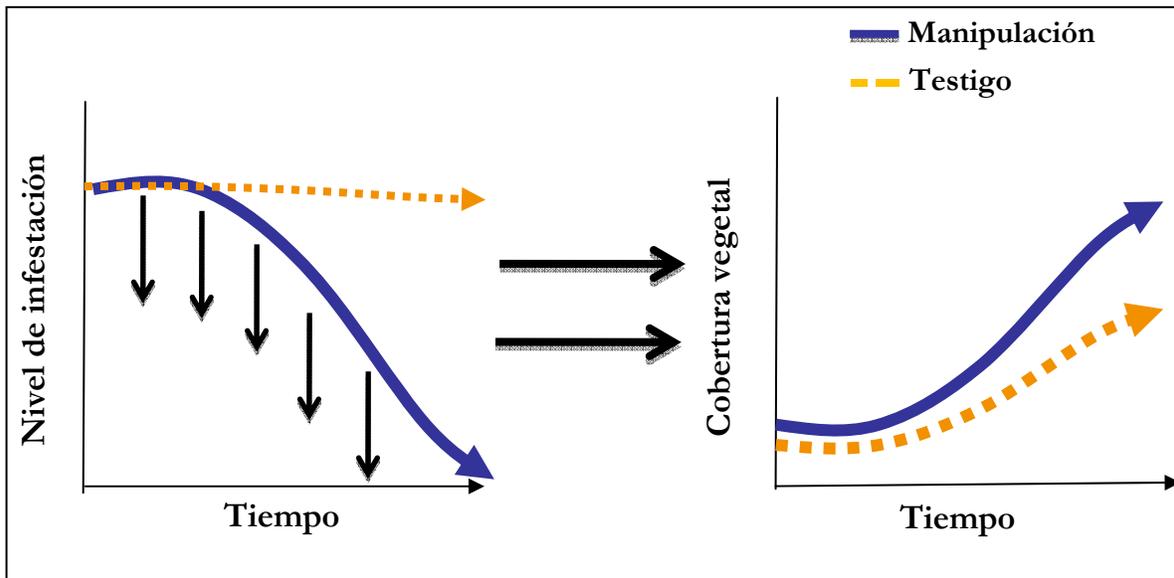
## 2 Hipótesis y predicciones biológicas

1. La remoción de trepadoras y el barbecho del suelo, mejoran las condiciones del sitio (e.g. la capacidad de infiltración, retención de agua y aire a través del perfil aumentan) y eliminan el efecto competitivo por recursos de las trepadoras con los árboles. Por lo tanto estas prácticas favorecen, el crecimiento en grosor de los tallos de los árboles, incrementando el reclutamiento y disminuyendo la mortalidad de tallos. De este modo la manipulación facilitará la acumulación de biomasa y por lo tanto se espera que la biomasa de árboles sea mayor bajo la manipulación que sin ella (Figura 1).



**Figura 1.** Representación esquemática de la hipótesis y predicción biológica del efecto del barbecho y remoción de trepadoras sobre la acumulación de biomasa vegetal arbórea en praderas ganaderas abandonadas del trópico seco.

2. En vegetación con presencia de trepadoras, tanto la copa de los árboles como la cobertura vegetal (conjunto de material vegetal que incluye tallos, ramas y hojas de árboles, arbustos y regeneración de avanzada) se encuentran bajo supresión mecánica debido a la acción de las trepadoras. Esta interferencia mecánica inhibe el desarrollo del dosel forestal. Al eliminar a las trepadoras se ejerce un efecto de liberación que da como resultado un aumento diferencial en la cobertura vegetal, siendo ésta mayor en los árboles y en la vegetación libre de trepadoras (Figura 2).



**Figura 2.** Representación esquemática de la hipótesis y predicción biológica del efecto de la manipulación sobre la cobertura vegetal en praderas ganaderas abandonadas del trópico seco. Las flechas apuntando hacia el eje del tiempo en la gráfica de la izquierda, indican la disminución del nivel de infestación logrado a través de distintas intervenciones realizadas en el tiempo.

3. La remoción de trepadoras y el barbecho del suelo mejoran, las condiciones del sitio dando como resultado un mayor establecimiento y desarrollo de plántulas leñosas de la comunidad regenerativa. Esto se verá reflejado tanto en cambios de los atributos comunitarios (riqueza, abundancia, diversidad y composición) como en la dinámica (reclutamiento y mortalidad) de la comunidad regenerativa de plántulas leñosas del sotobosque. Por lo tanto, se espera que tanto la riqueza, abundancia y composición así como la diversidad difiera entre tratamientos (Figura 3).

### 3 Objetivos

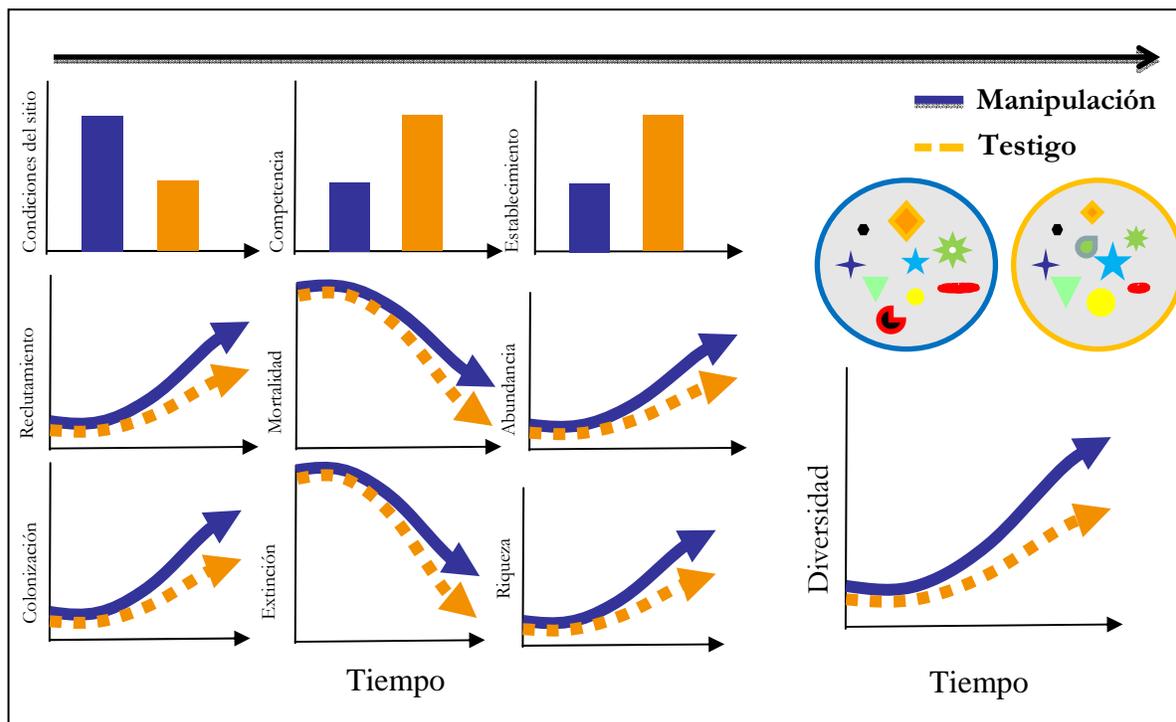
#### 3.1 Objetivo general

1. Evaluar el efecto del barbecho y remoción de trepadoras en praderas ganaderas abandonadas sobre: 1) la recuperación de la biomasa y cobertura arbórea y vegetal así como las tasas de cambio (reclutamiento, crecimiento y mortalidad de tallos) en la comunidad de árboles; 2) composición, estructura y dinámica (reclutamiento, mortalidad) de plántulas de

especies leñosas de la comunidad regenerativa del bosque; y 3) la compactación del suelo (densidad aparente).

### 3.2 *Objetivos particulares*

1. Estimar la biomasa de árboles antes y después de la manipulación (barbecho y remoción de trepadoras), así como la dinámica de tallos (reclutamiento, mortalidad) y crecimiento después de la manipulación.
2. Cuantificar la cobertura de la copa de los árboles así como la cobertura vegetal (conjunto de material vegetal que incluye tallos, ramas y hojas de árboles, arbustos y regeneración de avanzada) tanto para las parcelas sujetas a manipulación como para las testigo.
3. Determinar el efecto del barbecho y remoción de trepadoras sobre el reclutamiento, mortalidad, abundancia, riqueza, composición y diversidad de especies de plantas leñosas de la comunidad regenerativa.
4. Caracterizar la densidad aparente del suelo tanto en parcelas con remoción de trepadoras y barbecho del suelo como en parcelas testigo.

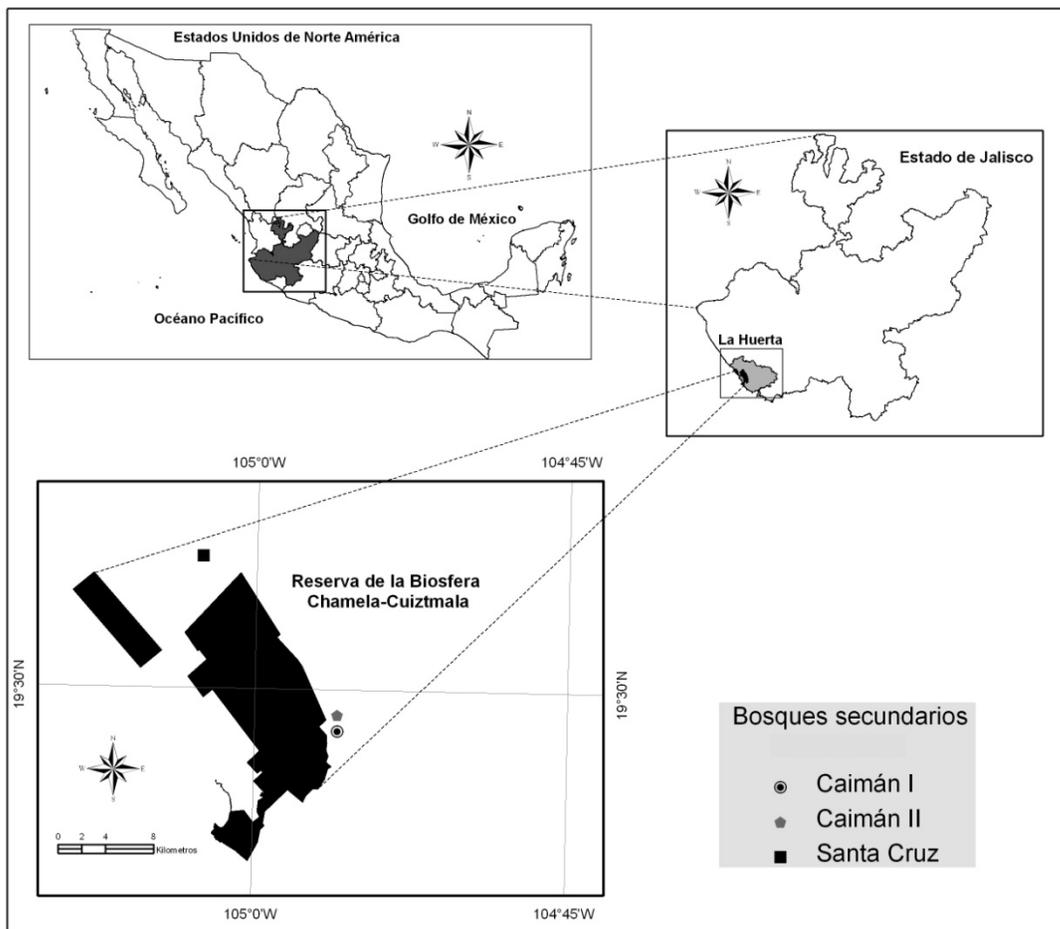


**Figura 3.** Representación esquemática de la hipótesis y predicción biológica del efecto del barbecho y remoción de trepadoras sobre los atributos de la comunidad regenerativa de plántulas leñosas en praderas ganaderas abandonadas del trópico seco, así como sobre la composición de especies, la cual está representada esquemáticamente mediante distintas figuras dentro de los círculos.

## 4 Materiales y métodos

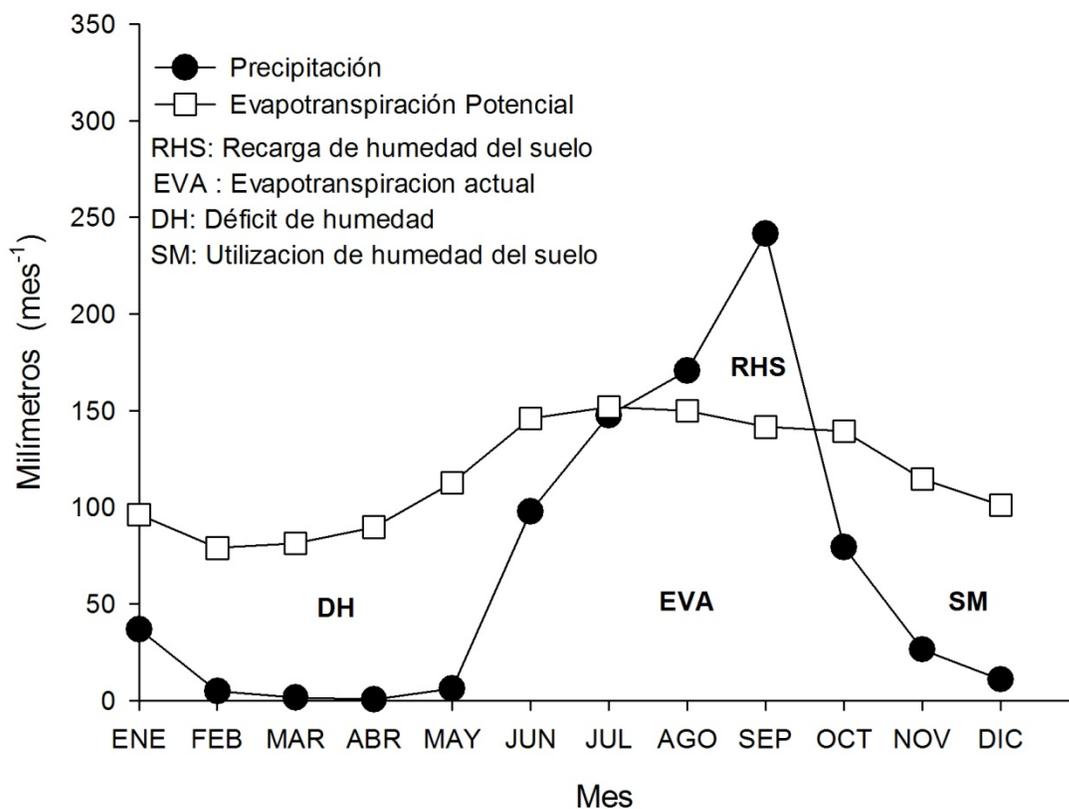
### 4.1 Área de estudio

El área de estudio se localiza en las inmediaciones de la Reserva de la Biosfera Chamela-Cuiztmala, creada en 1993 mediante decreto presidencial para la protección del BTS y humedales de la costa del país en el municipio de La Huerta, Jalisco (19°29' y 19°34' latitud Norte y 104° 58' y 105°04' longitud Oeste, Figura 4) (Noguera, 2002).



**Figura 1.** Localización geográfica de los bosques secundarios estudiados ubicados en las inmediaciones de la Reserva de la Biosfera Chamela Cuixmala, perteneciente al municipio de La Huerta, Jalisco, México. SC = Santa Cruz, CI= Caimán I y CII = Caimán II.

En el periodo de 1997-2006, la temperatura media anual registrada en la estación meteorológica de la estación de Biología Chamela de la UNAM, fue de 24.75 °C; y la precipitación de 740.65 mm, de la cual el 80 % se concentra entre los meses de junio a octubre, con tres meses de severa sequía (febrero-abril). El balance hídrico, demuestra un déficit continuo de agua excepto para los mes de agosto y septiembre (Figura 5).



**Figura 2.** Balance hídrico para la Región de Chamela, Jalisco, México, por medio del método de Thornthwaite & Mather (1955). Los datos de la precipitación son promedios mensuales del periodo de 1977 a 2006. Datos tomados de la estación meteorológica de la Estación de Biología de Chamela, Jalisco.

Los suelos superficiales (30 cm) están dominados por texturas gruesas, descritos como arcillo-arenosos (Entisoles) y arcillo-limo-arenosos (Regosoles) (Solís, 1993), comúnmente con rocas en los horizontes superficiales y material parental riolítico (Campo, 1995). El paisaje de la región de estudio esta dominado por pastizales, cultivos, bosques secundarios manejados y BTS maduro. El uso del suelo se caracteriza por una agricultura de temporal con labranza manual y por tracción animal, una agricultura de riego con

labranza mecanizada; el pastoreo se practica en la vegetación natural y praderas cultivadas (Bye et al., 2002). Las colinas son la característica dominante del paisaje, los valles y las tierras planas son escasos (Rodríguez, 1999). La altitud media es de aproximadamente 100 m y las pendientes varían de 4° a 35°. El BTS es el tipo de vegetación dominante en la región y ocupa las pendientes y las crestas mientras que el bosque tropical semi-deciduo las tierras bajas y áreas riparias (Lott, 2002).

El BTS en Chamela ha sido descrito como uno de los BTS del Neotrópico más diversos (Lott, 1993; Gentry, 1995; Gillespie et al., 2000). Más de 1100 especies de plantas vasculares y 233 especies de árboles han sido identificadas (Lott, 1993). La altura promedio del dosel en Chamela es de aproximadamente 10 m de altura, con un alta densidad de tallos de entre 5 y 10 cm DAP. Las familias más importantes son Leguminosae, Euphorbiaceae y Compositae (Lott, 1993). La producción y caída de hojas está sincronizada en términos generales, entre la mayoría de las especies de árboles y ocurre después del inicio de la estación lluviosa (Bullock & Solis-Magallanes, 1990b).

#### **4.2 Praderas ganaderas abandonadas**

Se seleccionaron tres campos abandonados cerca de las inmediaciones de la Reserva de la Biosfera Chamela-Cuixmala, los cuales forman parte del proyecto general “Manejo de Bosques Tropicales en México (MABOTRO): bases científicas para la conservación, restauración y el aprovechamiento de ecosistemas” (SEP-CONACyT-2005-COI-51043), que estudia aspectos generales de la regeneración de la selva en bosques secundarios y los cambios en la diversidad de murciélagos y pájaros (Magaña-Rodríguez, 2005; Chazdon et al., en prensa). En cada campo abandonado se cercó en el 2004 un sitio de 1.71 ha (120 x 90 m) con alambre de púas para excluir el ganado, pero no el acceso de animales silvestres pequeños.

Antes de ser transformados a praderas ganaderas, estos campos fueron BTS maduro (Trilleras-Mohta J, 2008), localizados en terrenos con pendientes de entre 18 a 30°. Una vez transformados, estos sitios fueron usados primordialmente para la crianza de ganado inmediatamente después de realizada la primera roza-tumba y quema. Los campos abandonados se seleccionaron para el estudio debido a que estaban completamente infestados de plantas trepadoras, además por su fácil acceso y terreno menos accidentado, lo que permitió el uso del equipo y montaje del experimento. Los campos abandonados

seleccionados difirieron en su historia de uso de suelo, manejo, edad de abandono y vegetación circundante (Cuadro 1), ya que no fue posible encontrar sitios con las mismas características dentro de las parcelas del proyecto MABOTRO.

