



**UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA
DE MÉXICO**

FACULTAD DE CIENCIAS

**DINÁMICA DE LA ESTRUCTURA Y LA
DIVERSIDAD DE UN BOSQUE TROPICAL
CADUCIFOLIO DEL ISTMO DE TEHUANTEPEC,
OAXACA, MÉXICO**

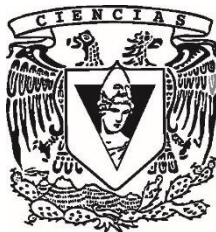
T E S I S

QUE PARA OBTENER EL TÍTULO DE:

B I Ó L O G O

P R E S E N T A:

RODRIGO MUÑOZ AVILÉS



**DIRECTOR DE TESIS:
DR. JORGE ARTURO MEAVE DEL CASTILLO**

2015

Ciudad Universitaria, D. F.



Universidad Nacional
Autónoma de México

Dirección General de Bibliotecas de la UNAM

Biblioteca Central



UNAM – Dirección General de Bibliotecas
Tesis Digitales
Restricciones de uso

DERECHOS RESERVADOS ©
PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL

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

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

1. Datos del alumno	1. Datos del alumno
Apellido paterno	Muñoz
Apellido materno	Aviles
Nombre(s)	Rodrigo
Teléfono	(55) 56 37 77 14
Universidad Nacional Autónoma de México	Universidad Nacional Autónoma de México
Facultad de Ciencias	Facultad de Ciencias
Carrera	Biología
Número de cuenta	411002628
2. Datos del tutor	2. Datos del tutor
Grado	Dr.
Nombre(s)	Jorge Arturo
Apellido paterno	Meave
Apellido materno	del Castillo
3. Datos del sinodal 1	3. Datos del sinodal 1
Grado	Dra.
Nombre(s)	María del Consuelo
Apellido paterno	Bonfil
Apellido materno	Sanders
4. Datos del sinodal 2	4. Datos del sinodal 2
Grado	M. en C.
Nombre(s)	Irene
Apellido paterno	Pisanty
Apellido materno	Baruch
5. Datos del sinodal 3	5. Datos del sinodal 3
Grado	Dra.
Nombre(s)	Nancy Raquel
Apellido paterno	Mejía
Apellido materno	Domínguez
6. Datos del sinodal 4	6. Datos del sinodal 4
Grado	Dr.
Nombre(s)	Ernesto Vicente
Apellido paterno	Vega
Apellido materno	Peña
7. Datos del trabajo escrito	7. Datos del trabajo escrito
Título	Dinámica de la estructura y la diversidad de
Subtítulo	un bosque tropical caducifolio del Istmo de
Número de páginas	Tehuantepec, Oaxaca, México.
Año	80 p.
	2015

*Gracias a la vida,
que me ha dado tanto.*

Agradecimientos

Al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACYT) por el financiamiento otorgado al presente trabajo a través del proyecto “Perspectiva paisajística de la diversidad, dinámica y regeneración de la vegetación en el trópico estacionalmente seco”, clave CB-2009-01-128136 (otorgado a Jorge A. Meave del Castillo), con el cual se llevó a cabo el trabajo de campo de esta investigación.

CONTENIDO

RESUMEN	7
ABSTRACT	8
1 INTRODUCCIÓN	9
1.1 Presentación del estudio.....	9
1.2 Equilibrio, estabilidad y factores reguladores de la dinámica	10
1.3 Planteamiento del estudio	14
1.4 Objetivo	15
2 SITIO DE ESTUDIO	16
3 MÉTODO.....	20
3.1 Selección y diseño de los sitios permanentes	20
3.2 Muestreo de la vegetación	21
3.3 Registro y procesamiento de datos	23
3.4 Análisis de datos	24
3.4.1 Atributos estructurales	24
3.4.2 Atributos de diversidad.....	27
3.4.3 Estimación de atributos dinámicos	28
3.4.4 Análisis estadísticos.....	29
4 RESULTADOS	30
4.1 Descripción general de la estructura y la diversidad de la comunidad	30
4.2 Dinámica a nivel comunitario	33
4.2.1 Estructura física	33
4.2.2 Diversidad.....	39
4.2.3 Sincronía entre las tasas de cambio de las variables comunitarias	39
4.3 Dinámica a nivel poblacional.....	41