**Cuadro 1.** Descripción de los sitios de estudio, localización e historia de manejo y uso de suelo. R-T-Q = roza-tumba y quema; G = ganadería; EM = extracción de madera y L = leña. Fuente: Trilleras-Motha J (2008)

	Santa Cruz (SC)	Caimán I (CI)	Caimán II (CII)
Edad de abandono† (2004)	1	4	12
Año de la 1era. R-T-Q	1981	1995	1975
Año de la última quema	2003	2000	1992
Frecuencia de quemas*	7	3	6
Periodo de actividad ganadera	22	5	17
Años de uso	22	8	17
Actividades	EM, L y G	L y G	G
Matriz en el paisaje	Rodeado por una matriz de pastizales y bosque secundario	Rodeado de bosque maduro	Rodeado de bosque maduro
Coordenadas geográficas			
Latitud N	19° 28.052'	19° 22.949'	19° 28.684'
Longitud W	104° 56.221'	105° 57.00'	104° 56.123'
Altitud	220	200	200
Pendiente	18°	30°	20°
Árboles y arbustos > 2.5 cm	402	431	72
Árboles y arbustos > 1 cm	834	996	505

† Tiempo desde que se dejó de introducir ganado

\* Numero total de quemas realizadas en el periodo de tiempo que se usó el sitio

Los sitios denominados como Caimán I y II (CI y CII) se encuentran rodeados de áreas de BTS maduro, mientras que el sitio de Santa Cruz (SC) está rodeado de pastizales los cuales son quemados periódicamente. Para evitar la entrada de fuego en este sitio en particular, cada año antes del inicio de la estación seca se realizaron actividades de aclareo hasta dejar el suelo desnudo en una franja para crear una zona de amortiguamiento de aproximadamente 5 m alrededor de la cerca de alambre de púas.

Un estudio paralelo, realizado en los mismos sitios de estudio, reportó seis especies pertenecientes al género *Ipomoea* spp (Convolvulaceae) (V. M. Rosas *comunicación personal*). De éstas, sólo una especie, *I. nil* (L.) Roth. (herbácea anual) fue común a los tres sitios, mientras que *I. minutiflora* (M. Martens & Galeotti) House. (herbácea anual) sólo

estuvo presente en el CII. *I. hederifolia* (herbácea anual), *I. meyeri* (Spreng.) G. Don. (herbácea perenne) e *I. triloba* L. (herbácea perenne) fueron especies compartidas en los sitios del CI y CII, mientras que *I. trifida* (Kunth) G. Don. (herbácea perenne) fue común para los sitios del CI y SC. *Melloa quadrivalvis* (Jacq.) A.H. Gentry, fue la única especie de trepadora leñosa compartida por los sitios CI y CII, mientras que *Pristimera celastroides* (Kunth) A.C. Sm. y *Podopterus mexicanus* Bonpl. (trepadoras leñosas) solo fueron encontradas en CI. Al igual que otros bosques de México (Trejo, 1998; Gallardo-Cruz, 2004) y América central y Sudamérica (Gentry, 1995; Gillespie et al., 2000), Fabaceae fue la familia con mayor número de especies encontrada en los bosques secundarios estudiados antes de la manipulación (Anexo 1).

#### **4.3 Diseño experimental**

En cada uno de los tres campos abandonados (sitios de 1.7 ha) seleccionados se estableció un bloque permanente de 0.1 ha (20 X 50 m), los cuáles, en el resto del documento serán denominados como “sitios”. En abril del 2005 (tiempo 0), dentro de cada sitio se establecieron seis parcelas permanentes de 25 m<sup>2</sup> (5 x 5 m) de manera aleatoria, las cuales se delimitaron utilizando estacas de PVC de 1 m de altura para evaluar la biomasa arbórea (ver siguiente sección). Dentro de cada parcela, a su vez, se establecieron al azar tres cuadros de 1 m<sup>2</sup> para registrar el reclutamiento de plántulas en distintas formas de crecimiento (árboles, arbustos y trepadoras leñosas) los cuales fueron delimitados por medio de estacas de PVC de 25 cm de altura. En cada sitio, a cada una de las parcelas de 25 m<sup>2</sup> se les asignó uno de dos tratamientos al azar: i) barbecho y remoción de trepadoras (manipulación); y ii) sin manipulación (testigo); de tal forma que para cada sitio tres parcelas fueron manipuladas experimentalmente y tres no se manipularon.

El barbecho del suelo se realizó con un azadón dentro de cada parcela asignada a manipulación solo en dos ocasiones: abril y julio del 2005. La remoción de trepadoras se llevó a cabo de forma manual, y con ayuda de tijeras de podar una vez montado el experimento (abril del 2005) y a los 7, 17, 25, 30 y 37 meses después. Las plantas trepadoras enraizadas dentro de las parcelas se cortaron desde su base, se intentó retirarlas totalmente de los tallos y de la copa de árboles y arbustos que se encontraban enraizados dentro y adyacentes de las parcelas bajo manipulación. Se extrajeron las raíces de las plantas trepadoras herbáceas solamente ya que fue imposible la extracción de raíces de las

plantas trepadoras leñosas debido a su gran profundidad y tamaño. Los restos vegetales de las plantas trepadoras se redistribuyeron homogéneamente dentro de cada parcela.

#### **4.4 Comunidad arbórea**

##### *4.4.1 Evaluación de la biomasa*

En cada parcela se midió el perímetro al milímetro más cercano con una cinta métrica de todos los tallos de los árboles  $\geq 1$  cm de diámetro a la altura del pecho (DAP). Estas mediciones se realizaron antes de la manipulación, mes 0 y a los 7, 17, 25, 30 y 37 meses. Esto corresponde a tres estaciones secas (abril 2005, mayo 2007 y 2008) y tres estaciones húmedas (noviembre 2005, septiembre 2006 y octubre del 2007). Se etiquetaron los individuos previamente medidos y se marcó el lugar exacto de cada tallo donde la cinta fue colocada para reducir errores de medición y tener una mejor estimación del crecimiento de los tallos de los árboles en los subsecuentes censos de vegetación, así como para evaluar la dinámica de tallos arbórea (ver sección 4.4.3). Las especies fueron identificadas en campo y mediante la ayuda de botánicos expertos<sup>1</sup> quienes examinaron las colectas realizadas de los individuos etiquetados. Las plantas se identificaron, en lo posible, a nivel de especie. De otra manera, se identificaron a nivel de género, familia o bien como morfoespecie. Los nombres de las especies siguen la nomenclatura de Lott & Atkinson (2001).

Se utilizó el área basal (**AB**) de cada tallo enraizado dentro de cada parcela como medida de biomasa vegetal arbórea en pie, debido a que se ha demostrado que esta medida está estrechamente relacionada con la biomasa vegetal en el área de estudio (Martinez-Yrizar et al., 1992). Además se ha reportado que es más conservativa y útil que la biomasa aérea para hacer comparaciones entre sitios, la cual, además de necesitar el diámetro de los tallos, es preciso utilizar ecuaciones que a menudo son sitio-específicas y pocas veces están disponibles. Para calcular el **AB** de los árboles, los valores obtenidos del perímetro (**P**) fueron transformados a diámetros (**D**). El **AB** se obtuvo para cada tallo mediante la siguiente fórmula:  $AB = \pi * D^2$ . Una vez obtenida el **AB** de cada tallo éstas fueron sumadas posteriormente para obtener una estimación de la biomasa presente en cada parcela.

---

<sup>1</sup> Emily J. Lott. Universidad de Texas. Alfredo Pérez. Instituto de biología, UNAM.

#### 4.4.2 Evaluación de la cobertura

Se obtuvo la cobertura de los árboles (**CA**) previamente etiquetados y la cobertura vegetal (**CV**). Siete meses después de montado el experimento y a los 17, 25, 30 y 37 meses de la manipulación inicial se midió el **diámetro mayor (d<sub>1</sub>)** y **diámetro transversal mayor (d<sub>2</sub>)** de cada árbol para obtener la **CA** en m<sup>2</sup> ha<sup>-1</sup>, para cada parcela. Por medio de la siguiente fórmula del área de una elipse se calculó la **CA = (0.25) (d<sub>1</sub>) (d<sub>2</sub>)**

Para evaluar la **CV**, se tomaron fotografías hemisféricas con una cámara Nikon Cool Pix 995 colocada en una montura niveladora, apuntando hacia el cenit y direccionada hacia el norte. Se tomaron nueve fotos por tratamiento dentro de cada sitio a una altura de 0.75 m en el centro de cada cuadrante de 1 m<sup>2</sup>. Las fotos fueron tomadas en días con nubosidad uniforme, antes del amanecer o justo después del atardecer durante la estación húmeda del 2005, 2006 y 2007 en los meses de noviembre, septiembre y octubre respectivamente, que corresponden a los meses 7, 17 y 30 después de asignados los tratamientos.

Las fotografías fueron analizadas utilizando el programa HemiView V 2.01 (Devices, 1998), mediante el cual se obtuvo un índice que nos indica la proporción de cielo visible de cada fotografía hemisférica. Los valores de cielo visible van de 0 a 1; un valor de 0 indica que el dosel está completamente cerrado, mientras que un valor de 1 indica que está completamente abierto, ausencia de vegetación. Si le restamos a 1 el valor obtenido de cielo visible y lo multiplicamos por 100, obtenemos en porcentaje la cobertura de tallos, ramas y hojas de la vegetación por arriba de 0.75 cm, (1- cielo visible × 100 = % **cobertura vegetal**) o simplemente **CV (%)**.

#### 4.4.3 Reclutamiento, mortalidad y crecimiento

Las tasas relativas de reclutamiento (**R**) y mortalidad (**M**) en términos de número de tallos (**NT**) o **AB** fueron calculadas como la proporción del **AB** o **NT** de la comunidad en el tiempo 0 (abril del 2005) y corregidas por el periodo de tiempo actual (mes 37; mayo del 2008, ecuaciones 1-2). La tasa relativa de crecimiento en **AB** (**C<sub>AB</sub>**) fue calculada como la proporción del **AB** inicial (mes 0; abril del 2005) de los árboles que sobrevivieron hasta el final (mes 37; mayo 2008) del experimento por medio de la ecuación 3:

$$R_X = [(X_i + R_f) / X_i]^{365/t} - 1 \quad (1)$$

$$M_X = 1 - [1 - (M / X_i)]^{365/t} \quad (2)$$

$$C_{AB} = [(AB_{S(i)} + C) / AB_{S(i)}]^{365/t} - 1 \quad (3)$$

Donde<sup>2</sup> el **R<sub>x</sub>** y **M<sub>x</sub>**, pueden ser expresados ya sea tanto para el reclutamiento y mortalidad de tallos (NT) como para el AB, mientras que  $X_i$  es el **AB** o **NT** inicial.  $AB_{S(i)}$  es el **AB** inicial de los árboles que sobrevivieron hasta el final del experimento, **C** es el crecimiento en términos de área basal (**AB** inicial – **AB** final); y  $t$  es el periodo de tiempo (37 meses) en años.

#### 4.5 Comunidad regenerativa

El primer censo de la comunidad regenerativa se realizó en la primera estación húmeda después de asignados los tratamientos (mes siete), en noviembre del 2005, y durante la estación húmeda del mes de septiembre del 2006 y octubre del 2007 (mes 17 y 30 después de asignados los tratamientos respectivamente). La realización de los censos de vegetación de la comunidad regenerativa leñosa se realizaron durante la estación humedad debido a que es la época del año durante la cual ocurren los procesos regenerativos en este tipo de bosques secos (Maza-Villalobos et al., 2009). Dentro de cada cuadro de 1 m<sup>2</sup> se registraron, etiquetaron, contaron e identificaron en lo posible, todos los individuos de entre 10-100 cm de altura incluyendo árboles, arbustos y trepadoras leñosas.

##### 4.5.1 Tasa relativa de reclutamiento ( $r$ ) y mortalidad ( $m$ )

Se obtuvo la tasa de reclutamiento ( $r$ ) y mortalidad ( $m$ ) para cada parcela de 25 m<sup>2</sup>. La tasa de  $r$  y la tasa de  $m$  se calcularon para dos periodos de tiempo. Para obtener la tasa de  $r$ , se contó, el número total de plántulas presentes a los siete y treinta meses de iniciado el experimento dentro de los tres cuadros de 1 m<sup>2</sup> de cada parcela. El total de plántulas contadas de cada parcela ( $r_t$ ), fue dividido entre el número de meses ( $t$ ) transcurridos desde iniciado el experimento (siete y treinta, respectivamente). La tasa de  $r$  para cada censo de vegetación fue expresada entonces como  $r = r_t / t$ . La tasa de mortalidad para cada censo de vegetación se calculó mediante la siguiente fórmula:  $m = (m_t / tr)^{1/t}$ , en donde  $m_t$ , es el número total de plántulas muertas que se registraron a los siete o treinta meses de iniciado

---

<sup>2</sup> El reclutamiento de equis (**R<sub>x</sub>**), se expresó tanto en número de tallos (**NT**) como en términos de área basal (**AB**). En este caso se calcularon las tasas de reclutamiento tanto para los tallos como para el **AB**. La mortalidad de equis (**M<sub>x</sub>**), se expresó tanto en número de tallos (**NT**) así como en términos de área basal (**AB**). En este caso se calcularon las tasas de mortalidad tanto para los tallos como para el **AB**.

el experimento dentro de los tres cuadros de 1 m<sup>2</sup> de cada parcela y  $tr$ , es el total de reclutas contados en cada censo de vegetación, número de individuos registrados a los siete o a los treinta meses de iniciado el experimento, mientras que  $t$ , es el número de meses transcurridos desde iniciado el experimento.

#### 4.5.2 *Diversidad, composición florística y estructura de la comunidad regenerativa*

En cada visita al campo se evaluaron diferentes atributos de la comunidad regenerativa de plántulas leñosas del sotobosque en cada uno de los sitios. Como medida de diversidad se utilizó, en primera instancia, la densidad de especies (Magurran, 1988; Magurran, 1998). Así mismo se calcularon los índices de diversidad de Shannon ( $H'$ ) y Simpson ( $S$ ) para cada sitio utilizando el programa Estimates v 7.05 (Colwell, 1997) después de 300 permutaciones, mientras que el índice de equidad de **Pielou**, ( $J$ ) se obtuvo con la siguiente fórmula:  $J = H'/H' \max$ , donde  $H' \max = \ln$  de las especies ( $s$ ).

En un intento por predecir cual sería el número de especies nuevas que se podrían observar basándonos en los datos iniciales de riqueza de especies de cada censo, se utilizaron dos modelos o estimadores de predicción de especies propuestos por Solow & Polasky (1999) y Chao (1984), que calculan el número de especies que potencialmente se podrían registrar si se realizara un segundo muestreo que consistiera de 100 individuos. Los cálculos se realizaron con el programa SPADE (Species Prediction And Diversity Estimation; Chao & Shen, (2003).

Se calculó el Valor de Importancia Relativa (VIR) para identificar a las especies estructuralmente más importantes de la comunidad regenerativa registradas en cada tratamiento dentro de cada sitio. El VIR fue calculado como: abundancia relativa + frecuencia relativa + cobertura relativa. La abundancia relativa fue expresada como el número de individuos por unidad de área, en donde, la densidad relativa (**Dr**) es igual al número total de individuos contados por especie ( $n_i$ ), entre el área total muestreada (**A**). Por lo tanto la **Dr** =  $n_i / A \times 100$ . La frecuencia relativa (**Fr**), fue expresada como el porcentaje de parcelas en las que una especie ocurre, de este modo, se tiene que, **Fr** =  $m_i / M \times 100$ , en donde  $m_i$  son las unidades en las que aparece la especie y **M**, es el número total de parcelas. Finalmente la cobertura fue obtenida mediante la medición de los diámetros mayor (**D<sub>M</sub>**) y menor (**D<sub>m</sub>**) de la copa de cada plántula y calculada por medio de la siguiente fórmula: **C** =  $P_i (D_M/2) (D_m/2)$ .

Solamente se consideraron los datos obtenidos durante dos censos de vegetación (mes siete y 30 después de asignados los tratamientos) para los cálculos de la tasa de reclutamiento y mortalidad, así como para el análisis de la caracterización de la comunidad regenerativa descritos anteriormente, debido a que durante el mes 17 correspondiente a la estación húmeda de septiembre del 2006, no se registraron plántulas de la comunidad regenerativa.

#### **4.6 Densidad aparente del suelo (compactación)**

Se calculó la densidad aparente (**DA**) como indicador del grado de compactación del suelo, tanto en parcelas manipuladas como en parcelas testigo en los campos abandonados estudiados. En suelos compactados la densidad aparente es alta. Esto se debe a que el tamaño de los poros en el suelo se ve reducido considerablemente debido al pisoteo del ganado (Greenwood & McKenzie, 2001; Sharrow, 2007). En este contexto, la aplicación de la técnica del barbecho del suelo se utilizó como medida correctiva de la compactación del suelo debido a esta forma de degradación.

Para calcular la **DA**, en abril de 2007 se tomaron muestras de suelo independientes a 10 cm de profundidad seleccionadas al azar en cada cuadrante de 25 m<sup>2</sup>, con un nucleador de volumen conocido. Las muestras fueron secadas en un horno durante 48 horas a 105 ° C (a peso constante) y se obtuvo el peso seco de cada una de las muestras. La densidad aparente se calculó mediante la siguiente fórmula: **DA = volumen / peso seco de suelo (cm<sup>3</sup>/gr)**.

## **6. Análisis de datos**

Se utilizó un modelo de ANOVA mixto de máxima probabilidad para datos longitudinales (medidas repetidas) por medio del programa estadístico NCSS versión 7.1.10 (Hintze, 2008), para evaluar el efecto del tratamiento sobre la **CA**, **CV**, **AB** y tasas de **r** y **m**, así como la densidad tanto de individuos como de especies de la comunidad regenerativa.

La media del **AB** y **CA** de las parcelas dentro de cada sitio para cada tratamiento fueron considerados como sujetos o variables de respuesta (N = 6); en el caso de la **CV**, la variable de respuesta (sujetos) fue el valor medio de la **CV** de los tres cuadros de 1 m<sup>2</sup> dentro de cada parcela (N = 18), mientras que la variable de respuesta para la densidad

tanto de individuos como de especies de la comunidad regenerativa fue el número total de plántulas y especies registradas dentro de los tres cuadrantes de 1 m<sup>2</sup> de cada parcela (N = 18). Con respecto a la dinámica de la comunidad regenerativa, la variable de respuesta fue la tasa de  $r$  y  $m$  calculada para el conjunto de los tres cuadrantes de cada parcela (N = 18). Tanto para la densidad de especies y plántulas como para la tasa de reclutamiento y mortalidad la unidad de observación fue la parcela. Para todos los casos, el “tratamiento” fue el factor entre sujetos, mientras que “sitio” (N = 3) y “tiempo” fueron considerados los factores dentro de sujetos. Así mismo, el efecto del tiempo se incluyó como factor repetido y covariable (meses) en el modelo.

Se calculó la media ajustada y error estándar de cada tratamiento dentro de cada sitio a un nivel de covariable correspondiente a los meses 0, 7, 17, 25, 30 y 37 para el **AB** y 7, 17 y 30 meses para la **CA** y **CV**, lo que corresponde solo a las estaciones húmedas del 2005, 2006 y 2007 respectivamente, cuando el dosel del bosque está más desarrollado, y la comparación entre tratamientos es más exacta, no obstante, en el caso de **CA** se utilizaron todos los datos obtenidos en el campo (7, 17, 25, 30 y 37 meses después de asignados los tratamientos) para tener un mejor ajuste del modelo.

Para la densidad de plántulas y riqueza de especies (número de especies por unidad de área) sólo se calcularon a un nivel de covariable correspondientes a las estaciones húmedas del 2006 y 2007 (meses 7 y 30 respectivamente después de asignados los tratamientos), debido a que la mortalidad fue alta y el reclutamiento de plántulas fue bajo en la estación húmeda del 2006 (mes 17). Los niveles de covariable calculados para la tasa de  $r$  se fijaron para el mes siete y 30, mientras que para la tasa de  $m$  se fijaron a un nivel de covariable correspondiente a los meses 30 y 37<sup>3</sup>.