5	DISCUSIÓN	47
5.1	Dinámica a nivel comunitario.....	47
5.1.1	Dinámica de los atributos estructurales	47
5.1.2	Dinámica de los atributos de diversidad.....	48
5.1.3	Sincronía de los cambios en los atributos comunitarios.....	50
5.1.4	Efecto del sustrato en la variación de la dinámica comunitaria	50
5.2	Efecto de la precipitación en la dinámica de la estructura física.....	52
5.3	Consideraciones metodológicas sobre el uso de parcelas permanentes	54
5.4	Dinámica a nivel poblacional	55
5.5	Estabilidad, resistencia y resiliencia en la dinámica del BTC	56
5.6	Implicaciones del estudio de la dinámica de la vegetación	58
6	CONCLUSIONES	60
7	REFERENCIAS.....	61
8	ANEXOS	72

RESUMEN

Por mucho tiempo se ha considerado que los bosques tropicales primarios son sistemas relativamente estables en el tiempo. No obstante, la evidencia de ello es escasa, particularmente en el caso del bosque tropical caducifolio (BTC). Con el objetivo de ayudar a subsanar dicha falta de información, en este estudio se realizó un monitoreo de la dinámica de la estructura y la diversidad de un BTC primario ubicado en la localidad de Nizanda (Istmo de Tehuantepec, Oaxaca, México) durante seis años, utilizando 14 parcelas permanentes establecidas sobre dos sustratos geológicos (caliza y filita siliciclástica) en los que se desarrollaba el BTC en la localidad. Para evaluar los cambios en la vegetación, todos los individuos con un DAP (diámetro a la altura del pecho) \geq cm fueron etiquetados, y su supervivencia, DAP, cobertura de copa y altura fue registrada al principio del estudio, y luego de forma anual. Los resultados muestran que el sustrato geológico influye sobre la estructura y la composición florística del BTC, pero no sobre su comportamiento dinámico. En ambos sustratos se observó una dinámica intensa para un periodo de tiempo tan corto, y que esta dinámica fue más notable en los atributos de la estructura física que en los de la diversidad. Las tasas de cambio de los atributos comunitarios mostraron comportamientos idiosincráticos que, principalmente entre variables asociadas, fueron sincrónicos entre sí. El análisis del comportamiento temporal de las variables a nivel poblacional reveló la existencia de especies dominantes, que en general no son las mismas para todos los atributos, mientras que el valor de importancia relativa mostró que la dominancia comunitaria no era tan marcada como lo sugiere el análisis de los atributos por separado. Las distintas poblaciones que conforman la comunidad mostraron comportamientos temporales disímiles en algunos casos, lo cual puede ser un reflejo de respuestas diferenciales de cada especie a la heterogeneidad ambiental o de inercias poblaciones idiosincráticas. El presente estudio hace una aportación relevante al entendimiento de la dinámica de los bosques tropicales caducifolios y constituye una referencia cuantitativa para el estudio de la vegetación secundaria de BTC, así como de los posibles efectos del cambio climático global.

PALABRAS CLAVE

Dinámica de la vegetación, dinámica de largo plazo, dinámica comunitaria, dinámica poblacional, Nizanda, selva baja caducifolia, parcelas permanentes, estabilidad, variabilidad temporal.

ABSTRACT

Primary tropical forests have been long conceived as relatively stable systems through time, but evidence supporting this view is meager, particularly in the case of tropical dry forest (TDF). In order to gain a better understanding on TDF dynamics, in this study the structural and diversity dynamics of the primary TDF of Nizanda (Isthmus of Tehuantepec, Oaxaca State, Mexico) was monitored during six years. This was achieved by using 14 permanent plots established on two geological substrates, namely limestone and siliciclastic phyllite. To assess vegetation changes, all individuals with a DBH (diameter at breast height) ≥ 1 cm were tagged and their survival, DBH, crown cover and height were recorded at the beginning of the study and then annually. The results show that the parent material on which the mature TDF develops does affect community structure and floristic composition, but not the dynamic behavior of vegetation. On both substrates a more intense dynamics was recorded than anticipated considering the short observation period. Moreover, temporal variation was notably more intense for community attributes representing physical structure than for those related with diversity; among structural attributes, community density and cover were noticeable in this regard. The analysis of the temporal behavior of variables assessed at the population level revealed the existence of different dominant species for each assessed trait, and that these species were generally different according to each attribute. The analysis of Relative Importance Values, which is an integrated community index, showed that dominance was not as marked for some species as observed in the analyses of attributes separately. In turn, the different populations that occur in the plant community showed diverging temporal behaviors in some cases; this may just be a simple reflection of the differential responses among species to environmental heterogeneity or of idiosyncratic population inertias. This study contributes to the understanding of tropical dry forest dynamics and offers a quantitative reference for the study of TDF secondary (successional) vegetation and for the assessment of potential effects of climate global change.

KEY WORDS

Vegetation dynamics, long-term dynamics, community dynamics, population dynamics, Nizanda, tropical deciduous forest, permanent plots, stability, temporal variability.

1 INTRODUCCIÓN

1.1 Presentación del estudio

La vegetación se define como un conjunto de plantas que crecen de forma espontánea en un lugar determinado (Terradas, 2001; van der Maarel, 2006), las cuales pertenecen a varias poblaciones que interactúan entre sí, formando una comunidad vegetal (Kent y Coker, 1994). A lo largo del tiempo, la vegetación, como muchos otros sistemas biológicos, sufre cambios en sus propiedades, cuyo conjunto constituye el proceso conocido como ‘dinámica de la vegetación’ (Pickett y Cadenasso, 2006; Pretzsch, 2009). Estos cambios pueden darse en la estructura física, la diversidad y el funcionamiento de la comunidad, y pueden ser promovidos por procesos que ocurren dentro de la comunidad o por factores externos, como la acción de otros organismos y la variabilidad temporal de los recursos y las condiciones ambientales (Pretzsch, 2009). La dinámica de la vegetación puede ser analizada desde un enfoque multinivel que incluya a la comunidad completa y a sus diferentes componentes, considerando que cada uno puede tener un comportamiento dinámico propio. Este enfoque permite describir la dinámica de la comunidad con mayor detalle en comparación con los análisis centrados exclusivamente en el nivel comunitario (Matteucci y Colma, 1982; Davies, 2001).

Los estudios de la dinámica de bosques tropicales se han concentrado en las regiones húmedas (*e.g.*, Welden *et al.*, 1991; Condit *et al.*, 1992; Lewis *et al.*, 2004a, b), y la mayoría de los pocos que se han realizado en el trópico seco se han enfocado en el proceso de sucesión secundaria (*e.g.*, Van Bloem *et al.*, 2007; Melo *et al.*, 2009; Lebrija-Trejos *et al.*, 2010; Lohbeck *et al.*, 2013; Mora *et al.*, 2015). Reconociendo la importancia ecológica de los bosques tropicales secos y la magnitud de los factores que los amenazan, esta falta de información es preocupante (Janzen, 1988; Miles *et al.*, 2006; Sánchez-Azofeifa *et al.*, 2005).

El presente estudio es un análisis de la dinámica de la estructura y la diversidad de un bosque tropical caducifolio primario del sur de México, y constituye parte de los esfuerzos que se están realizando para paliar la falta de conocimiento de un sistema tan extenso y de una gran importancia ecológica, tanto en México como en otras regiones tropicales del mundo.