Para la construcción del modelo mixto de ANOVA de máxima probabilidad, se siguieron los pasos recomendados por Hintze (2007). Para evaluar el ajuste del modelo y seleccionar cuales deberían de ser los componentes de la matriz de varianza-covarianza que mejor se ajustara a los datos observados, se utilizó el criterio del estadístico Akaike (Akaike, 1973; Akaike, 1974). Cuando el efecto de un factor fue significativo, se procedió a realizar pruebas pareadas *a posteriori* de Bonferroni para determinar diferencias entre los diferentes niveles del factor. De igual forma, se compararon los distintos niveles calculados

---

<sup>3</sup> Periodos de tiempo para los que se calculó la tasa de  $m$  de la comunidad regenerativa.

de la covariable entre tratamientos dentro de cada sitio. Se realizó este tipo de análisis debido a que es más apropiado y flexible para especificar la estructura de la varianza-covarianza para datos longitudinales, y para una mejor estimación de la media y error estándar (Hintze, 2007). Los grados de libertad fueron calculados usando el método de Kenward y Roger (1997).

Para determinar el efecto del tratamiento sobre la tasa de reclutamiento tanto en área basal ( $R_{AB}$ ) como de número de tallos ( $R_{NT}$ ) y crecimiento en grosor de los tallos ( $C_{AB}$ ) de los árboles, se realizó una prueba de t-Student de una sola cola. Se calculó el promedio y error estándar de cada una de las variables de respuesta por medio del generador de números aleatorios Merssenen Twister mediante la técnica de re-muestreo bootstrap, esto con el fin de tener una estimación de estos parámetros más exacta, debido a que el tamaño de muestra real es muy pequeño. Para esto, se consideró un número de muestra igual a 5 000, mientras que el tamaño de cada una fue de 10,000. Este cálculo se realizó por medio del programa estadístico SYSTAT v. 12. Por otro lado, las diferencias estadísticas del tratamiento dentro de cada bloque y periodo de tiempo sobre los índices de diversidad (Shannon y Simpson) fueron evaluadas por medio de una prueba pareada de t-Student.

Se realizaron análisis de correspondencia sin tendencias (*detrended*, **ACST**) para identificar el efecto del tratamiento sobre la composición de especies para el mes siete y 30 después de asignados los tratamientos. Para ello, se construyó una matriz con las especies presentes en cada sitio como columnas, el tratamiento aplicado en cada sitio como filas y la abundancia total registrada de cada especie en cada sitio en las celdas. Se utilizó este tipo de análisis para evitar el efecto de arco, el cual es una dependencia parabólica a menudo no lineal entre los puntajes de las muestras o especies del segundo eje y aquellos del primer eje (ter Braak, 1986). El tipo de escalamiento que evita resultados tendenciosos fue realizado por polinomios de segundo orden. El **ACST** se realizó usando el paquete estadístico CANOCO v 4.5 (ter Braak & Smilauer, 2002). Se extrajeron los dos ejes que explicaron mayor cantidad de varianza y se integraron en una gráfica euclidiana de dos dimensiones. Los datos fueron transformados a la raíz cuadrada del arcoseno para minimizar el efecto de las especies muy abundantes y homogenizar los datos.

Empleando la matriz de datos arriba descrita, se realizó un análisis de clasificación multivariado aglomerativo, por medio del método de Ward de varianza mínima y

considerando las distancias euclidianas como medidas de disimilitud. Mediante este análisis se identificó el efecto del tratamiento sobre la composición de especies dentro de cada sitio. Este análisis se llevó a cabo usando el programa NCSS (Hintze, 2008).

Finalmente, el efecto del tratamiento sobre la **DA** fue determinado por medio de una ANOVA de máxima probabilidad de efectos fijos. Sitio y tratamiento fueron los factores fijados en el modelo. Las diferencias entre los diferentes niveles del factor significativo fueron evaluadas mediante una prueba *a posteriori* de Bonferroni. Este análisis también se realizó por medio del programa NCSS (Hintze, 2008).

## 7. Resultados

### 7.1 La comunidad de árboles

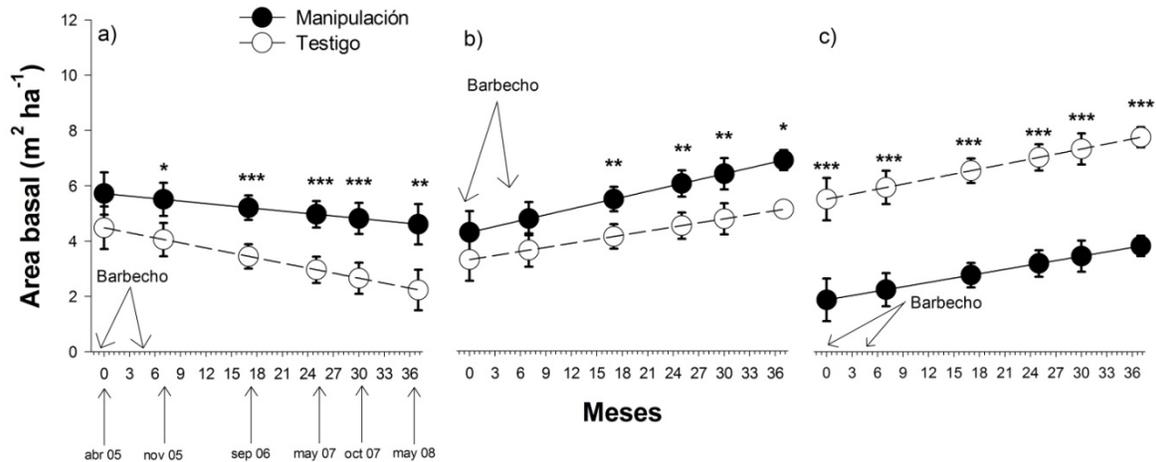
#### 7.1.1 Dinámica de la biomasa

El efecto del tratamiento y del tiempo sobre el área basal promedio (**ABP**) fue dependiente del sitio (Cuadro 2A). El **ABP** previa a la manipulación (mes 0) fue similar en ambos tratamientos tanto para SC (tratamiento:  $5.72 \pm 0.39 \text{ m}^2 \text{ ha}^{-1}$ , testigo:  $4.48 \pm 0.39 \text{ m}^2 \text{ ha}^{-1}$ ; media ajustada  $\pm$  error estándar) como para CI (tratamiento:  $4.29 \pm 0.39 \text{ m}^2 \text{ ha}^{-1}$ , testigo:  $3.31 \pm 0.39 \text{ m}^2 \text{ ha}^{-1}$ ), mientras que para CII esta fue significativamente mayor en el testigo ( $5.52 \pm 0.39 \text{ m}^2 \text{ ha}^{-1}$ ) con respecto al tratamiento bajo manipulación ( $1.89 \pm 0.39 \text{ m}^2 \text{ ha}^{-1}$ ) (Cuadro 2A, Figura 6a-c).

En SC el **ABP** disminuyó durante el lapso que duró el experimento (37 meses) en ambos tratamientos, no obstante, después de siete meses de asignados los tratamientos y hasta el mes 37, ésta fue significativamente mayor en el tratamiento bajo manipulación que en el testigo (Figura 6a). Estas diferencias estuvieron dadas debido a la respuesta diferencial de algunas especies presentes ante el tratamiento. Por ejemplo,  $\sim 80 \%$  de los tallos registrados de *Lonchocarpus* spp., sobrevivieron hasta el final del experimento, en contraste, en los testigos, solamente el 50% de los tallos pertenecientes a este género persistieron hasta el final del experimento. *Acaciella angustissima* (Mill.) Britton & Rose fue otra especie beneficiada por el tratamiento en este sitio, incrementando su **AB** en un 92.8 % desde el inicio del experimento, mientras que en el testigo, la especie que más **AB** acumuló (*Bauhinia pauletia* Pers.) solamente incrementó en un 48.36%.

Los resultados muestran que en CI el **ABP** incrementó en ambos tratamientos desde iniciada la manipulación, siendo significativamente mayor bajo el tratamiento barbechado y libre de trepadoras (manipulación) desde los 17 hasta los 37 meses de asignados los tratamientos (Figura 6b). Esta respuesta diferencial estuvo en parte asociada con un incremento diferencial por efecto del tratamiento en el número de tallos. Por ejemplo, al final del experimento hubo una ganancia de tallos de 8.43 % en el tratamiento bajo la manipulación, mientras que en los testigos el número de tallos disminuyó en un 8.75 %. Estas diferencias se traducen en una acumulación de **ABP** significativamente mayor en el tratamiento bajo la manipulación en comparación con el testigo al final del experimento de

más del 25%. Finalmente se encontró que en CII el **ABP** incrementó de manera similar tanto para el tratamiento bajo manipulación como para el testigo y siempre fue significativamente mayor en el testigo con respecto al tratamiento (Figura 6c).



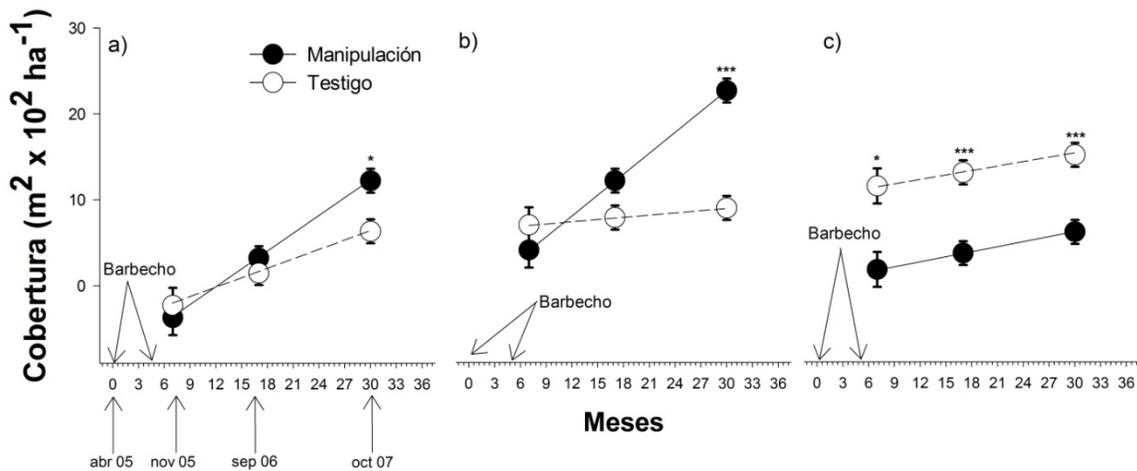
**Figura 1.** Efecto de la remoción de trepadoras y barbecho del suelo sobre el área basal (AB, media ajustada  $\pm$  2 errores estándar) de árboles  $\geq 1$  cm de DAP en tres campos abandonados: a) Santa Cruz (SC), b) Caimán I (CI) y c) Caimán II (CII) en la región de Chamela, Jalisco. Los asteriscos por encima de los puntos representan diferencias significativas entre tratamientos dentro de cada sitio, calculadas por medio de pruebas *a posteriori* de Bonferroni. \*  $p < 0.05$ , \*\*  $p < 0.01$ , \*\*\*  $p < 0.001$ .

### 7.1.2 Dinámica de la cobertura

#### Cobertura de los árboles

La manipulación mostró tener un efecto positivo sobre la cobertura de copa promedio (**CCP**) arbórea para el conjunto de los tres sitios (Cuadro 2B). A siete meses de iniciado el experimento, la **CCP** fue significativamente menor bajo la manipulación ( $2.08 \pm 3.52 \text{ m}^2 \times 10^2 \text{ ha}^{-1}$  media ajustada  $\pm$  error estándar; prueba pareada *a posteriori* de Bonferroni;  $F_{[1, 14.3]} = 7.96$ ;  $p < 0.05$ ) en comparación con los testigos ( $16.16 \pm 3.52 \text{ m}^2 \times 10^2 \text{ ha}^{-1}$ ). Sin embargo, la velocidad de recuperación de la **CCP** fue mas rápido bajo la manipulación (34.81 %) con respecto a los testigos (término en el modelo: tratamiento\*tiempo; cuadro 2B). En este sentido, los resultados muestran que después de 30 meses de fijados los tratamientos, la **CCP** fue significativamente mayor bajo la manipulación ( $40.96 \pm 2.40 \text{ m}^2 \times 10^2 \text{ ha}^{-1}$ ;  $F_{[1, 28.4]} = 9.63$ ;  $p < 0.05$ ) en comparación al testigo ( $30.36 \pm 2.40 \text{ m}^2 \times 10^2 \text{ ha}^{-1}$ ).

Al interior de cada sitio, los resultados muestran que la **CCP** fue menor a los siete meses de iniciado el experimento en comparación con el testigo, siendo ésta significativamente diferente solo para CII (Figura 7a-c). Treinta meses después de iniciado el experimento para los sitios de SC y CII la **CCP** fue significativamente mayor bajo la manipulación que en los testigos, mientras que para CII ésta no mostró mayores cambios en ambos tratamientos desde la medición inicial (término en el modelo, sitio\*tiempo; Figura 7a-c, Cuadro 2B).



**Figura 2.** Efecto de la remoción de trepadoras y barbecho del suelo sobre la cobertura de árboles (CCP) (media ajustada  $\pm$  error estándar)  $\geq 1$  cm de DAP en tres campos abandonados: a) Santa Cruz (SC), b) Caimán I (CI) y c) Caimán II (CII), en la región de Chamela, Jalisco, durante la estación húmeda de noviembre del 2005 (nov 05), septiembre del 2006 (sep 06) y octubre del 2007 (oct 07). Los asteriscos por encima de los puntos representan diferencias significativas entre tratamientos dentro de cada sitio calculados por medio de pruebas a *posteriori* de Bonferroni. \*  $p < 0.05$ , \*\*  $p < 0.01$ , \*\*\*  $p < 0.001$ .

**Cuadro 1.** Resultados del ANOVA mixto de máxima probabilidad de medidas repetidas para evaluar el efecto de la remoción de trepadoras y barbecho del suelo sobre: (A) área basal y (B) cobertura de árboles  $\geq 1$  cm de DAP en tres praderas ganaderas abandonadas en la región de Chamela, Jalisco.

Factores	F	gl Num	gl Deno	p
A)				
Entre grupos				
Tratamiento	2.22	1	24.7	0.149
Sitio	8.07	2	24.7	<b>0.002</b>
Tratamiento*Sitio	24.94	2	24.7	> <b>0.0001</b>
Dentro de grupos				
Tiempo	12.17	1	24.0	<b>0.002</b>
Tratamiento*Tiempo	1.186	1	24.0	0.287
Sitio*Tiempo	25.86	2	24.0	> <b>0.0001</b>
Tratamiento*Sitio*Tiempo	0.73	2	24.0	0.491
B)				
Entre grupos				
Tratamiento	11.33	1	11.6	<b>0.005</b>
Sitio	11.61	2	11.6	<b>0.001</b>
Tratamiento*Sitio	0.75	2	11.6	0.492
Dentro de grupos				
Tiempo	91.74	1	8.6	> <b>0.0001</b>
Tratamiento*Tiempo	19.81	1	8.6	<b>0.002</b>
Sitio*Tiempo	7.28	2	8.6	<b>0.014</b>
Tratamiento*Sitio*Tiempo	6.18	2	8.6	<b>0.022</b>

#### Porcentaje de cobertura vegetal

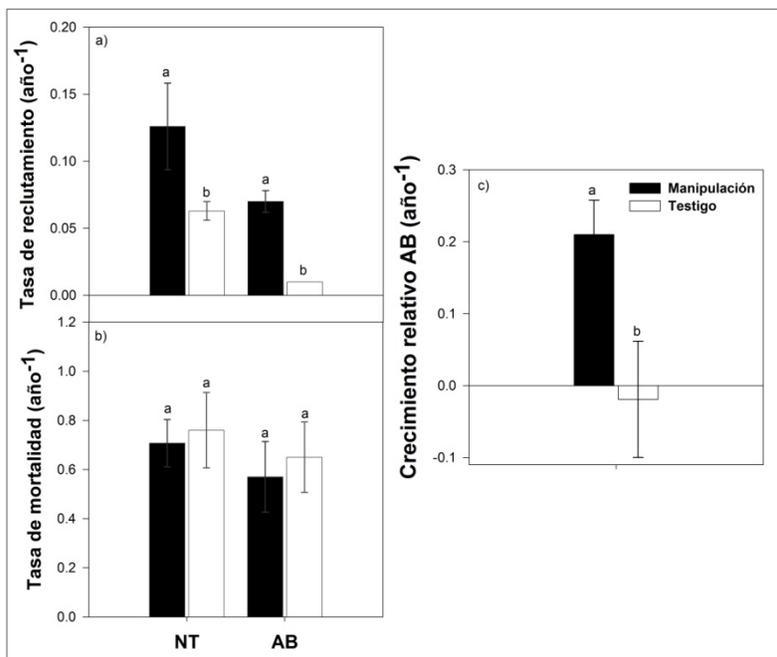
El porcentaje de cobertura vegetal (% CV) no se vió afectado por el tratamiento ( $p > 0.05$ ). Además de relacionarse de manera positiva y significativa con el tiempo (meses) ( $F_{[1, 28.7]} = 87.40$ ;  $p < 0.0001$ ), el % CV estuvo influenciado por el sitio ( $F_{[2, 40.4]} = 7.00$ ;  $p < 0.01$ ). El % CV fue diferente entre sitios solamente para el mes siete después de la manipulación inicial (prueba pareada *a posteriori* de Bonferroni;  $F_{[2, 28.6]} = 7.05$ ;  $p < 0.01$ ), siendo significativamente menor en SC ( $59.92 \pm 0.03$  %) que en CII ( $73.95 \pm 0.03$  %) y CI ( $75.70 \pm 0.03$  %). No obstante el incremento del % CV fue más rápido para SC que para el CI y CII ( $F_{[2, 28.7]} = 3.87$ ;  $p < 0.05$ ; término del modelo: sitio\*tiempo), de modo que en un periodo de 23 meses el % CV de SC aumentó en un 55.7 %, mientras que para el CI y el CII el incremento fue solamente de 25.6 y 23.7 %, respectivamente.

### 7.1.3 Reclutamiento, mortalidad y crecimiento

La tasa de  $R_{NT}$  tendió a ser mayor (50 %) en el tratamiento bajo manipulación ( $0.13 \pm 0.03$  tallos  $\text{año}^{-1}$ ; promedio  $\pm$  error estándar bootstrap) que en el testigo ( $0.06 \pm 0.005$  tallos  $\text{año}^{-1}$ ), siendo éstas diferencias marginalmente significativas ( $t = 1.91$   $gl = 4$ ;  $p = 0.06$ ). Mientras que en términos de área basal ( $R_{AB}$ ) esta fue significativamente mayor ( $t = 10.39$   $gl = 2$ ;  $p < 0.01$ ; t-Student de varianzas desiguales) bajo la manipulación ( $0.07 \pm 0.006$   $\text{m}^2 \text{ha}^{-1}/\text{año}$ ) que en el testigo ( $0.01 \pm 0.00$   $\text{m}^2 \text{ha}^{-1}/\text{año}$ ) (Figura 8a).

Con respecto a la tasa de mortalidad tanto para el número de tallos ( $M_{NT}$ ) como para el área basal ( $M_{AB}$ ) los resultados muestran que tiende a existir una mayor mortalidad de tallos y una mayor reducción en el área basal en los testigos ( $0.76 \pm 0.16$  tallos/año;  $0.65 \pm 0.14$   $\text{m}^2 \text{ha}^{-1}/\text{año}$ ) con respecto al tratamiento bajo manipulación ( $0.71 \pm 0.09$  tallos/año;  $0.57 \pm 0.14$   $\text{m}^2 \text{ha}^{-1}/\text{año}$ ), sin embargo, estas diferencias no fueron significativas ( $p > 0.05$  para ambas variables) (Figura 8b).

Por otro lado, el  $C_{AB}$  fue significativamente mayor ( $t = 2.44$   $gl = 4$ ;  $p < 0.05$ ) en el tratamiento bajo manipulación ( $0.21 \pm 0.05$   $\text{m}^2 \text{ha}^{-1}/\text{año}$ ) en comparación con el testigo ( $-0.02 \pm 0.08$   $\text{m}^2 \text{ha}^{-1}/\text{año}$ ) (Figura 8c).