1.2 Equilibrio, estabilidad y factores reguladores de la dinámica

Gran parte de la teoría desarrollada en la ecología de comunidades está basada en el supuesto de que las comunidades primarias cambian poco en el tiempo, particularmente en su dosel superior, y que los modelos de equilibrio estable describen adecuadamente su dinámica (Mueller-Dombois y Ellenberg, 1974; Foré *et al.*, 1997). Sin embargo, la evidencia reciente sugiere que las comunidades vegetales maduras son más dinámicas de lo que se pensaba anteriormente (Condit, 1995; Lewis *et al.*, 2004a), incluso en escalas temporales cortas y sobre todo en individuos de tallas pequeñas (Condit *et al.*, 1992; Condit *et al.*, 1995; Foré *et al.*, 1997).

Desde la perspectiva teórica de la ecología de comunidades, el equilibrio estable de una comunidad se define como el estado en el que existe un balance entre fuerzas opuestas ejercidas sobre dicho estado y en el que pequeñas perturbaciones no hacen que la comunidad se aleje indefinidamente de la situación de equilibrio (Figura 1.1A-D). Una comunidad que se encuentra en esta situación se considera estable (Mueller-Dombois y Ellenberg, 1974). Este fenómeno puede ilustrarse con el modelo gráfico de una cuenca de atracción, en el cual la comunidad, representada por una pequeña pelota, se encuentra dentro de la cuenca y tiende hacia un punto atractor ubicado en el fondo de ella (Figura 1.1D). Varios autores consideran que el concepto de estabilidad integra a los conceptos de resistencia y resiliencia como sus componentes principales (Stiling, 1999; Begon *et al.*, 2006), los cuales son aplicables a los niveles poblacional y comunitario. La resistencia se refiere a la capacidad de una comunidad para evitar ser desplazada del estado basal de equilibrio; a su vez, la resiliencia es la capacidad de una comunidad para regresar al estado basal una vez que ha sido desplazada de él (Figura 1.1E-G; Stiling, 1999; Begon *et al.*, 2006). Una comunidad en equilibrio estable es, por lo tanto, aquella que mantiene su estructura relativamente constante en el tiempo y es capaz de permanecer en un estado particular o dentro de un ciclo límite (variaciones cíclicas acotadas) a pesar de la variación ambiental. Para lograrlo, la comunidad cuenta con distintos mecanismos que le permiten retornar al estado basal (Swaine *et al.*, 1987; Begon *et al.*, 2006; Pretzsch, 2009).

El reclutamiento, el crecimiento y la mortalidad de individuos son los procesos que más influyen sobre la estructura comunitaria y su estabilidad temporal (Phillips y Gentry, 1994; Sheil y May, 1996; Davies, 2001; Lewis *et al.*, 2004b). La intensidad con la que estos procesos operan sobre la estructura de la comunidad es muy variable (Swaine *et al.*, 1987), y parte de esta