**Figura 3.** Promedio bootstrap ( $\pm$  1 error estándar) de (a) tasa relativa de reclutamiento, (b) mortalidad y (c) crecimiento en área basal, estandarizado por el número inicial de tallos (NT) y área basal (AB) presente en cada sitio antes de la manipulación. Letras diferentes indican diferencias significativas con un nivel de  $\alpha \leq 0.06$ .

## 7.2 La comunidad regenerativa de plántulas leñosas

### 7.2.1 Tasa relativa de reclutamiento ( $r$ ) y mortalidad ( $m$ )

#### Tasa de reclutamiento ( $r$ )

Siete meses después de asignados los tratamientos se reclutaron un total de 91 plántulas leñosas de la comunidad regenerativa en un área de 54 m<sup>2</sup> correspondiente a las tres praderas ganaderas abandonadas estudiadas, mientras que para el mes 30 el número de reclutas fue de 149. La tasa de  $r$  disminuyó significativamente ( $F_{[1, 12.5]} = 10.69, p < 0.01$ ) del mes siete al mes treinta de iniciado el experimento en ambos tratamientos, siendo afectada a su vez, por el sitio ( $F_{[2, 18.3]} = 5.22, p < 0.05$ ). De acuerdo con lo anterior, los resultados muestran que la tasa de  $r$  fue significativamente mayor en CI que en SC tanto para el mes siete (prueba pareada a *posteriori* de Bonferroni,  $F_{[1,19.4]} = 15.13, p < 0.01$ ) como para el mes 30 ( $F_{[1,19.4]} = 12.03, p < 0.05$ ), mientras que el sitio CII difirió significativamente de SC después de 30 meses de iniciado el experimento ( $F_{[1,19.4]} = 8.34, p < 0.05$ ) pero no de CI.

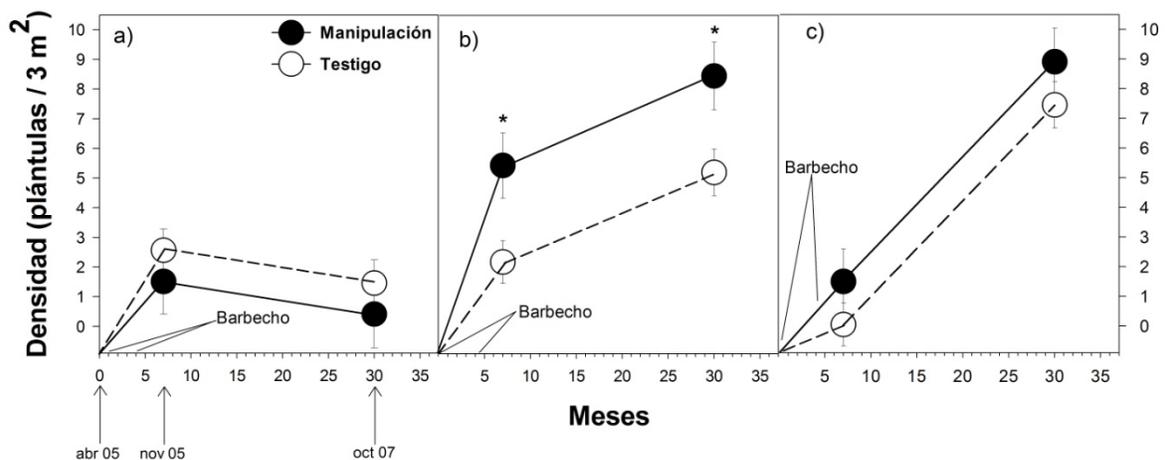
#### Tasa de mortalidad ( $m$ )

Un total de 73 plántulas leñosas murieron en un periodo de 23 meses (del mes siete al mes 30) en un área total de 54 m<sup>2</sup>, mientras que para el segundo periodo de evaluación (del mes 30 al 37) murieron 77 reclutas en las tres praderas ganaderas abandonadas estudiadas. El efecto del tratamiento sobre la tasa de  $m$  fue dependiente tanto del tratamiento como del tiempo transcurrido desde la manipulación inicial (término en el modelo: tratamiento\*sitio\*tiempo,  $F_{[2, 13]} = 3.80, p \leq 0.05$ ). De acuerdo con lo anterior, los resultados muestran que 23 meses después del censo inicial (mes siete de montado el experimento), la tasa de  $m$  no varió entre ningún sitio (prueba pareada a *posteriori* de Bonferroni:  $p > 0.05$ ), mientras que del mes 30 al 37, el sitio de SC presentó una tasa de  $m$  ( $0.03 \pm 0.004$  plántulas 3m<sup>2</sup> mes<sup>-1</sup>; media ajustada  $\pm$  error estándar) significativamente mayor que CI ( $F_{[1,17.4]} = 13.93, p < 0.01$ ;  $0.01 \pm 0.004$  plántulas 3m<sup>2</sup> mes<sup>-1</sup>) y CII ( $F_{[1,17.4]} = 20.53, p < 0.01$ ;  $0.007 \pm 0.004$  plántulas 3m<sup>2</sup> mes<sup>-1</sup>), y éstos últimos no difirieron entre sí ( $p > 0.05$ ). Finalmente, sólo en el sitio de SC se encontró que del mes 30 al 37, la tasa de  $m$  fue significativamente menor bajo manipulación (prueba pareada a *posteriori* de

Bonferroni:  $p < 0.01$ ;  $0.015 \pm 0.005$  plántulas  $3\text{m}^2 \text{mes}^{-1}$ ) en comparación con el testigo ( $0.05 \pm 0.005$  plántulas  $3\text{m}^2 \text{mes}^{-1}$ ).

### 7.2.2 Densidad de plántulas

El efecto del tratamiento sobre la densidad de plántulas fue dependiente del sitio (término en el modelo: tratamiento\*sitio:  $F_{[2, 55.3]} = 4.31$ ;  $p < 0.05$ ), y estuvo relacionada estrechamente con el tiempo ( $F_{[1, 8.7]} = 19.81$ ;  $p < 0.01$ ), pero esta relación fue dependiente del sitio (término en el modelo: sitio\*tiempo:  $F_{[2, 8.7]} = 12.38$ ;  $p < 0.01$ ). Los resultados muestran que solamente para el CI, la densidad de plántulas fue significativamente mayor en el tratamiento bajo manipulación en comparación con el testigo desde el mes siete hasta el mes 30 (Figura 9b).

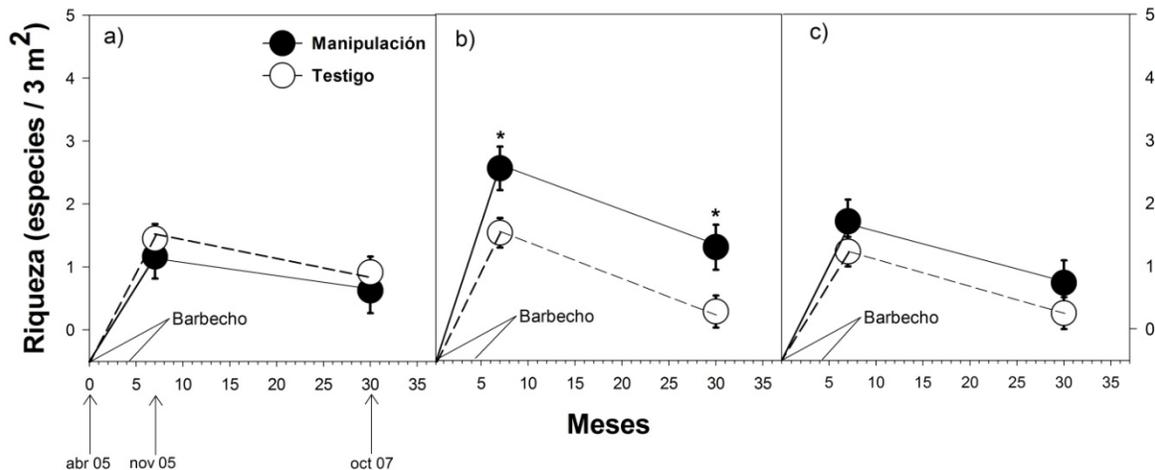


**Figura 4.** Efecto del tratamiento sobre la densidad (media ajustada  $\pm$  error estándar) de la comunidad regenerativa de plántulas leñosas (árboles, arbustos y trepadoras leñosas)  $\geq 10$  cm de altura registradas durante la estación húmeda de noviembre del 2005 (nov 05) y octubre del 2007 (oct 07), correspondiente a los meses siete y 30 de iniciada la manipulación en abril del 2005 (abr 05), presentes en tres praderas ganaderas abandonadas: a) Santa Cruz (SC) b) Caimán I (CI) y c) Caimán II (CII) en la Región de Chamela, Jalisco. Los asteriscos por encima de los puntos representan diferencias significativas entre tratamientos dentro de cada sitio calculados por medio de pruebas a *posteriori* de Bonferroni. \*  $p < 0.05$ .

### 7.2.3 Riqueza de especies

El efecto del tratamiento sobre la densidad de especies fue dependiente del sitio (término en el modelo: tratamiento\*sitio:  $F_{[2, 13.1]} = 4.11$ ;  $p < 0.05$ ) y del tiempo ( $F_{[1, 9]} = 16.30$ ;  $p < 0.01$ ) desde la manipulación inicial. En este sentido, la densidad de especies disminuyó del mes siete al mes 30 tanto para el tratamiento bajo manipulación como para el

testigo en las tres praderas ganaderas abandonadas estudiadas. Finalmente, los resultados muestran que solamente para el CI, la densidad de especies fue significativamente mayor en el tratamiento bajo manipulación en comparación con el testigo desde el mes siete hasta el mes 30 (Figura 9b).



**Figura 5.** Efecto del tratamiento sobre la riqueza (media ajustada  $\pm$  error estándar) de la comunidad regenerativa de plántulas leñosas (árboles, arbustos y trepadoras leñosas)  $\geq 10$  cm de altura registradas durante la estación húmeda de noviembre del 2005 (nov 05) y octubre del 2007 (oct 07), correspondiente a los meses siete y 30 de iniciada la manipulación en abril del 2005 (abr 05), presentes en tres praderas ganaderas abandonadas: a) Santa Cruz (SC) b) Caimán I (CI) y c) Caimán II (CII) en la Región de Chamela, Jalisco. Los asteriscos por encima de los puntos representan diferencias significativas entre tratamientos dentro de cada sitio calculados por medio de pruebas *a posteriori* de Bonferroni. \*  $p < 0.05$ .

#### 7.2.4 Diversidad

En términos generales, la diversidad de especies en SC no varió de manera significativa por efecto del tratamiento, excepto después de 30 meses de asignados los tratamientos, donde la diversidad de Simpson, la diversidad fue significativamente mayor en el grupo testigo en comparación con la manipulación. Sin embargo, el porcentaje de especies de árboles presentes en el tratamiento bajo manipulación fue mayor tanto a los siete meses (34 % más en comparación con el testigo) como a los 30 (62 % más en comparación con el testigo) de que fueron asignados los tratamientos. Siete meses después de fijados los tratamientos la equidad de especies ( $J$ ) en SC fue similar entre tratamientos, mientras que para el mes 30, esta fue mayor en el testigo en comparación con el tratamiento bajo manipulación (Cuadro 3).

Dentro del CI, los resultados muestran un claro efecto del tratamiento sobre la diversidad de especies según los índices de diversidad calculados ( $S$  y  $H'$ ). Tanto para el mes siete como para el mes 30, la diversidad fue significativamente mayor en el tratamiento bajo manipulación con respecto al testigo, siendo mayor en el mes siete que en el mes 30 para ambos tratamientos. La equidad ( $J$ ) de especies fue similar entre tratamientos para los periodos de medición. Por otro lado, el porcentaje de especies de árboles a los siete meses desde la manipulación inicial fue similar entre tratamientos, mientras que para el mes 30 éste fue mayor en el tratamiento bajo manipulación que en el testigo, en donde no se registraron especies de árboles (Cuadro 3).

En CII, el efecto de los tratamientos sobre la diversidad y la equidad ( $J$ ) de las especies fue dependiente del tiempo, principalmente. Por ejemplo, a los siete meses de iniciado el experimento, la diversidad de especies fue significativamente mayor en el testigo con respecto al tratamiento bajo manipulación para ambos índices calculados, mientras que, por otro lado, para el mes 30, la diversidad fue significativamente mayor en el tratamiento bajo manipulación en comparación con el testigo. Este mismo patrón se observa al analizar los valores de equidad (Cuadro 3). El porcentaje de especies de árboles fue el mismo para ambos tratamientos a los siete meses de iniciado el experimento, mientras que, en el mes 30 las especies de árboles desaparecen en ambos tratamientos.

Finalmente, el número de especies nuevas predichas mediante el índice de Solow & Polasky (1999), así como el número de especies no registradas (Chao, 1984), fue mayor en el tratamiento bajo manipulación en comparación al testigo para los tres sitios, sin embargo este patrón solo se obtiene para el mes siete. Esta tendencia es inversa después del mes 30 de iniciado el experimento, tanto para SC como para CI, mientras que para el CII, no se observan cambios considerables (Cuadro 3).

#### 7.2.5 Importancia estructural de las especies

Siete meses después de iniciada la manipulación se encontró que la jerarquía de las especies de plántulas estructuralmente más importantes con base en el VIR estuvo afectada por el tratamiento dentro de cada sitio. De acuerdo con lo anterior, los cálculos del VIR muestran que en SC, *Indigofera constricta* Rydb., fue la especie estructuralmente más importante en el tratamiento bajo manipulación seguida de *Mimosa quadrivalvis* L., mientras que en el testigo se invierte el orden de estas especies según su VIR (Cuadro

4SC). Así mismo, se observa que *Clystoma binatum* (Thunb.) Sandwith, una trepadora leñosa, no estuvo presente en el tratamiento bajo manipulación.

**Cuadro 2.** Características de la comunidad regenerativa de plántulas leñosas (árboles, arbustos y trepadoras)  $\geq 10$  cm de altura en tres praderas ganaderas abandonadas: Santa Cruz (SC), Caimán I (CI) y Caimán II (CII) en la región de Chamela, Jalisco para un periodo de 2.5 años. Se muestra la media ( $\pm$  error estándar) de los índices de diversidad. Letras diferentes indican diferencias significativas dentro del sitio entre tratamientos con un nivel de  $\alpha \leq 0.05$ . \*  $p \leq 0.05$ ; \*\*  $p \leq 0.01$ ; \*\*\*  $p \leq 0.001$

	Meses después de iniciada la manipulación			
	7		30	
	Manipulación	Testigo	Manipulación	Testigo
<b>SC</b>				
Numero de especies	4	6	3	4
Numero de plántulas	5	13	7	9
Diversidad de Simpson ( <i>S</i> )	10 $\pm$ 0a	7.09 $\pm$ 1.98a	2.1 $\pm$ 0.27a	4 $\pm$ 0.73b*
Diversidad de Shannon ( <i>H'</i> )	1.33 $\pm$ 0a	1.67 $\pm$ 0.24a	0.8 $\pm$ 0.08a	1.21 $\pm$ 0.12a
Equidad, <i>J</i>	0.96	0.93	0.73	0.87
% especies de árboles	50	33.3	66.67	25
Especies nuevas predichas				
Solow & Polasky (1999)	4.5	1	0	4.5
Especies no registradas (Chao 1984)	1.5	0.3	0	1.5
<b>CI</b>				
Numero de especies	7	4	4	2
Numero de plántulas	27	17	45	25
Diversidad de Simpson ( <i>S</i> )	3.28 $\pm$ 0.17a	2.67 $\pm$ 0.15b*	1.27 $\pm$ 0.01a	1.18 $\pm$ 0.03b**
Diversidad de Shannon ( <i>H'</i> )	1.39 $\pm$ 0.04a	1.09 $\pm$ 0.04b**	0.47 $\pm$ 0.01a	0.28 $\pm$ 0.03b**
Equidad, <i>J</i>	0.71	0.79	0.34	0.40
% especies de árboles	42.86	50	25	0
Especies nuevas predichas				
Solow & Polasky (1999)	6.8	6.1	0.0	8.3
Especies no registradas (Chao 1984)	3	0	0	1
<b>CII</b>				
Numero de especies	6	4	2	1
Numero de plántulas	20	9	35	32
Diversidad de Simpson ( <i>S</i> )	2.07 $\pm$ 0.13a	4.5 $\pm$ 0.86b**	1.19 $\pm$ 0.02a	1 $\pm$ 0b***
Diversidad de Shannon ( <i>H'</i> )	1.08 $\pm$ 0.04a	1.27 $\pm$ 0.04b**	0.29 $\pm$ 0.02a	0b***
Equidad, <i>J</i>	0.60	0.92	0.42	0
% especies de árboles	50	50	0	0
Especies nuevas predichas				
Solow & Polasky (1999)	4.5	1.0	0	(0)
Especies no registradas (Chao 1984)	1.5	0.3	0	(0)

De manera similar se observa un recambio en el orden de importancia de especies debido al tratamiento en CI, donde la especie con un VIR mas alto en el tratamiento bajo manipulación fue *C. binatum* seguida de *I. constricta*, mientras que en el testigo fue *I. constricta* la que obtuvo el VIR mas alto, seguida de *C. binatum* (Cuadro 4). Por otro lado, se encontró que en el sitio de CII fueron dos especies de arbustos las mas importantes estructuralmente según su VIR en el tratamiento bajo manipulación (Cuadro 4), mientras que en el testigo, estas dos especies no estuvieron presentes y fue *C. binatum*, una trepadora leñosa, la de mayor VIR (Cuadro 4).

Treinta meses después de iniciado el experimento tanto en el tratamiento bajo manipulación como en el testigo, e independiente del sitio, la especie mas dominante fue *I. constricta*. Esta especie alcanzó valores de VIR de entre 48.6 % hasta 100% en los bosques secundarios estudiados siendo dominante en el testigo de CI y CII mientras que en SC predominó bajo la manipulación (Cuadro 4). Finalmente, es interesante resaltar que tanto en SC como en CII las especies de trepadoras leñosas desaparecen en el tratamiento bajo manipulación y son sustituidas por otros grupos funcionales como árboles y arbustos.

#### 7.2.6 Composición florística

El **ACST** muestra que, en conjunto, los dos ejes extraídos explicaron el 52.4 % de la variación de los datos para el mes siete después de asignados los tratamientos, mientras que la inercia (varianza ponderada) total fue de 2.014. De acuerdo con este análisis se detectó que la comunidad regenerativa de los sitios CI y CII fue diferente entre tratamientos siete meses después de la manipulación inicial, mientras que en SC ésta fue muy similar en ambos tratamientos (Figura 11a, Anexo 2a).

Treinta meses después de fijados los tratamientos, el **ACST** muestra que, el 53.9 % de la variación acumulada de los datos está explicada por los ejes extraídos. La inercia total en este caso fue de 1.557. En este caso el análisis indica que dentro de los sitios de CI y SC la comunidad regenerativa fue diferente entre tratamientos después de 30 meses de iniciado el experimento, mientras que en CII el tratamiento no tuvo un efecto considerable sobre la composición florística para este periodo de tiempo, y la composición de especies no varió entre tratamientos para este sitio (Figura 11b, Anexo 2b).

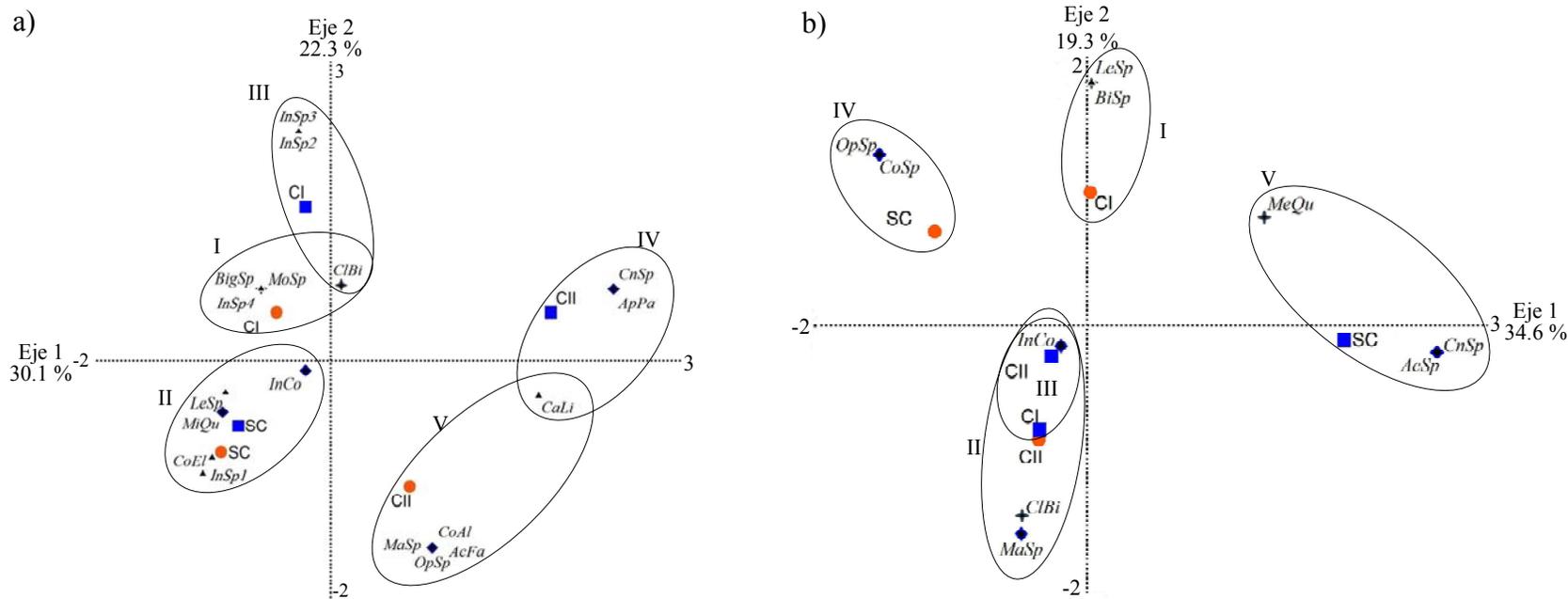


CI y CII los tratamientos bajo manipulación forman grupos diferentes (I y V, respectivamente) de los testigos (III y IV, respectivamente), indicando que la composición de especies dentro de estos dos sitios es diferente. Por otro lado, para SC se forma un grupo (II) que incluye al tratamiento bajo manipulación y al testigo mostrando que, en este caso, el tratamiento no tuvo efecto alguno sobre la composición de especies (Figura 12a).

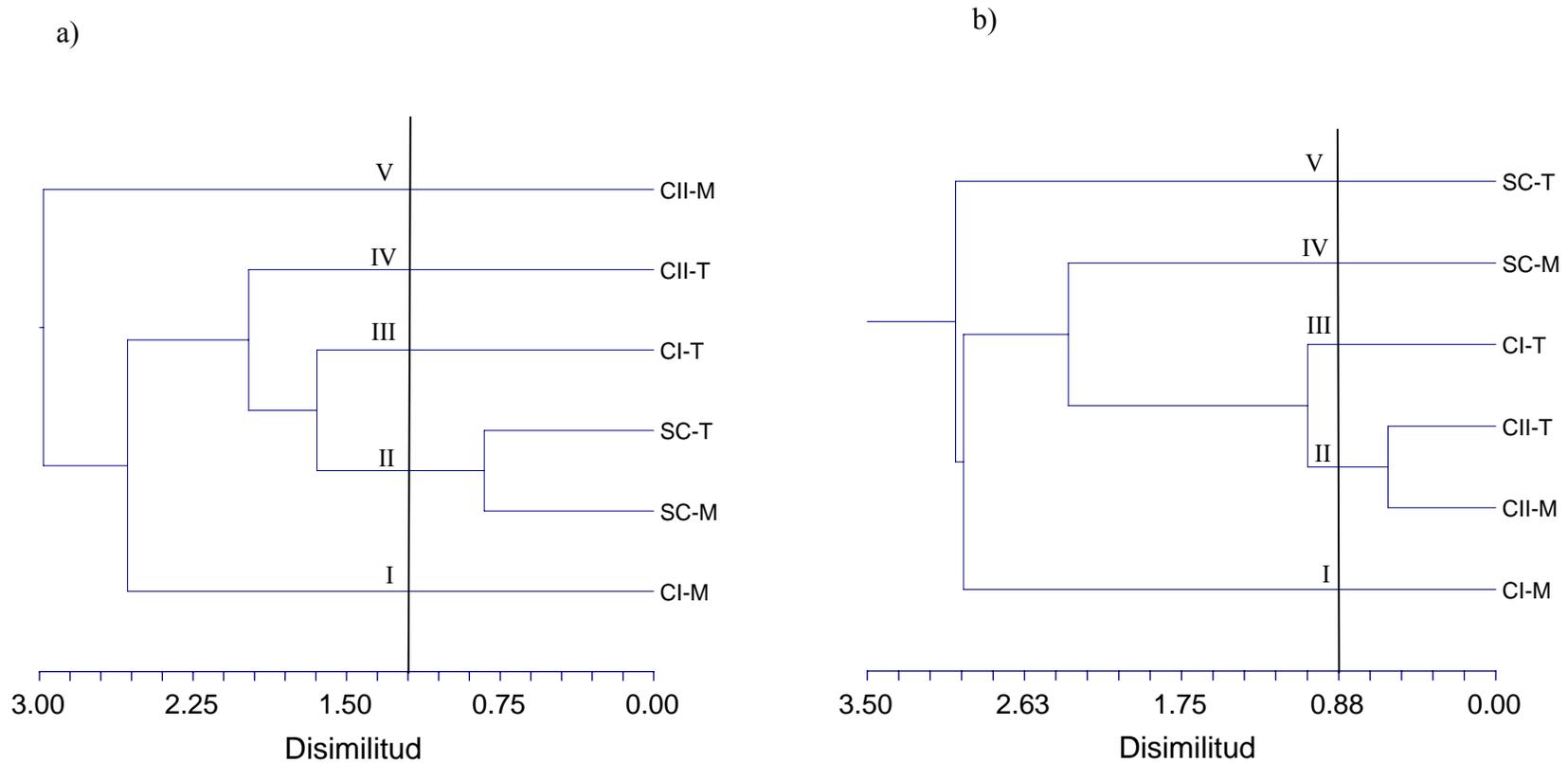
Para el segundo periodo de evaluación (mes 30) el análisis de clasificación muestra que a una distancia de corte de aproximadamente 0.88, se separa claramente el tratamiento bajo manipulación del testigo dentro de los sitios del CI (grupos I y III) y SC (grupos IV y V), mientras que para el sitio de CII, tanto el tratamiento bajo manipulación como el testigo forman un solo grupo (grupo II; Figura 12b). Este arreglo de grupos formados por medio de la clasificación, coincide con los obtenidos mediante el **ACST** tanto para el mes siete después de iniciada la manipulación como para el mes 30 después de fijados los tratamientos.

### **7.3 Densidad aparente del suelo**

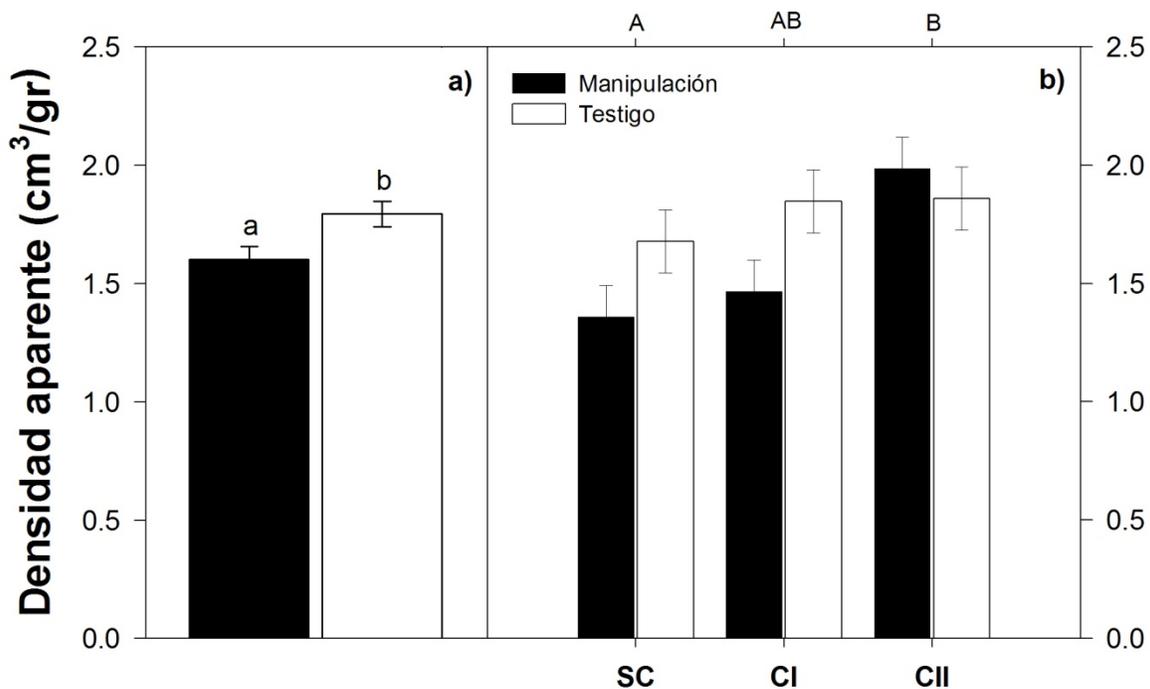
Se encontraron diferencias significativas en la densidad aparente (**DA**) del suelo entre tratamientos ( $F_{[1, 10]} = 6.29, p \leq 0.05$ ) y sitio ( $F_{[2, 20]} = 3.77, p \leq 0.05$ ). La **DA** del suelo fue significativamente mayor en el testigo ( $1.79 \pm 0.05$ , media ajustada  $\pm$  error estándar) con respecto al tratamiento bajo manipulación ( $1.60 \pm 0.05$ ) para el conjunto de los tres sitios (Figura 13 a). El análisis de contrastes por medio de pruebas *a posteriori* de Bonferroni, indicó que, el sitio de SC difirió significativamente de CII pero no del CI, mientras que éstos últimos no difirieron entre sí (Figura 13b).



**Figura 6.** Análisis de correspondencias sin tendencias (*detrended*, ACST) aplicado a la matriz de datos de abundancia para determinar el efecto del tratamiento sobre la composición de especies de plántulas leñosas de la comunidad regenerativa  $\geq 10$  cm de altura en tres praderas ganaderas abandonadas después de a) siete y b) 30 meses de asignados los tratamientos en la Región de Chamela, Jalisco. Se muestran el tratamiento bajo manipulación (●) y el testigo (■), para cada sitio, mientras que las formas de crecimiento están representadas como: ▲ árboles, ◆ arbustos y ★ trepadoras leñosas. Los valores propios (*eigenvalues*) para el eje 1 y 2 de: a) fueron de 0.605 y 0.450, respectivamente, mientras que los de b) fueron de 0.539 y 0.301, respectivamente. Los nombres de las especies están abreviados con las dos primeras letras del género y de la especie, los nombres completos se pueden consultar en el anexo 2 cuadro a y b.



**Figura 7.** Dendrograma obtenido por medio del análisis de clasificación con el objetivo de evaluar el efecto del tratamiento sobre la composición de especies de plántulas de la comunidad regenerativa  $\geq 10$  cm de altura presentes a) siete y b) 30 meses después de iniciado el experimento en tres praderas ganaderas abandonadas en la región de Chamela, Jalisco. Las letras después del identificador del sitio hacen referencia al tratamiento bajo manipulación (M) y al testigo (T) para cada sitio. Se muestra además en números romanos los grupos que se distinguen por medio de este análisis.



**Figura 8.** Densidad aparente del suelo para a) el conjunto de los tres campos abandonados estudiados y b) sitios estudiados en la Región de Chamela, Jalisco. Letras diferentes dentro de cada histograma, indican diferencias significativas entre tratamientos para b) y sitios para a) ( $p < 0.05$ ).

## 8 Discusión

### 8.1 Efecto del tratamiento sobre la comunidad de árboles

#### 8.1.1 Dinámica de la biomasa arbórea

En contraste a las predicciones planteadas, los resultados mostrados en este estudio sugieren que la respuesta observada de la biomasa de árboles ante el tratamiento bajo manipulación fue dependiente del sitio, siendo esta respuesta a su vez afectada por el tiempo desde la manipulación inicial. De este modo, la respuesta de la biomasa de los árboles en cada sitio no necesariamente aumentó gradualmente en el tiempo por efecto de la manipulación. Es posible que esta respuesta diferencial esté relacionada con las características locales iniciales previas a la manipulación, las cuales pueden haber diferido como resultado de la historia de uso de suelo y el manejo realizado por los propietarios de cada sitio antes del abandono (Trilleras-Motha J, 2008), una limitante de diseño

experimental identificada en el estudio. Estas diferencias potencialmente afectan la velocidad de recuperación de la biomasa de los árboles en este tipo de sistemas secundarios.

Por ejemplo, en general, la biomasa arbórea en el sitio de SC declinó con el tiempo. Esta declinación de la biomasa arbórea en SC, estuvo en función de la gran mortalidad de tallos de especies pertenecientes a los géneros de *Acacia* y *Mimosa* registradas para este sitio. Se ha sugerido, que estas especies constituyen un estadio sucesional transitorio en praderas ganaderas recientemente abandonadas (< 6 años, datos obtenidos dentro del proyecto MABOTRO), que facilitan la incorporación de un diverso arreglo de especies leñosas como lo sugieren Chazdon et al (*en prensa*).

No obstante, aunque se esperaría que la elevada mortalidad que presentó este grupo de especies leñosas de carácter transitorio tuviera un efecto negativo en ambos tratamientos, se encontró que en el tratamiento bajo manipulación, la biomasa arbórea se mantuvo constante en el tiempo, mientras que en el testigo, hubo una reducción de más del 50 % de la biomasa arbórea durante el periodo de evaluación. De acuerdo con lo anterior se sugiere que en el tratamiento bajo manipulación existieron otras especies (e.g *Lonchocarpus* spp. y *A. agustissima*) que fueron beneficiadas por la remoción de trepadoras y el barbecho del suelo, permitiendo así, a que la biomasa arbórea se mantuviera estable en el tiempo, mientras que en el testigo la presencia de trepadoras inhibió probablemente el desarrollo (e.g *B. pauletia* Pers.) y sobrevivencia de los tallos de estas (*Lonchocarpus* spp. y *A. agustissima*) y otras especies.

En contraste, en el sitio de CI se encontró que la biomasa arbórea aumentó gradualmente en el tiempo, revelando diferencias significativas entre tratamientos a partir de los 17 meses de iniciado el experimento. Lo encontrado en este sitio sugiere por un lado que, posiblemente hubo un mayor aumento en grosor de los tallos de los árboles bajo la manipulación con respecto al testigo, y por lo tanto, haciendo que se reclutaran más tallos a la categoría considerada en este estudio, mientras que por otro lado, es posible que, además de haber un mayor reclutamiento, la mortalidad fue menor bajo la manipulación con respecto al testigo. Esto finalmente se tradujo en un aumento diferencial de biomasa arbórea entre tratamientos.

En el sitio de CII se encontró que la biomasa aumentó aproximadamente en la misma proporción en ambos tratamientos durante el periodo que duró el experimento, según el análisis de la dinámica de biomasa, siendo mayor en el testigo tanto al inicio como al final del experimento. Esto sugiere por un lado que el efecto de la remoción de trepadoras y barbecho del suelo sobre la biomasa de los árboles fue neutral, mientras que por otro lado, indica la alta heterogeneidad espacial de biomasa arbórea y recursos presentes en este sitio y característica de este tipo de sistemas (Burgos & Maass, 2004). Esta alta heterogeneidad, se ha visto que afecta la composición, estructura y dinámica de las especies en el corto-mediano plazo (Martijena & Bullock, 1994; Balvanera et al., 2002; Rendón-Carmona et al., 2009).

Por ejemplo, Álvarez-Yépez et al. (2008), en los Álamos, Sonora, encontraron que las diferencias más contrastantes en biomasa fueron dadas entre un bosque secundario de entre 20-30 años de abandono y un bosque con pastoreo moderado y no con el que tenía un pastoreo intensivo. Ellos argumentan que esto fue debido a diferencias en el tipo de manejo practicado por los propietarios.

#### *8.1.2 Dinámica de la cobertura vegetal*

En el presente estudio se esperaba que tanto la copa de los árboles como la cobertura vegetal respondieran de manera positiva ante el tratamiento bajo manipulación. Sin embargo, los resultados mostrados en el presente documento, contrastan con esta predicción, ya que solamente la cobertura de los árboles respondió positivamente ante el tratamiento bajo manipulación en los sitios estudiados, pero este efecto, fue claramente afectado por el sitio, mientras que la cobertura vegetal total, no fue afectada en sentido alguno por la manipulación. Esto es probable que sea debido a que existieron niveles de infestación de plantas trepadoras diferentes entre estratos de vegetación en las praderas ganaderas abandonadas estudiadas, y por lo tanto, solamente mediante la medición directa de la copa de los árboles se pudieron detectar diferencias entre tratamientos.

Por ejemplo, mediante el análisis de las fotografías hemisféricas, se registró no solamente la copa de los árboles, sino el total de la cobertura vegetal por encima de 0.75 cm, esto incluye el material vegetal de otros grupos de especies de plantas como arbustos, y herbáceas mayores que 1 m de altura, así como regeneración de avanza (Martínez-Ramos, 1994), las cuales, en general, no estuvieron infestadas por las plantas trepadoras (M.

Méndez, *observación personal*). Esto es probable que sea debido a que durante la estación húmeda estos arbustos, juveniles y herbáceas, se encuentran bajo la sombra de la copa de los árboles, condiciones no aptas para el establecimiento de las plantas trepadoras.

En contraste, se sabe que este grupo de plantas, las trepadoras, son heliófilas, crecen abundantemente en áreas abiertas y tienden a alcanzar el dosel del bosque rápidamente en búsqueda de luz, ya que de otro modo quedarían suprimidas en las condiciones de penumbra prevalecientes en el sotobosque durante las lluvias (Putz, 1984; Barradas, 1991; Parker et al., 2005). Una vez establecidas en el dosel, éstas pueden interferir en el desarrollo de la copa de los árboles hospederos ya que pueden utilizar alrededor del 40% o más de la copa de las especies de árboles para soporte (Putz, 1984) y potencialmente modificar su crecimiento.

Por ejemplo, existen estudios que han reportado que en los primeros estadios de desarrollo de las plantas (e.g. plántulas o juveniles), la colonización de plantas trepadoras modifican las relaciones alométricas (área de copa, distancia internodal de las ramas, diámetro del tallo y altura) de las plantas hospederas en bosques tropicales húmedos (Schnitzer et al., 2005; Toledo-Aceves & Swaine, 2007). Toledo-Aceves & Swaine (2007), encontraron que las plántulas de *Ceiba pentandra* (L.) Gaertn., mostraron una reducción en su crecimiento en altura y diámetro del tallo en presencia de *Combretum racemosum* P.Beauv., (trepadora leñosa) pero solo redujo su altura ante la presencia de *Dioscorea praeheensis* Benth. (trepadoras no leñosa). Además, *C. pentandra* tuvo una disminución significativa de su área de copa y mayor longitud entre nodos cuando se plantó con *Centrosema pubescens* Mart. Ex Benth. (trepadora leñosa delgada).