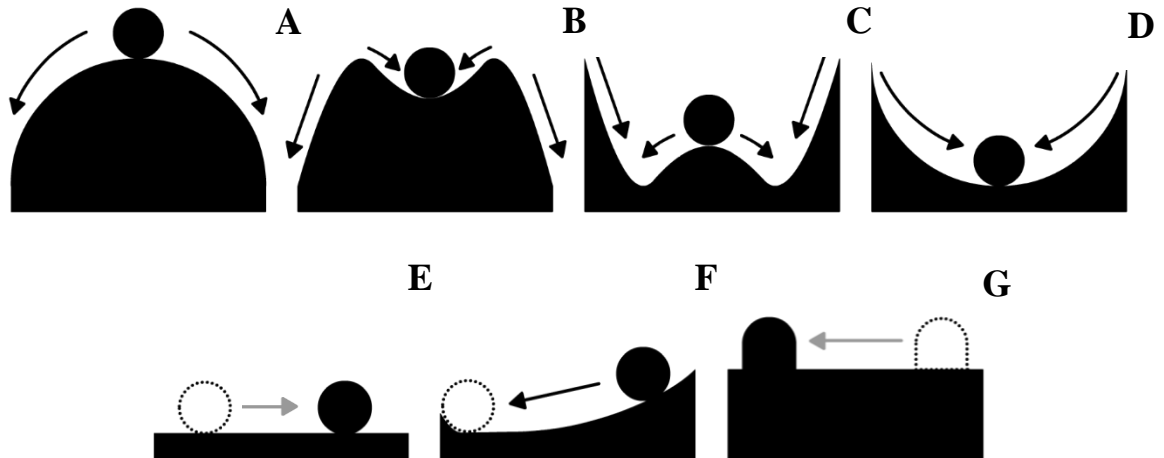


FIGURA 1. Modelo de equilibrio estable. Los círculos negros representan el estado actual de la comunidad, los blancos representan un estado previo, las flechas negras indican la tendencia comunitaria en un punto dado, y las grises representan el desplazamiento que ha sufrido. (A) Aunque existe un punto de equilibrio teórico, la estabilidad global del modelo es prácticamente nula, por lo que es difícil que la comunidad persista en el tiempo. (B) La estabilidad global en este modelo es baja, aunque existe un punto atractor local. (C) La estabilidad en el punto que se encuentra la comunidad es baja, aunque la estabilidad global permite que se formen varias cuencas de atracción alrededor del punto inestable. (D) Tanto la estabilidad local como la global son altas, por lo que se forma una sola cuenca de atracción. (E) El modelo no tiene resiliencia ni resistencia, por lo que es fácil desplazar a la comunidad fuera de su estado original y, además, ésta no será capaz de retornar al estado basal. (F) La resiliencia es alta y la resistencia es baja, por lo que será fácil desplazar a la comunidad, pero ésta volverá al estado basal con rapidez. (G) La resiliencia es nula y la resistencia es alta, por lo que desplazar a la comunidad será complicado pero, una vez que se mueva, será incapaz de volver a su estado basal. (Modificado a partir de Stiling [1999] y Begon et al. [2006]).

variación se debe a la acción de factores ambientales como la radiación solar, el agua y los nutrientes (Phillips y Gentry, 1994; Lewis *et al.*, 2004b; Pretzsch, 2009). Además, la relevancia de los distintos factores ambientales en la determinación de la dinámica de una comunidad puede variar en función del tipo de vegetación del que se trate. Por ejemplo, en bosques muy húmedos, como los lluviosos y los de niebla, la luz juega un papel crucial ya que la cobertura del dosel es muy densa y genera una fuerte limitación fotosintética en los individuos del sotobosque que no tienen acceso directo a la luz solar (*e.g.*, Valladares *et al.*, 1997; Mejía-Domínguez *et al.*, 2012). Por ello, gran parte de la dinámica estudiada en esos sistemas gira en torno a los claros del dosel que se producen por la muerte de árboles grandes (Hartshorn, 1980; Denslow *et al.*, 1990). Por el contrario, otras comunidades con doseles más abiertos, como los bosques caducifolios, matorrales y sabanas, se encuentran fuertemente limitados por factores como la disponibilidad

de agua y su estacionalidad (Murphy y Lugo, 1986; Segura *et al.*, 2003; Suresh *et al.*, 2010), y en consecuencia la dinámica de claros ha recibido menos atención (Dechnik-Vázquez *et al.*, sometido).

El papel diferencial del ambiente en los procesos reguladores del equilibrio no sólo se manifiesta en las comunidades, sino también en las especies y los grupos funcionales que las conforman, pues éstos pueden responder diferencialmente a la heterogeneidad de condiciones ambientales y de recursos (Kent y Coker, 1994; Tilman *et al.*, 2001; Gourlet-Fleury *et al.*, 2005; Balvanera y Aguirre, 2006; Purves y Pacala, 2008). Esta variación en las respuestas constituye uno de los elementos más importantes de la estabilidad comunitaria, ya que permite afrontar los cambios ambientales con una gama de estrategias más amplia y, por lo tanto, el conjunto de condiciones ambientales en las que la comunidad puede mantenerse se expande (Díaz y Cabido, 2001). A partir de esta argumentación se ha propuesto que una alta diversidad de especies o de gremios funcionales incrementa la productividad y la estabilidad de las comunidades (Gunderson, 2000; Tilman *et al.*, 2001; Poorter *et al.*, en prensa). Aunado a lo anterior, también se ha reconocido la existencia de procesos aleatorios capaces de inducir variaciones en la dinámica de una comunidad (Hubbell y Foster, 1986; Tokeshi, 1999). La muerte de un árbol por la caída de un rayo, por fuertes rachas de viento, o por las diversas formas en que se presenta el disturbio antropogénico, es un fenómeno no necesariamente ligado a la especie del individuo, que puede modificar la estructura y la dinámica de la comunidad. Este tipo de procesos claramente no autogénicos (White, 1979; Hubbell y Foster, 1986; Pretzsch, 2009; Fukami, 2010).