Así mismo, Toledo-Aceves & Swaine (2007) observaron que en general, hubo una reducción del área de copa con las tres especies de plantas trepadoras en comparación con el testigo. Sin embargo, estos resultados son conservadores en comparación con lo esperado en un sistema natural, ya que solamente se probó el efecto de un individuo de cada especie de planta trepadora sobre el desempeño de *C. pentandra*, en contraste, en un campo agropecuario abandonado o bosque maduro, los árboles adultos presentes, cargan frecuentemente más de una planta de trepadora (Putz, 1984; Schnitzer et al., 2000) lo que podría incrementar los efectos negativos de éstas sobre los árboles y haciéndolos, a su vez, más notorios.

De acuerdo con lo contextualizado en los párrafos anteriores, las plantas trepadoras potencialmente afectarían algunos atributos arquitectónicos de árboles adultos como la cobertura de la copa. En este estudio se encontró que la velocidad de recuperación de la cobertura de los árboles bajo manipulación fue 25 % mayor al final del experimento con respecto a los testigos. Estos resultados estarían apoyando la idea planteada anteriormente del efecto que tienen las plantas trepadoras sobre la cobertura de copa de árboles adultos. A su vez, estaría indicando que diferentes especies de plantas trepadoras (ver sección 4.2) podrían estar interfiriendo mecánicamente en el desarrollo de copa de los árboles hospederos presentes en los sitios de estudio a nivel de la comunidad.

Sin embargo, hasta el momento no existen estudios que muestren que la presencia de plantas trepadoras interfiere en el desarrollo de la copa de estadios adultos de árboles hospederos en la región de Chamela, Jalisco. En este sentido, esta sería la primera aproximación que de manera experimental muestra que la remoción de plantas trepadoras tiene un efecto positivo sobre el desarrollo del dosel de los árboles en praderas ganaderas abandonadas en esta región del trópico seco.

Finalmente, el efecto positivo de la manipulación sobre la cobertura de los árboles, podría tener implicaciones importantes para el crecimiento en diámetro y desarrollo de los árboles. Por ejemplo, Bullock (2000) en un estudio realizado dentro de la Reserva de la Biosfera Chamela, Cuitzmala en México, encontró que a mayor diámetro del tronco, mayor es la copa de los árboles, mientras que Poorter & Werger (1999) y Sterck et al., (2003) encontraron que las características de las copas pueden estar fuertemente relacionadas con el crecimiento y sobrevivencia de los juveniles, haciendo que la ganancia en biomasa esté determinada en parte por el tamaño de copa (Toledo-Aceves & Swaine, 2007). Esto sugiere que a mayor tamaño de copa de árboles y por lo tanto de superficie fotosintéticamente activa, la ganancia neta en biomasa a su vez será mayor. Así mismo, esto último, estaría relacionado con el efecto que tuvo la manipulación sobre el crecimiento de la comunidad de árboles, que será discutido en la próxima sección.

### *8.1.3 Crecimiento, tasa de mortalidad y reclutamiento tallos*

Los resultados encontrados indican que la ganancia en biomasa en términos relativos de la comunidad de árboles estuvo en función de un mayor crecimiento relativo (80%) por efecto de la manipulación, lo que propició que la tasa de reclutamiento relativa

de tallos fuera un 50% más en comparación con el testigo. En contraste, la tasa de mortalidad fue similar entre tratamientos. Esto sugiere que la eliminación de plantas trepadoras y barbecho del suelo en su conjunto están teniendo, en general, un efecto sobre-compensatorio sobre la acumulación de biomasa arbórea en las praderas ganaderas abandonadas estudiadas, lo cual indica por un lado, que este grupo funcional de plantas puede suprimir el crecimiento de tallos de la comunidad de árboles, mientras que por otro lado, el barbecho del suelo al mejorar las condiciones del sitio, está contribuyendo a su vez con la recuperación de biomasa de la comunidad de árboles.

La información disponible, generada principalmente en bosques tropicales húmedos y sub-húmedos, sugiere que diferentes especies de plantas trepadoras pueden competir intensamente por recursos por debajo y por arriba del suelo con sus árboles hospederos, incluso en diferentes estadios ontogénicos (Stevens, 1987; Dillenburg et al., 1993; Pérez-Salicrup & Barker, 2000; Grauel & Putz, 2004; Toledo-Aceves & Swaine, 2007; Toledo-Aceves & Swaine, 2008). Esta competencia es mayor por debajo del suelo en ambientes con escasez de agua y nutrientes que por arriba del suelo (Wilson, 1988; Putz, 1992; Putz & Canham, 1992; Aerts, 1999).

La competencia por recursos en las praderas ganaderas abandonadas estudiadas en la región de Chamela, Jalisco, por debajo del suelo sería más severa al final de la estación húmeda cuando empieza a haber un déficit de humedad en el suelo, y por lo tanto, el acceso a nutrientes y agua por las plantas se volvería cada vez más difícil a medida que cesan las lluvias (Jaramillo & Sanford, 1995; Campo et al., 1998; Anaya et al., 2007). Sin embargo, las plantas trepadoras serían menos afectadas ya que poseen un sistema radicular que tiene la capacidad de acceder a horizontes más profundos del suelo para la obtención de recursos (Pérez-Salicrup & Barker, 2000), así como adaptaciones morfofisiológicas que les permiten transportar agua de manera más eficiente que los árboles (Ewers, 1985; Fichtner & Schulze, 1990; Gartner et al., 1990). Esto les permite mantener sus hojas por más tiempo y por lo tanto, crecer por periodos más largos bajo condiciones más secas que los árboles (Logino, 1986; Aide & Zimmerman, 1990; Condon et al., 1992).

Por otro lado, se esperaría que el recurso por el cual compiten los árboles y las plantas trepadoras durante la estación húmeda fuera la luz. Las plantas trepadoras crecen rápidamente y comienzan a colonizar los árboles presentes en los sitios. En corto tiempo

alcanzan el dosel arbóreo, el cual utilizan como soporte, una vez establecidas, las plantas trepadoras cubren por completo el follaje de los árboles haciendo que la calidad y cantidad de luz (Chazdon et al., 1996) se vea reducida considerablemente.

De acuerdo con lo anterior, un posible mecanismo que puede explicar un incremento diferencial entre tratamientos en biomasa encontrado en las praderas ganaderas abandonadas estudiadas, sería que por un lado, las plantas trepadoras al ser eliminadas de los árboles que trepan permite a éstos obtener recursos por debajo del suelo más fácilmente, que de otro modo, estarían no disponibles o en menor grado. Así mismo, al eliminarlas del dosel, las hojas de los árboles pueden entonces recibir mayor cantidad de luz. Estos dos eventos dispararían su crecimiento, haciendo que el reclutamiento de tallos por planta y por lo tanto la ganancia en biomasa sea mayor bajo la manipulación en comparación con los testigos.

Sumado a lo anterior estarían los posibles beneficios que el barbecho del suelo podría haber tenido sobre la comunidad de árboles, durante la primera estación húmeda después de iniciado el experimento. Por un lado, es bien sabido que el barbecho disminuye la densidad aparente del suelo (ver sección 7.3, (Gebhardt et al., 1985) mejorando así la estructura del suelo y permitiendo una mayor infiltración del agua de lluvia, mientras que por otro lado se sabe que reduce la competencia con otras plantas (Gebhardt et al., 1985). Es posible que estos cambios hayan contribuido a que la vegetación arbórea estuviera en un sustrato más adecuado para su desarrollo permitiendo así tener acceso con mayor facilidad a los recursos disponibles por debajo del suelo, y por lo tanto, como los resultados lo muestran, un mayor crecimiento.

## **8.4 Efecto del tratamiento sobre la comunidad regenerativa**

### *8.4.1 Riqueza, y diversidad de especies*

En las praderas ganaderas abandonadas estudiadas se encontró que el efecto del tratamiento fue más evidente en el sitio CI que en CII y SC después de siete meses de iniciada la manipulación, incrementando tanto la riqueza como la diversidad de especies (Simpson y Shannon). Mientras que, 30 meses después de la manipulación inicial en los sitios CI y CII solo la diversidad aumentó con el barbecho del suelo y eliminación de trepadoras, en contraste con el sitio SC, donde el tratamiento no afectó en ningún sentido los atributos comunitarios evaluados. Estos resultados mostrados en el presente documento

contrastan con las predicciones planteadas, ya que se esperaba que tanto la riqueza como la diversidad de especies fuera diferente entre tratamientos, siendo esa respuesta independiente del sitio y del tiempo transcurrido desde el inicio del experimento.

Es probable que ésta respuesta diferencial al tratamiento encontrada en las praderas ganaderas abandonadas estudiadas esté relacionada con diferencias intrínsecas (heterogeneidad ambiental) de los sitios presentes antes de la manipulación, así como con su historia de uso del suelo y manejo previos al abandono (Trilleras-Motha J, 2008; Maza-Villalobos et al., 2009). Por ejemplo, en la región de estudio, el fuego es una herramienta comúnmente utilizada en el manejo de campos agrícolas (Miller & Kauffman, 1998; Kauffman et al., 2003; Burgos & Maass, 2004) y la frecuencia de fuegos fue diferente entre los sitios. Se ha reportado que, dependiendo de la intensidad y frecuencia del uso del fuego, se altera de manera considerable la diversidad de las fuentes de propágulos locales (banco de semillas, lluvia de semillas local, banco de plántulas y banco rebrotes (Sabogal, 1992; Maass, 1995).

En un estudio realizado en la región de Chamela, Jalisco, la densidad de semillas viables presentes en el banco de semillas se redujo en un 93% después de la quema de residuos, lo cual muestra la baja adaptabilidad al fuego de las especies en este tipo de sistemas (Miller, 1999). En este sitio la frecuencia de quemas en un periodo de 22 años fue de 7, es decir, una vez cada tres años, esto sugiere que la disponibilidad de propágulos al momento del abandono fue muy pobre y por lo tanto, al inicio del experimento (aproximadamente un año después al abandono). De acuerdo con lo anterior, la frecuencia de fuegos estaría explicando, en parte, por qué en el sitio de SC se encontraron los valores más bajos de riqueza independientemente del tratamiento y del tiempo desde la manipulación inicial en comparación con CI y CII.

Otra fuente potencial de disponibilidad de propágulos que también estaría afectada seriamente en SC, sería la lluvia de semillas local producida por los árboles reproductivos encontrados, ya que se ha sugerido que las plantas trepadoras afectan la producción de frutos de los árboles locales modificando indirectamente la disponibilidad potencial de propágulos en un sitio. Por ejemplo, Stevens (1987) reporta para un BTS en Costa Rica, que la producción de frutos de los árboles de *Bursera simaruba* estuvo negativamente correlacionada con el grado de infestación de plantas trepadoras. De acuerdo con lo

anterior, se puede deducir que esta fuente de propágulos en el sitio de SC no estuvo presente incluso antes de la manipulación debido a que fue uno de los sitios más infestados por plantas trepadoras (V.M. Rosas, *comunicación personal*).

Finalmente para SC, se podría esperar que fuentes externas de lluvia de semillas estuvieran compensando la pérdida local de propágulos para este sitio. Sin embargo, se sabe que la matriz circundante a este sitio está compuesta principalmente de pastizales (Trilleras-Motha J, 2008) y bosques secundarios con actividades extractivas, que afectan de manera negativa la cantidad y diversidad de árboles y por lo tanto, de propágulos potenciales que podrían llegar a colonizar este sitio (Rendón-Carmona et al., 2009). Sumando a lo anterior, estaría la posible falta de mecanismos de almacenamiento de agua y nutrientes resultado del manejo previo al abandono (Maass, 1995; García-Oliva & Maass, 1998). Esto indica que los beneficios que pudiera tener la remoción de trepadoras y barbecho del suelo sobre la comunidad regenerativa de plántulas de SC no fueron evidentes debido a una riqueza y cantidad de propágulos depauperada y a la falta de condiciones adecuadas para el desarrollo de la vegetación.

Por otro lado, los resultados obtenidos en CI con respecto al cambio de la riqueza y diversidad de especies por efecto de la manipulación son consistentes con la hipótesis de la perturbación intermedia propuesta por Connell (1978). Esta hipótesis establece que la diversidad de especies en una comunidad está determinada por la frecuencia de perturbaciones ambientales. Cuando las perturbaciones son muy frecuentes o muy poco frecuentes, la diversidad de especies es baja. Por el contrario, cuando la frecuencia de las perturbaciones es intermedia, la diversidad de especies es alta. En este contexto, la historia de uso del suelo y manejo previo a la manipulación presentes en este sitio indicaría que ha estado sujeto a una serie de perturbaciones periódicas (*sensu lato*, Pickett & White (1985) que de acuerdo con la hipótesis de Connell (1978) está promoviendo una alta diversidad de especies.

Además de esta serie de perturbaciones históricas registradas para este sitio por Trilleras-Mota (2008) está la realizada en este estudio por medio de la manipulación (*sensu lato*, Pickett y White 1985). En este sitio se encontró que siete meses después de la manipulación, tanto la densidad de plántulas y de especies, como la diversidad de Simpson y Shannon fueron significativamente mayores en el tratamiento bajo manipulación con

respecto al testigo, mientras que 30 meses después de iniciado el experimento estos valores disminuyeron. Estos resultados sugieren que la eliminación de plantas trepadoras y barbecho del suelo en su conjunto fueron un detonador que incrementó diferencialmente la riqueza y diversidad de especies registradas a los siete meses entre tratamientos, mientras que a los treinta, al disminuir la frecuencia de las perturbaciones<sup>1</sup>, la diversidad de especies disminuye pero aún sigue siendo mayor en el tratamiento bajo manipulación con respecto al testigo.

Sumado a lo anterior está el hecho de que la edad de abandono en este sitio fue intermedia en comparación con SC y CII. Esto sugiere que la disponibilidad de propágulos fue suficiente para que la riqueza y diversidad de especies a nivel del sotobosque respondiera de manera positiva a la manipulación. De acuerdo con, Magaña-Rodríguez (2005), en un estudio realizado en la Región de Chamela, Jalisco hubo una mayor riqueza y diversidad de especies en bosques secundarios con una edad de abandono intermedia (3-5 y 8-12) con respecto a sitios de bosque maduro, de modo que estos resultados estarían apoyando lo encontrado en este estudio dentro del CI.

Finalmente en el sitio del CII, fue difícil separar e identificar cuáles fueron los factores que determinaron la respuesta de la riqueza y diversidad de especies ante la manipulación, ya que se encontró que a los siete meses de iniciada la manipulación sólo la diversidad de especies (según los índices de Simpson y Shannon) fue menor bajo la manipulación con respecto a los testigo, mientras que 23 meses después éstos mostraron un patrón inverso, siendo mayor bajo la manipulación que en el testigo. Es probable que esta respuesta diferencial en el tiempo de los atributos comunitarios evaluados en CII sea el resultado de la interacción de un complejo conjunto de factores bióticos y abióticos que están actuando a la vez sobre los atributos comunitarios evaluados en este estudio. Entre éstos se encontrarían la alta heterogeneidad espacial de recursos, el tipo de suelo, la disponibilidad de propágulos antes y después de la manipulación, el patrón temporal de lluvias entre los censos de vegetación, la matriz circundante y cierta resiliencia a la manipulación.

---

<sup>1</sup> Después de 30 meses la única fuente de perturbación fue la creada por la eliminación de plantas trepadoras, ya que el barbecho del suelo solamente se realizó en dos ocasiones en abril y julio del 2005. Además, los sitios de estudio estuvieron excluidos al pastoreo y cualquier otro tipo de disturbio de origen antrópico.

#### 8.4.2 Densidad y tasa de reclutamiento ( $r$ ) y mortalidad ( $m$ )

La densidad y reclutamiento de plántulas promedio para el conjunto de los tres sitios en general fue mayor bajo manipulación. Estas diferencias fueron dadas en parte por la gran cantidad de reclutas encontrados en los sitios CI y CII, en comparación con SC. Tanto a los siete como a los 30 meses después de la manipulación, el reclutamiento y densidad de plántulas fue siempre mayor bajo el tratamiento sujeto a manipulación que en los testigos.

Lo anterior sugiere que los cambios estructurales del suelo por efecto del barbecho, más la llegada de las lluvias justo después de la segunda fecha (julio 2005) del barbecho, proveyeron de un sustrato favorable para la germinación y establecimiento de las plántulas. El barbecho del suelo se realizó en solo dos ocasiones, en los meses de abril y julio, justo antes de la llegada de las lluvias del año 2005. Sumado a esto, está la liberación de la competencia durante la primera estación húmeda después de la manipulación, producto de la eliminación de las plantas trepadoras, las cuales impiden el crecimiento de otras plántulas (Perez-Salicrup, 2001), ya que reducen la disponibilidad de recursos compartidos (Tilman, 1982; Bazzaz, 1996). De acuerdo con lo anterior, la interacción del barbecho del suelo y eliminación de trepadoras, en su conjunto, actuaron para que existiera un mayor reclutamiento de plántulas siete meses después de la manipulación inicial. Por otro lado, para los treinta meses, la liberación de la competencia fue el factor que posiblemente tuvo una mayor influencia para que existiera un mayor número de plántulas reclutadas en el tratamiento bajo manipulación con respecto al testigo. Sin embargo, es necesario diseñar un estudio que analice *per se* el efecto de la competencia intra e inter-específica entre las plántulas de la comunidad regenerativa y las plantas trepadoras.

Por otro lado, los resultados muestran que, en general, la mortalidad no fue afectada en ningún sentido por el tratamiento. Esto muestra, que la muerte de los reclutas registrados tanto para el mes siete como para el mes treinta en las praderas ganaderas abandonadas estudiadas probablemente fue debida a la naturaleza altamente estacional de las lluvias típica de este tipo de sistemas (Murphy & Lugo, 1986; García-Oliva et al., 2002), la cual regula en gran medida la supervivencia de las plántulas leñosas de la comunidad del sotobosque (Ceccon et al., 2006).

#### 8.4.3 Composición florística y estructural

La composición de especies reclutadas en los sitios de estudio tiene elementos comunes con otros trabajos realizados en praderas ganaderas abandonadas en la misma región de estudio (Magaña-Rodríguez, 2005). Sin embargo, los resultados de este estudio, muestran que el efecto del tratamiento y del tiempo transcurrido desde iniciada la manipulación afecta la importancia estructural de las especies, pero el efecto es diferencial entre años (tiempo desde iniciada la manipulación) para distintas especies de la comunidad regenerativa. Esto contrasta con las predicciones planteadas, ya que se esperaba que independientemente del sitio y del tiempo la composición estructural y florística fuera diferente entre tratamientos.

Por ejemplo, siete meses después de iniciado el experimento, en los sitios SC y CII, *I. constricta* fue la especie estructuralmente más importante bajo la manipulación, de hecho, esta especie no colonizó los testigos del CII, mientras que en el CI, esta fue la segunda especie con valores de VIR más altos. Estos resultados sugieren que, en términos generales, *I. constricta* un arbusto característico de selva mediana subcaducifolia (Lott, 2002) fue la especie más beneficiada por el tratamiento bajo manipulación. En contraste, *C. binatum*, una trepadora, fue una especie dentro de la comunidad regenerativa que, en lugar de ser beneficiada fue afectada negativamente por la manipulación. Esta especie no se reclutó después de siete meses de iniciado el experimento en el tratamiento bajo manipulación de los sitios SC y CII, mientras que en los testigos, en general, fue importante en las tres praderas ganaderas abandonadas estudiadas de acuerdo con su VIR. Por otro lado, 27 meses después (mes 30 después de iniciado el experimento), *I. constricta* independiente del tratamiento y del sitio fue por mucho la especie estructuralmente más importante en los sitios de estudio tanto manipulados como los testigo, mientras que *C. binatum*, fue registrada únicamente en el testigo del CI.