El comportamiento dinámico de los bosques no es simplemente una función de los factores endógenos a la comunidad, ya que su intensidad no depende únicamente del sistema mismo, sino que también recibe la influencia de factores externos, como la heterogeneidad edáfica o la variabilidad climática temporal (Condit *et al.*, 1992; Davies, 2001; Segura *et al.*, 2003; Nath *et al.*, 2006; Pretzsch, 2009). Por esta razón, en ausencia de un escenario de cambio global, los bosques maduros no deberían mostrar cambios unidireccionales como los que exhiben los bosques en regeneración, los cuales por lo general muestran tendencias de incremento en la magnitud de sus atributos (Mueller-Dombois y Ellenberg, 1974; Peet, 1981). Esto sugiere la existencia de mecanismos estabilizadores en el sistema que amortiguan los

cambios de los distintos atributos estructurales, haciendo que la comunidad parezca invariable, sobre todo en ciertas escalas temporales o espaciales (Swaine *et al.*, 1987; Begon *et al.*, 2006; Pretzsch, 2009).

Aunque las fluctuaciones temporales en los atributos de una comunidad sean pequeñas o no detectables a cierta escala, el sistema puede seguir siendo dinámico. El reclutamiento, el crecimiento y la mortalidad son procesos que operan continuamente (Korning y Balslev, 1994; Condit *et al.*, 1995; Sheil y May, 1996; Davies, 2001; Lewis *et al.*, 2004b; Nath *et al.*, 2006) debido a la naturaleza misma de los individuos que conforman las comunidades vegetales, los cuales tienen una dinámica propia que depende de su ciclo de vida (Mueller-Dombois y Ellenberg, 1974). El proceso por el que unos individuos reemplazan a otros es llamado recambio y está fundamentado en que la cantidad de recursos en la comunidad es finito, de modo que para que unos individuos hagan uso de ellos, otros tienen que liberarlos por muerte o pérdidas parciales de biomasa. Al final del recambio, las propiedades estructurales de la comunidad son muy similares a las que existían previamente, a pesar de que la comunidad haya pasado por una fuerte dinámica (Sheil y Phillips, 1995; Lewis *et al.*, 2004b; Phillips *et al.*, 2004).

Los factores exógenos a la comunidad pueden eventualmente vencer la resistencia y la resiliencia comunitarias, sacando sus atributos de su punto de equilibrio (Begon *et al.*, 2006). Dependiendo de la naturaleza de estos eventos, así como de su intensidad y duración, la comunidad puede alcanzar un nuevo punto de equilibrio y permanecer en él de forma permanente o, en casos extremos, puede desaparecer. Estos eventos de gran intensidad representan los disturbios considerados como extremos o catastróficos, los cuales son muy infrecuentes en condiciones naturales (Pickett y White, 1985). Muchos disturbios derivan de procesos naturales propios de los sistemas climáticos o geomorfológicos, tales como los incendios, las inundaciones, los terremotos, los deslizamientos de tierra y los sistemas ciclónicos, entre otros (White, 1979; van Bloem *et al.*, 2007); sin embargo, los disturbios también pueden tener un origen antropogénico (Prentice *et al.*, 1993; Chazdon, 2003). Tres ejemplos de este tipo de disturbio son el disturbio antropogénico crónico, el cambio de uso de suelo (de vegetación original a un uso agrícola, ganadero o urbano) y el cambio climático global (Prentice *et al.*, 1993; Dale *et al.*, 2001; Sagar *et al.*, 2003; Purves y Pacala, 2008; Chaturvedi *et al.*, 2012). Estos disturbios, al presentarse de forma persistente, pueden modificar el paisaje

de estabilidad de la comunidad (*sensu* Scheffer *et al.*, 2001) y llevarla a estados alternos de equilibrio, modificando permanentemente la estructura y la dinámica de la vegetación (Gunderson, 2000).

1.3 Planteamiento del estudio

A pesar de que la naturaleza dinámica de la vegetación ha sido ampliamente reconocida por ecólogos e ingenieros forestales (Swaine *et al.*, 1987; Condit, 1995; Pickett y Cadenasso, 2006; Pretzsch, 2009), los estudios que han evaluado el comportamiento temporal de los sistemas tropicales, particularmente de los bosques tropicales caducifolios (BTC), es aún escasa. Por lo tanto, y a pesar de algunos esfuerzos importantes por conocer la dinámica de comunidades primarias de BTC (*e.g.*, Swaine *et al.*, 1990; Castro Marín *et al.*, 2005; Nath *et al.*, 2006; Suresh *et al.*, 2010), persisten grandes interrogantes sobre este tema (Sánchez-Azofeifa *et al.*, 2005).

Posiblemente la principal se refiere a cuán estables son las comunidades de BTC en el tiempo, es decir, si los cambios que ocurren en ellas son perceptibles en diferentes escalas temporales de análisis. Tampoco se tiene información suficiente sobre la velocidad con la que cambian los diferentes atributos estructurales de este tipo vegetación (Murphy y Lugo, 1986), y por lo tanto es incierta la escala temporal más adecuada para su análisis. Si bien hay indicios de que los atributos relacionados con la diversidad de los bosques tropicales son más estables en el tiempo que las variables que definen su estructura física (sobre todo cuando se usan ventanas espaciales y temporales grandes; Swaine *et al.*, 1987), todavía no está bien establecido si algunos atributos estructurales varían más fuertemente que otros o si su variación es cíclica y los ciclos de variación son similares entre atributos. De hecho, tampoco se sabe si las causas de la variación en una propiedad comunitaria operan sobre el resto de sus atributos y, por ende, si la variación entre los diferentes atributos está correlacionada.

Estas preguntas con respecto a la dinámica de los sistemas ecológicos pueden plantearse no sólo para el nivel comunitario, sino también para niveles de organización inferiores a éste. Por ejemplo, cabe preguntarse si existen componentes o subconjuntos de la comunidad, como las poblaciones o los grupos funcionales, que varíen más fuertemente que otros, y si su respuesta se debe a los mismos factores y condiciones ambientales en todas ellas o no (Gourlet-Fleury *et al.*, 2005; Purves y Pacala, 2008). Además, sería importante averiguar en qué medida la

variación temporal comunitaria depende principalmente de la variación de uno o pocos de sus componentes, o si es básicamente el resultado integral de la variación de todos ellos.

Por las razones recién expuestas, los estudios de largo plazo sobre la dinámica de los bosques tropicales han cobrado gran importancia en los últimos años, ya que podrían proporcionar información valiosa en la búsqueda de respuestas a las interrogantes planteadas en el párrafo anterior (Hartshorn, 1980; Alder y Synnott, 1992; Condit, 1995; Sheil *et al.*, 2000; Rees, 2010). Asimismo, esta información puede apoyar el diseño de estrategias de manejo y de mitigación de daños antropogénicos para estos sistemas. Es indudable que el conocimiento del comportamiento dinámico de los bosques maduros se convertirá en el punto de referencia básico para poder evaluar con un enfoque comparativo el progreso de las parcelas en regeneración, así como los posibles efectos derivados de un cambio climático global a mediano o largo plazo.