Lo anterior, sugiere que las poblaciones de estas dos especies pueden ser reguladas en una comunidad por medio de la manipulación, favoreciendo la colonización de *I. constricta* y suprimiendo la de *C. binatum*. Sin embargo, esta respuesta observada es mucho más compleja ya que esta relación cambió del mes siete al 30 de iniciado el experimento (diferentes años). Esta respuesta diferencial en el tiempo para el caso de *I. constricta* es probable que sea debida a que esta especie, tenga la capacidad de colonizar un

mayor número de hábitats con diferentes condiciones ambientales (generalista). Magaña-Rodríguez (2005), en un estudio paralelo a éste, realizado en la Región de Chamela, Jalisco, en una cronosecuencia con edades de abandono, que iban desde los 0-1 años hasta los 8-12 años, encontró que *I. constricta* fue una de dos especies que estuvieron presentes en todos los sitios estudiados, estos resultados estarían apoyando la idea planteada anteriormente.

En el caso de *C. binatum*, la respuesta diferencial encontrada en el tiempo, estaría mostrando que esta especie tuvo una alta mortalidad y poca sobrevivencia, posiblemente como respuesta a la cantidad de humedad y periodicidad de las lluvias entre los censos de vegetación -un factor determinante para el establecimiento de las plántulas en este tipo de sistemas tropicales secos- (Ceccon et al., 2006) y no al tratamiento *per se*. Además de lo anterior, esto estaría indicando por un lado una ausencia de propágulos locales (banco de semillas, lluvia de semillas, banco de rebrotes) de *C. binatum*, mientras que por otro lado, sugiere que esta especie tiene una limitada capacidad de dispersión, estos dos factores, en su conjunto podrían explicar porque *C. binatum* fue estructuralmente menos importante en las praderas ganaderas abandonadas estudiadas después de 30 meses de iniciado el experimento.

Por otro lado, los resultados muestran que los cambios en la composición de especies de la comunidad regenerativa de plántulas fueron dependientes del tratamiento, así como del tiempo desde la manipulación inicial, pero estos cambios estuvieron a su vez en función del sitio. Por ejemplo, la composición de especies en el tratamiento bajo manipulación fue diferente con respecto al testigo para los sitios CI y CII después de siete meses de iniciado el experimento, no así en SC donde se encontró que se comparte la misma proporción de especies reclutadas entre tratamientos.

Esto estaría indicando que bajo la manipulación, al menos para CI y CII, se crearon condiciones ambientales que, al ser suficientemente diferentes cambiaron la disponibilidad de recursos (agua, nutrientes, luz), necesarios para la colonización y desarrollo de especies diferentes a las encontradas en los testigos. Así mismo, se crearon nuevos espacios que permitieron la entrada de nuevas entidades taxonómicas, haciendo que los ensambles de especies de plántulas de la comunidad regenerativa fueran diferentes entre tratamientos. Aunque en SC, es posible que también se hayan creado condiciones ambientales

contrastantes (ver densidad aparente) bajo la manipulación en comparación con el testigo, se encontró que la composición de especies no responde ante el tratamiento, esto puede ser debido a la baja disponibilidad de propágulos presentes en SC, presentes al inicio del experimento (aproximadamente un año después del abandono, ver sección 8.4.2), un argumento discutido en la sección pasada que explicó los bajos niveles de riqueza presentes en este sitio. Ante esta falta de propágulos locales y foráneos la colonización de taxones diferentes a este sitio estaría seriamente limitada.

Finalmente, en el presente estudio se encontró que el efecto del tratamiento bajo manipulación sobre la composición de especies estuvo a su vez en función del tiempo (cambios temporales). De acuerdo con lo anterior, 30 meses después de iniciado el experimento, se encontró que la composición de especies fue afectada por la manipulación sólo en los sitios de SC y CI, mientras que en el CII ésta fue igual. De hecho, fueron sólo tres especies las que se registraron en este sitio, de las cuales una fue compartida entre los tratamientos.

Lo anterior estaría indicando que el efecto de la manipulación sobre el ensamblaje de especies está determinado no solamente por la heterogeneidad espacial intrínseca de cada uno de los sitios y a la creada por la manipulación, si no que también la heterogeneidad temporal de la disponibilidad de recursos esta modificando los procesos de colonización de especies en las praderas ganaderas abandonadas estudiadas. La heterogeneidad temporal está determinada por la frecuencia de lluvias durante los meses que marcan la estación húmeda, la cual puede variar en diferentes años y restringir severamente la colonización de diferentes especies de plántulas (Ceccon et al., 2006; Maza-Villalobos et al., 2009). Además de lo anterior, es probable que la proliferación excesiva de *I.constricta* en CII, haya interferido en el establecimiento de otras especies dentro de este sitio, ya que como se muestra en el presente estudio, esta especie fue estructuralmente muy importante en CII después de 30 meses de iniciado el experimento.

### **8.5 Efecto del barbecho sobre la compactación del suelo**

Los resultados mostraron que el barbecho del suelo funcionó en general como una medida correctiva que cambia de manera positiva la **DA** del suelo, un indicador de compactación del suelo. A medida que la densidad aparente del suelo disminuye, la capacidad de infiltración, retención del agua y aire a través del perfil también aumentan

(Maass, 1995). Este único cambio puede tener implicaciones importantes sobre el desarrollo de la vegetación en las praderas ganaderas abandonadas estudiadas según lo discutido en las secciones anteriores. Sin embargo, es necesarios realizar mas estudios que evalúen en qué medida esta técnica de manejo del suelo modifica en el mediano-largo plazo las propiedades químicas del suelo como el pH, la capacidad de intercambio catiónico y carbono orgánico bajo diferentes escenarios de usos de suelo históricos contrastantes en el trópico seco, ya que las propiedades del suelo son determinantes en el desarrollo, establecimiento y distribución de la vegetación (Vargas-Rodríguez et al., 2005; Álvarez-Yépiz et al., 2008).

## 9. Conclusiones

Los resultados obtenidos en el presente estudio indican que la remoción de trepadoras y barbecho del suelo, en su conjunto, tienen un efecto positivo inmediato sobre la recuperación de biomasa y cobertura de copa de la comunidad de árboles, pero este efecto es dependiente del sitio. En contraste, la cobertura vegetal no fue afectada por el tratamiento. La respuesta de la biomasa arbórea y cobertura de copa a la manipulación, a su vez, fue dependiente de la heterogeneidad intrínseca de las praderas ganaderas abandonadas estudiadas, relacionada probablemente de su historia de manejo y uso de suelo, así como de su composición florística inicial previa a la manipulación.

Por otro lado, la respuesta de la comunidad regenerativa de plántulas leñosas fue más compleja y dinámica, ya que no se observó una respuesta clara a la manipulación, siendo ésta diferencial y dependiente del sitio, así como del tiempo desde el manejo inicial. En este sentido, los diferentes atributos comunitarios evaluados responden de manera distinta al tratamiento, se ven claramente afectados por el sitio y además la dirección no es necesariamente en un aumento gradual de los atributos comunitarios evaluados (riqueza, diversidad de especies, composición estructural y florística) en el tiempo por efecto del tratamiento.

Finalmente es importante mencionar que son necesarios más estudios que cuantifiquen la contribución relativa del barbecho del suelo y la eliminación de plantas trepadoras como tratamientos independientes para poder entender en que medida cada una de estas técnicas de manejo afectan los distintos atributos comunitarios y estructurales evaluados, ya que en este estudio estos factores se encontraron confundidos. Además de lo anterior es necesario realizar un monitoreo de los sitios manipulados a largo plazo ( $\geq 5$  años), ya que en este estudio solamente se puede observar la respuesta de las diferentes variables evaluadas a corto plazo ( $\leq 3$  años).

## 10 Referencias

Aerts, R. 1999. Interspecific competition in natural plant communities: mechanisms, trade-offs and plant-soil feedbacks. *Journal of Experimental Botany* **50**:29-37.

Aide, T., y J. Zimmerman 1990. Patterns of insect herbivory, growth, and survivorship in juveniles of a neotropical liana. *Ecology* **71**:1412-1421.

Akaike, H. 1973. Information theory and an extension of the maximum likelihood principle. Pages 267-281 in B. N. PetrovyF. Csaki, editors. *Internat. Syrup. on Information Theory Akademia Kiado, Budapest.*

Akaike, H. 1974. A new look at the statistical model identification. *IEEE Transactions on Automatic Control* **19**:716-723.

Álvarez-Yépiz, J., A. Martínez-Yrizar, A. Búrquez, y C. Lindquist 2008. Variation in vegetation structure and soil properties related to land use history of old-growth and secondary tropical dry forests in northwestern Mexico. *Forest Ecology and Management* **256**:355-366.

Alvira, D., F. E. Putz, y T. S. Fredericksen 2004. Liana loads and post-logging liana densities after liana cutting in a lowland forest in Bolivia. *Forest Ecology and Management* **190**:73.

Anaya, A. C., F. García-Oliva, y V. Jaramillo 2007. Rainfall and labile carbon availability control litter nitrogen dynamics in a tropical dry forest. *Oecologia* **150**:602-610.

Balvanera, P., E. Lott, G. Segura, C. Siebe, y A. Islas 2002. Patterns of  $\beta$ -diversity in a Mexican tropical dry forest. *Journal of Vegetation Science* **13**:145-158.

Barradas, V. L. 1991. Radiation regime in a tropical dry deciduous forest in western México. *Theoretical and Applied Climatology* **44**:57-64.

- Bazzaz, F. A. 1996. Plants in changing environments: linking physiological, population, and community ecology. Cambridge University Press.
- Bullock, S. 2000. Developmental patterns of tree dimensions in a neotropical deciduous forest 1. *Biotropica* **32**:42-52.
- Bullock, S. H., y J. A. Solis-Magallanes 1990a. Phenology of canopy trees of a tropical deciduous forest in Mexico. *Biotropica* **22**:22-35.
- Bullock, S. H., y J. A. Solis-Magallanes 1990b. Phenology of canopy trees of a tropical deciduous forest in Mexico. *Biotropica* **22**:22.
- Burgos, A., y J. M. Maass 2004. Vegetation change associated with land-use in tropical dry forest areas of Western Mexico. *Agriculture, Ecosystems & Environment* **104**:475.
- Bye, R., L. Cervantes, y B. Rendón 2002. Etnobotánica de la región de Chamela, Jalisco, México. Pages 545-559, México.
- Campo, J. 1995. Ciclo del fósforo en un ecosistema tropical estacional. Tesis de Doctorado, Unidad Académica de Ciclos Profesionales y de Posgrado del CCH, Centro de Ecología, UNAM. México, DF 153 p.
- Campo, J., V. Jaramillo, y J. M. Maass 1998. Pulses of soil phosphorus availability in a Mexican tropical dry forest: effects of seasonality and level of wetting. *Oecologia* **115**:167-172.
- Ceccon, E., P. Huante, y E. Rincón 2006. Abiotic factors influencing tropical dry forests regeneration. *Brazilian Archives of Biology and Technology* **49**:305-312.
- Colwell, R. K. 1997. Estimates: statistical estimation of species richness and shared species from samples. Version 5.0. 1. User's guide and application (<http://viceroy.eeb.uconn.edu/estimates>).
- Condon, M., T. Sasek, y B. Strain 1992. Allocation patterns in two tropical vines in response to increased atmospheric CO<sup>2</sup>. *Functional Ecology* **6**:680-685.

- Connell, J. H. 1978. Diversity in tropical rain forests and coral reefs. *Science* **199**:1302.
- Challenger, A. 1998. Utilización y conservación de los ecosistemas terrestres de México: pasado, presente y futuro. Mexico, Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad.
- Chao, A. 1984. Nonparametric estimation of the number of classes in a population. *Scandinavian journal of statistics* **11**:265-270.
- Chao, A., y T. J. Shen 2003. Program SPADE (Species Prediction And Diversity Estimation). Program and user's guide.(2003-2005) Disponible em:< <http://chao.stat.nthu.edu.tw>>[Links].
- Chapin, F. S., P. A. Matson, y H. A. Mooney. 2002. Principles of terrestrial ecosystem ecology. Springer.
- Chazdon, R., R. Pearcy, D. Lee, y N. Fetcher 1996. Photosynthetic responses of tropical forest plants to contrasting light environments. *Tropical Forest Plant Ecophysiology*:5–55.
- Chazdon, R. L., C. A. Harvey, M. Martinez-Ramos, P. Balvanera, K. E. Stoner, J. Schondube, L. D. Avila-Cabadilla, y M. Flores-Hidalgo *en prensa*. Tropical dry forest biodiversity and conservation value in agricultural landscapes of Mesoamerica.
- Daily, G. C. 1997. Nature's Services: societal dependence on natural ecosystems. Island Press.
- De Ita-Martínez, C. 1983. Patrones de producción agrícola en un ecosistema tropical estacional en la costa de Jalisco. Honors Thesis. Universidad Nacional Autónoma de México, México, DF.
- De Souza, F. M., y J. L. F. Batista 2004. Restoration of seasonal semideciduous forests in Brazil: influence of age and restoration design on forest structure. *Forest Ecology and Management* **191**:185-200.

Devices, D. 1998. HemiView canopy analysis software Version 2.1. Delta-T Devices Ltd., Cambridge.

Dewalt, S. J., y J. Chave 2000. Structure and biomass of four lowland neotropical forests. *Biotropica* **36**:7-19.

Dillenburg, L., D. Whigham, A. Teramura, y I. Forseth 1993. Effects of below-and aboveground competition from the vines *Lonicera japonica* and *Parthenocissus quinquefolia* on the growth of the tree host *Liquidambar styraciflua*. *Oecologia* **93**:48-54.

Ewel, J. J. 1977. Differences between wet and dry successional tropical ecosystems. Diferencias entre ecosistemas tropicales sucesionales húmedos y secos. *Geo Eco Trop* **1**:103-117.

Ewers, F. 1985. Xylem structure and water conduction in conifer trees, dicot trees, and lianas. *IAWA Bulletin* ns **6**:309-317.

Ewers, F., J. Fisher, y S. Chiu 1990. A survey of vessel dimensions in stems of tropical lianas and other growth forms. *Oecologia* **84**:544-552.

Fichtner, K., y E. Schulze 1990. Xylem water flow in tropical vines as measured by a steady state heating method. *Oecologia* **82**:355-361.

Gallardo-Cruz, J. 2004. Efecto de la orientación y la altitud sobre la heterogeneidad vegetal en el Cerro Verde, Nizanda (Oaxaca), México. Tesis de Licenciatura (Biología), Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México, México, DF, 79 pp.

García-Oliva, F., A. Camou, y J. M. Maass 2002. El clima de la Región Central de la costa del Pacífico Mexicano. Pages 3–10 in F. A. Noguera, A. N. Vega, G.-A. A.N.yM. Quesada, editors.

García-Oliva, F., C. I. M. P, y J. M. Maass 1994. Forest-to-pasture conversion influences on soil organic carbon dynamics in a tropical deciduous forest. *Oecologia* **99**:392-396.

García-Oliva, F., y J. M. Maass 1998. Efecto de la transformación de la selva a pradera sobre la dinámica de los nutrientes en un ecosistema tropical estacional en México. Bol. Soc. Bot. México **62**:39-48.

Gartner, B. L., S. H. Bullock, H. A. Mooney, V. B. Brown, y J. L. Whitbeck 1990. Water transport properties of vine and tree stems in a tropical deciduous forest. American Journal of Botany **77**:742.

Gebhardt, M. R., T. C. Daniel, E. E. Schweizer, y R. R. Allmaras 1985. Conservation tillage. Science **230**:625-630.

Gentry, A. H. 1991. The distribution and evolution of climbing plants. Pages 3–49. Cambridge University Press.

Gentry, A. H. 1995. Diversity and floristic composition of neotropical dry forests. Pages 146–194 en S. H. Bullock, H. A. Mooney y E. Medina, editors. Seasonally dry tropical forests. Cambridge University Press.

Gerwing, J. J. 2001. Testing liana cutting and controlled burning as silvicultural treatments for a logged forest in the eastern Amazon. Journal of Applied Ecology **38**:1264-1276.

Gillespie, T., A. Grijalva, y C. Farris 2000. Diversity, composition, and structure of tropical dry forests in Central America. Plant Ecology **147**:37-47.

Grauel, W. T., y F. E. Putz 2004. Effects of lianas on growth and regeneration of *Prioria copaifera* in Darien, Panama. Forest Ecology and Management **190**:99.

Greenwood, K., y B. McKenzie 2001. Grazing effects on soil physical properties and the consequences for pastures: a review. Australian journal of experimental agriculture **41**:1231-1250.

Guariguata, M. R. 1999. Early response of selected tree species to liberation thinning in a young secondary forest in Northeastern Costa Rica. Forest Ecology and Management **124**:255-261.

Hintze, J. 2007. Number cruncher statistical systems software NCSS, Kaysville, Utah 2007. User Guide.

Hintze, J. 2008. NCSS. NCSS, LLC. Number cruncher statistical systems software NCSS, Kaysville, Uta.

Holbrook, N. M., J. L. Whitbeck, y H. A. Mooney 1995. Drought responses of neotropical dry forest trees. *Seasonally dry tropical forests*:243–276.

Holdridge, L. R. 1967. Life zone ecology, rev. ed. Tropical Science Center, San José, Costa Rica **206**.

Ine, S. 1993. Informe de la situación general de equilibrio ecológico y protección al ambiente 1991-1992. México.

Janzen, D. H. 1983. No park is an island: Increase in interference from outside as park size decreases. *Oikos* **41**:402-410.

Janzen, D. H. 1988. Management of habitat fragments in a tropical dry forest: growth. *Annals of the Missouri Botanical Garden* **75**:105.

Jaramillo, V. 1992. El fuego y la biogeoquímica en un ecosistema tropical estacional. *Ciencias* **43**:41-43.

Jaramillo, V. J., y R. L. J. Sanford 1995. Nutrient cycling in tropical deciduous forests. Pages 346-361 en S. H. Bullock, H. A. Mooney y E. Medina, editors. *Seasonally dry tropical forests*. Cambridge University Press, Cambridge, UK.

José Luis, A., C. M. Frederick, G. Guillermo, y A. S. Stefan 2005. Water uptake and transport in lianas and co-occurring trees of a seasonally dry tropical forest. *Trees - Structure and Function* **V19**:282.

Kauffman, J. B., M. D. Steele, D. L. Cummings, y V. J. Jaramillo 2003. Biomass dynamics associated with deforestation, fire, and conversion to cattle pasture in a Mexican tropical dry forest. *Forest Ecology and Management* **176**:1-12.

Kenward, M., y J. Roger 1997. Small sample inference for fixed effects from restricted maximum likelihood. *Biometrics*:983-997.

Laurance, W. F., D. Perez-Salicrup, P. Delamonica, P. M. Fearnside, S. D'angelo, A. Jerzolinski, L. Pohl, y T. E. Lovejoy 2001. Rain forest fragmentation and the structure of amazonian aiana communities. *Ecology* **82**:105.

Logino, J. 1986. A negative correlation between growth and rainfall in a tropical liana. *Biotropica* **18**:195-200.

Lott, E., y T. H. Atkinson 2001. Biodiversidad y Fitogeografía de Chamela-Cuixmala, Jalisco. FA Noguera JH Vega M. Quesada AN García-Aldrete Historia Natural de Chamela. Universidad Nacional Autónoma de México. press.

Lott, E. J. 1993. Annotated checklist of the vascular flora of the Chamela bay region, Jalisco, México. Occasional papers.

Lott, E. J. 2002. Lista anotada de las plantas vasculares de Chamela-Cuixmala. Pages 98-136 en F. A. Noguera, A. N. Vega, A. N. García-Aldrete y M. Quesada, editors. Historia Natural de Chamela. Instituto de Biología Universidad Nacional Autónoma de México, México, D.F.

Maass, J. M. 1995. Conversion of tropical dry forest to pasture and agriculture. Pages 399-422. *Seasonally dry tropical forests*. Cambridge University Press, Cambridge.

Maass, J. M., V. Jaramillo, A. Martínez-Yrizar, F. García-Oliva, A. Pérez-Jiménez, y J. Sarukhán 2002. Aspectos funcionales del ecosistema de selva baja caducifolia en Chamela, Jalisco. FA Noguera, JH Vega, AN García-Aldrete and M Quesada:525-542.

Madeira, B., M. Espírito-Santo, S. Neto, Y. Nunes, G. Arturo Sánchez Azofeifa, G. Wilson Fernandes, y M. Quesada 2009. Changes in tree and liana communities along a successional gradient in a tropical dry forest in south-eastern Brazil. *Plant Ecology*.

- Magaña-Rodríguez, B. 2005. Patrones sucesionales de composición y estructura de la comunidad regenerativa del bosque tropical caducifolio en Chamela, Jalisco. Universidad Michoacana de San Nicolás de Hidalgo, Morelia.
- Magurran, A. E. 1988. Ecological diversity and its measurement. Princeton University Press.
- Magurran, A. E. 1998. Ecological diversity and its management. London: Croom Helm.
- Martijena, N., y S. Bullock 1994. Monospecific dominance of a tropical deciduous forest in Mexico. *Journal of Biogeography* **21**:63-74.
- Martínez-Ramos, M. 1994. Regeneración natural y diversidad de especies arbóreas en selvas húmedas. *Boletín de la Sociedad Botánica de México* **54**:179-224.
- Martinez-Yrizar, A., J. Sarukhan, A. Perez-Jimenez, E. Rincon, J. M. Maass, A. Solis-Magallanes, y L. Cervantes 1992. Above-ground phytomass of a tropical deciduous forest on the coast of Jalisco, México. *Journal of Tropical Ecology* **8**:87-96.
- Maza-Villalobos, M. S., P. Balvanera, y M. Martinez-Ramos 2009. Early successional dynamics of regenerating tropical dry forest communities in abandoned pastures. *enviado a Ecology*.
- Miles, L., A. C. Newton, R. S. Defries, C. Ravilious, I. May, S. Blyth, V. Kapos, y J. E. Gordon 2006. A global overview of the conservation status of tropical dry forests. *Journal of Biogeography* **33**:491-505.
- Millennium-Assessment. 2003. Ecosystems and human well-being a Framework for assessment. Island Press.
- Miller, P. 1999. Effects of deforestation on seed banks in a tropical deciduous forest of western Mexico. *Journal of Tropical Ecology* **15**:179-188.

Miller, P. M., y J. B. Kauffman 1998. Effects of slash and burn agriculture on species abundance and composition of a tropical deciduous forest. *Forest Ecology and Management* **103**:191-201.

Mooney, H. A., S. H. Bullock, E. Medina, S. H. Bullock, H. A. Mooney, y E. Medina 1995. *Seasonally dry tropical forests*. Cambridge University Press.

Murphy, P. G., y A. E. Lugo 1986. Ecology of tropical dry forest. *Annual Review of Ecology and Systematics* **17**:67.

Murphy, P. G., A. E. Lugo, S. H. Bullock, H. A. Mooney, y E. Medina 1995. *Seasonally dry tropical forests*. Pages 450. Cambridge University Press, U.K.

Noguera, F. A. 2002. *Historia natural de Chamela*. Universidad Nacional Autónoma de México.

Parker, G., C. Tinoco-Ojanguren, A. Martínez-Yrizar, y J. M. Maass 2005. Seasonal balance and vertical pattern of photosynthetically active radiation within canopies of a tropical dry deciduous forest ecosystem in México. *Journal of Tropical Ecology* **21**:283-295.

Perez-Salicrup, D. R. 2001. Effect of liana cutting on tree regeneration in a liana forest in amazonian Bolivia. *Ecology* **82**:389.

Pérez-Salicrup, D. R., y M. G. Barker 2000. Effect of liana cutting on water potential and growth of adult *Senna multijuga* (Caesalpinioideae) trees in a Bolivian tropical forest. *Oecologia* **V124**:469.

Perez-Salicrup, D. R., S. Schnitzer, y F. E. Putz 2004. Community ecology and management of lianas. *Forest Ecology and Management* **190**:1.

Pickett, S., y P. White. 1985. *The ecology of natural disturbance and patch dynamics*. Academic Press.

Pickett, S. T. A., S. L. Collins, y J. J. Armesto 1987. Models, mechanisms and pathways of succession. *The Botanical Review* **53**:335-371.

Poorter, L., y M. Werger 1999. Light environment, sapling architecture, and leaf display in six rain forest tree species 1. *American Journal of Botany* **86**:1464-1473.

Putz, F. 1992. Reduction of root competition increases growth of slash pine seedlings on a cutover site in Florida. *Southern Journal of Applied Forestry* **16**:193-197.

Putz, F. E. 1984. The natural history of lianas on barro colorado island, Panama. Pages 1713-1724. JSTOR.

Putz, F. E., y C. D. Canham 1992. Mechanisms of arrested succession in shrublands: root and shoot competition between shrubs and tree seedlings. *Forest Ecology and Management* **49**:267.

Quesada, M., y K. E. Stoner 2004. Threats to the conservation of tropical dry forest in Costa Rica. Pages 266–280. *Biodiversity conservation in Costa Rica: Learning the lessons in a seasonal dry forest*.

Rendón-Carmona, H., A. Martínez-Yrizar, P. Balvanera, y D. Pérez-Salicrup 2009. Selective cutting of woody species in a Mexican tropical dry forest: incompatibility between use and conservation. *Forest Ecology and Management* **257**:567-579.

Rodríguez, R. 1999. Cartografía morfométrica jerárquica a tres escalas del área microbloque “El Colorado” Chamela, Jalisco. Tesis de Licenciatura, Facultad de Filosofía y Letras, Universidad Nacional Autónoma de México. México, DF 136 pp.

Rzedowski, J. 1978. *Vegetación de México*. Limusa. México **432**.

Sabogal, C. 1992. Regeneration of tropical dry forests in Central America, with examples from Nicaragua. *Journal of Vegetation Science* **3**:407-416.

Sanchez-Azofeifa, G. A., M. Quesada, J. P. Rodriguez, J. M. Nassar, K. E. Stoner, A. Castillo, T. Garvin, E. L. Zent, J. C. Calvo-Alvarado, M. E. R. Kalacska, L. Fajardo, J. A.

Gamon, y P. Cuevas-Reyes 2005. Research priorities for neotropical dry forests. *Biotropica* **37**:477-485.

Schnitzer, S., M. Kuzee, y F. Bongers 2005. Disentangling above-and below-ground competition between lianas and trees in a tropical forest. *Journal of Ecology* **93**:1115-1125.

Schnitzer, S. A. 2005. A mechanistic explanation for global patterns of liana abundance and distribution. *American Naturalist* **166**:262-276.

Schnitzer, S. A., y F. Bongers 2002. The ecology of lianas and their role in forests. *Trends in Ecology and Evolution* **17**:223-230.

Schnitzer, S. A., J. W. Dalling, y W. P. Carson 2000. The impact of lianas on tree regeneration in tropical forest canopy gaps: evidence for an alternative pathway of gap-phase regeneration. *Journal of Ecology* **88**:655-666.

Schnitzer, S. A., M. P. E. Parren, y F. Bongers 2004. Recruitment of lianas into logging gaps and the effects of pre-harvest climber cutting in a lowland forest in Cameroon. *Forest Ecology and Management* **190**:87.

Segura, G., P. Balvanera, E. Durán, y A. Pérez 2003. Tree community structure and stem mortality along a water availability gradient in a Mexican tropical dry forest. *Plant Ecology* **169**:259-271.

Sharrow, S. 2007. Soil compaction by grazing livestock in silvopastures as evidenced by changes in soil physical properties. *Agroforestry Systems* **71**:215-223.

Solow, A. R., y S. Polasky 1999. A quick estimator for taxonomic surveys. *Ecology* **80**:2799-2803.

Sterck, F., M. Martinez-Ramos, G. Dyer-Leal, J. Rodriguez-Velazquez, y L. Poorter 2003. The consequences of crown traits for the growth and survival of tree saplings in a Mexican lowland rainforest. *Functional Ecology* **17**:194-200.

Stevens, G. 1987. Lianas as structural parasites: the *Bursera simaruba* example. *Ecology* **68**:77-81.

Suding, K. N., K. L. Gross, y G. R. Houseman 2004. Alternative states and positive feedbacks in restoration ecology. *Trends in Ecology & Evolution* **19**:46.

Ter Braak, C. 1986. Canonical correspondence analysis: a new eigenvector technique for multivariate direct gradient analysis. *Ecology* **67**:1167-1179.

Ter Braak, C., y P. Smilauer 2002. Canoco for windows version 4.5. Biometris—Plant Research International, Wageningen, The Netherlands.

Thornthwaite, C., y J. Mather 1955. The water balance. Pages 104 en N. J. Centeron, editor. *Publication in Climatology*. Drexel Institute of Technology. Laboratory of Climatology (EUA). v. 8(1).

Tilman, D. 1982. Resource competition and community structure. Princeton University Press.

Toledo-Aceves, T., y M. Swaine 2007. Effect of three species of climber on the performance of *Ceiba pentandra* seedlings in gaps in a tropical forest in Ghana. *Journal of Tropical Ecology* **23**:45-52.

Toledo-Aceves, T., y M. Swaine 2008. Above-and below-ground competition between the liana *Acacia kamerunensis* and tree seedlings in contrasting light environments. *Plant Ecology* **196**:233-244.

Trejo, I. 1998. Distribución y diversidad de selvas bajas de México: relaciones con el clima y el suelo. Tesis doctoral. División de Estudios de Posgrado. Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México, México. 206 p.

Trejo, I., y R. Dirzo 2000. Deforestation of seasonally dry tropical forest—a national and local analysis in Mexico. *Biological Conservation* **94**:133-142.

Trejo, I., y R. Dirzo 2002. Floristic diversity of Mexican seasonally dry tropical forests. *Biodiversity and Conservation* **11**:2063-2084.

Trilleras-Motha J, M. 2008. Análisis socio-ecológico del manejo degradación y restauración del bosque tropical seco de la región de Chamela-Cuixmala, México. Universidad Nacional Autónoma de México, México D.F.

Vargas-Rodríguez, Y. L., J. A. Vázquez-García, y G. B. Williamson 2005. Environmental correlates of tree and seedling, sapling distributions in a Mexican tropical dry forest. *Plant Ecology* **180**:117-134.

Vieira, D. L. M., y A. Scariot 2006a. Principles of natural regeneration of tropical dry forest for restoration. *Restoration Ecology* **14**:11-20.

Vieira, D. L. M., y A. Scariot 2006b. Principles of natural regeneration of tropical dry forests for restoration. *Restoration Ecology* **14**:11-20.

Wilson, J. 1988. Shoot competition and root competition. *Journal of Applied Ecology* **25**:279-296.

**Anexo 1.** Lista de especies de árboles presentes antes de la manipulación en cada sitio y tratamiento en las tres praderas ganaderas abandonadas en la Región de Chamela Jalisco. Los números en las celdas del cuadro se refieren al número de tallos/individuo absolutos presentes en cada bloque antes de la manipulación. M = tratamiento bajo manipulación, T = Testigo.

Familia	Genero	Especie	Autor	SC		CI		CII		Total
				M	T	M	T	M	T	
Achatocarpaceae	<i>Achatocarpus</i>	<i>gracilis</i>	Griseb.					3		3
Apocynaceae	<i>Rauvolfia</i>	<i>tetraphylla</i>	L.	3	1					4
	<i>Stemmadenia</i>	<i>cf. grandiflora</i>	(Jacq.) Miers.					1		1
Asclepiadaceae	<i>Marsdenia</i>	<i>sp. aff edulis</i>	L.	1						1
Bignoniaceae	<i>Bignoniaceae</i>	<i>sp.</i>		1						1
Bombacaceae	<i>Ceiba</i>	<i>grandiflora</i>	Rose	2						2
Boraginaceae	<i>Cordia</i>	<i>alliodora</i>	(Ruiz & Pav.) Oken.			2	9			11
	<i>Cordia</i>	<i>eleagnoides</i>	DC.	2						2
	<i>Tournefortia</i>	<i>sp.</i>						2		2
Capparaceae	<i>Crateva</i>	<i>tapia</i>	L.					2		2
	<i>Forchammeria</i>	<i>pallida</i>	Liebm						5	5
Capparidaceae	<i>Capparis</i>	<i>verrucosa</i>	Jacq.					4		4
Euphorbiaceae	<i>Cnidioscolus</i>	<i>spinosus</i>	Lundell.					1		1
	<i>Croton</i>	<i>alamosanus</i>	Rose.						3	3
	<i>Croton</i>	<i>sp.</i>			5					5
	<i>Pyramea</i>	<i>mexicana</i>	Standl.			2				2
Fabaceae	<i>Acacia</i>	<i>farnesiana</i>	(L.) Willd.	10					1	11
	<i>Acacia</i>	<i>sp.</i>		3	14	10	22		3	52
	<i>Acacia</i>	<i>cochliacantha?</i>	S.Watson						2	2
	<i>Apoplanesia</i>	<i>paniculata</i>	Presl.				2			2
	<i>Bauhinia</i>	<i>pauletia</i>	Pers.	7	3				2	12
	<i>Caesalpinia</i>	<i>eriosrachys</i>	Benth.		2	8	6	3	3	22
	<i>Caesalpinia</i>	<i>sp.</i>						1		1
	<i>Caesalpinia</i>	<i>sp1</i>						3		3
	<i>Caesalpinia</i>	<i>sp2</i>						1	1	2
	<i>Caesalpinia</i>	<i>mexicana?</i>	A. Gray						1	1
<i>Erythrina</i>	<i>lanata</i>	Rose var. <i>occidentalis</i>	(Standl.) Krokoff & Barneby					1		1

Anexo 1. Continuación de la cuadro.

Familia	Genero	Especie	Autor	SC		CI		CII		Total
				M	T	M	T	M	T	
Fabaceae	<i>Ictademia</i>	sp.					3			3
	<i>Lonchocarpus</i>	<i>eriocarinalis</i>	Micheli.						3	3
	<i>Lonchocarpus</i>	<i>longipedicellatus</i>	Pittier			5				5
	<i>Lonchocarpus</i>	sp.		26	6	16	15	6	7	72
	<i>Mimosa</i>	<i>arenosa</i>	(Willd.) Poir.	6						6
	<i>Mimosa</i>	sp.					6			6
	<i>Piptadenia</i>	<i>constricta</i>	(Micheli) J.F. Macbr.				6			6
	<i>Platymiscium</i>	<i>lasiocarpum</i>	(Willd.) Benth.						4	4
	<i>Senna</i>	sp.				3				3
	<i>Senna</i>	<i>mollissima</i>	(Bonpl. ex Willd.) H.S.Irwin & Barneby			3				3
	<i>Piscidia</i>	<i>carthagenensis</i>	Jacq.			4				4
	<i>Calliandra</i>	<i>tergemina</i>	(L.) Benth.			4				4
	<i>Poeppigia</i>	<i>procesa</i>	C.Presl					5	1	6
	<i>Myrospermum</i>	<i>frutescens</i>	Jacq.						3	3
	<i>Acaciella</i>	<i>angustissima</i>	(Mill.) Britton & Rose	1						1
	<i>Fabaceae</i>	sp.			1					1
Flacourtiaceae	<i>Casearia</i>	<i>corymbosa</i>	HBK.	3	6	2				11
	<i>Xylosma</i>	sp.						1		1
Hernandiaceae	<i>Gyrocarpus</i>	<i>jatrophiifolius</i>	Domin		2					2
Malpigheaceae	<i>Malpighia</i>	sp.			1					1
Meliaceae	<i>Meliaceae</i>	sp.							1	1
Nictaginaceae	<i>Guapira</i>	cf. <i>macrocarpa</i>	Miranda				1			1
Polygonaceae	<i>Coccoloba</i>	<i>liebmannii</i>	Lindau.			1				1
	<i>Coccoloba</i>	sp1			1		2			3
	<i>Coccoloba</i>	sp2		3	1					4
	<i>Coccoloba</i>	sp3		2	1					3
	<i>Coccoloba</i>	sp4		2	1					3
	<i>Coccoloba</i>	sp5		1	1					2
	<i>Ruprechtia</i>	<i>fusca</i>	Fern.			6				6
Rutaceae	<i>Zanthoxylum</i>	<i>fagara</i>	(L.) Sarg.				5	3		8
Sapindaceae	<i>Thouinidium</i>	<i>decandrum</i>	(Humb. & Bonpl.) Radlk.			2				2
	<i>Thouinia</i>	<i>paucidentata</i>	Radlk						3	3
Verbenaceae	<i>Citharexylum</i>	<i>hirtellum</i>	Standley.			4				4
Indeterminada	Indeterminada	sp1							13	13
	Indeterminada	sp2				4				4
	Indeterminada	sp3						9		9
	Indeterminada	sp4		17	10		3	2		32
Total				90	56	76	80	28	76	406

**Anexo 2.** Lista de especies de la comunidad regenerativa de plántulas  $\geq 10$  cm de altura presentes en cada sitio y tratamiento en las tres praderas ganaderas abandonadas en la Región de Chamela Jalisco. Los números en las celdas de la tabla son la densidad total presente en cada bloque a los siete meses (a) y 30 (b) de que fueron fijados los tratamientos. M = tratamiento bajo manipulación, T = Testigo.

a)	Familia	Genero	Especie	Código	SC		CI		CII		Total
					M	T	M	T	M	T	
	Bignoniaceae	Bignoniaceae	sp.	BiSp				1			1
		<i>Clystoma</i>	<i>binatum</i>	CIBi		2	13	3		4	22
	Boraginaceae	<i>Cordia</i>	<i>alliodora</i>	CoAl					2		2
		<i>Cordia</i>	<i>elaeagnoides</i>	CoEl		1					1
	Cactaceae	<i>Opuntia</i>	sp.	OpSp					1		1
	Euphorbiaceae	<i>Cnidoscolus</i>	<i>spinosus</i>	CnSp						1	1
		<i>Croton</i>	<i>suberosus</i>	CrSu		1					1
	Fabaceae	<i>Acacia</i>	<i>farnesiana</i>	AcFa					1		1
		<i>Apoplanesia</i>	<i>paniculata</i>	ApPa						2	2
		<i>Indigofera</i>	<i>constricta</i>	InCo	2	3	8	10	14		37
		Leguminosae	sp.	LeSp	1		1				2
		<i>Mimosa</i>	<i>quadri-valvis</i> <i>var. diffusa</i>	MiQu	1	4	2				7
	Malvaceae	Malvales	sp.	MaSp					1		1
	Indeterminada	Indeterminada	sp1	InSp1	1	2					3
		Indeterminada	sp2	InSp2				3			3
		Indeterminada	sp3	InSp3				1			1
		Indeterminada	sp4	InSp4			1				1
		Indeterminada	sp5	InSp5			1				1
	Flacourtiaceae	Caesaria	lisa	Cali					1	2	3
	<b>Total</b>				5	13	27	17	20	9	91

b)	Familia	Genero	Especie	Código	SC		CI		CII		Total
					M	T	M	T	M	T	
	Bignoniaceae	<i>Clystoma</i>	<i>binatum</i>	CIBi				2			2
		<i>Melloa</i>	<i>quadri-valvis</i>	MeQu		1					1
	Euphorbiaceae	<i>Cnidoscolus</i>	<i>spinosus</i>	CnSp		1					1
	Fabaceae	<i>Acacia</i>	sp	AcSp		3					3
		<i>Indigofera</i>	<i>constricta</i>	InCo	5	4	40	23	32	32	136
		Leguminosae	sp	LeSp			2				2
	Malvaceae	Malvales	sp	MaSp					3		3
	Polygonaceae	<i>Coccoloba</i>	sp	CoSp	1						1
	<b>Total</b>				6	9	42	25	35	32	149