1.4 Objetivo

El objetivo de este estudio fue describir la dinámica de la estructura y la diversidad de corto plazo del dosel de un bosque tropical caducifolio del sur de México, con la finalidad de conocer la intensidad y la dirección de los cambios en las variables que definen a esta comunidad vegetal y sus componentes. El análisis considera la existencia de diferencias estructurales, fisionómicas y de composición en el bosque relacionadas con la heterogeneidad de los sustratos sobre los que se establece, lo que puede constituir un factor adicional de variabilidad en la dinámica comunitaria (Escamilla-Zerón, en preparación). La dinámica se evaluó en términos de las fluctuaciones anuales en los atributos a escala comunitaria y poblacional, analizando la intensidad de estos procesos a través del tiempo y la posible sincronía entre ellos.

A partir de los pocos estudios de dinámica de bosques tropicales caducifolios, la mayoría de los cuales se han enfocado en el análisis del proceso sucesional, se esperaba observar una dinámica del bosque maduro relativamente poco intensa, que no tuviera tendencias de cambio unidireccional y en la que el comportamiento dinámico de los distintos atributos de la comunidad fuera relativamente independiente. Además, suponiendo que el sustrato geológico puede determinar procesos importantes que afectan la dinámica del bosque, se esperaba que hubiera diferencias de los bosques ubicados sobre diferentes sustratos.

2 SITIO DE ESTUDIO

Nizanda, cuyo nombre oficial es Mena (15Q, 285531 mE, 1842921 mN UTM), es una localidad rural ubicada en el Istmo de Tehuantepec, en el estado de Oaxaca, en México (Figura 2.1; Pérez-García *et al.*, 2001). El terreno predominante en la región consiste en lomeríos bajos con altitudes entre 150 y 300 m s.n.m.; las zonas de menor altitud (100 m s.n.m.) se ubican en el cauce del río Verde, mientras que las mayores altitudes corresponden con las cimas de los cerros Verde (también llamado Daniró) y Naranjo (a 500 y 750 m s.n.m., respectivamente). La geología del terreno se compone principalmente de roca filita siliciclástica del Mesozoico, con áreas menores de roca caliza formadas en el Cretácico Inferior, suelos de aluvión de depósito reciente y un área compacta de anfibolita en el extremo oeste de la región (Pérez-Gutiérrez *et al.*, 2009). En las cimas de las lomas de filita siliciclástica los suelos son someros, pero su profundidad aumenta a medida que se desciende hacia el piedemonte, mientras que en la cima de los cerros de caliza hay una ausencia prácticamente total de suelo, con acumulación de materia orgánica y otras partículas en las grietas, a pesar de que en el piedemonte de estas lomas los suelos suelen estar bien desarrollados (Pérez-García y Meave, 2004). En las planicies aluviales los suelos están mucho más desarrollados, con profundidades mayores a 1 m (Pérez-García *et al.*, 2001).

El clima de la región se clasifica en términos generales como Aw, es decir, un clima ecuatorial de sabana con invierno seco de acuerdo con el sistema modificado de Köppen-Geiger (Kottek *et al.*, 2006). La temperatura anual promedio es de 27.7 °C, y la precipitación total anual promedio es de 878 mm. Con respecto a este último componente climático, la región presenta una estacionalidad muy marcada, con una temporada seca que va de diciembre a mayo (precipitación mensual < 10 mm) y una estación de lluvias que se extiende de junio a noviembre (Pérez-García *et al.*, 2010; Kupers, 2013). Tanto la precipitación total anual como la distribución temporal de la precipitación presentan una gran variabilidad interanual (Figura 2.2). Existen registros de precipitación mensual casi tan intensa como el promedio de precipitación anual total para los últimos 30 años (julio de 2008, 745 mm) y, de hecho, el coeficiente de variación de esta variable para el periodo 1982-2011 fue de 44.17 %, un valor considerablemente alto. Lo anterior puede estar asociado, al menos en parte, a fenómenos climáticos periódicos como la Oscilación Decadal del Pacífico (PDO) o El Niño–Oscilación del Sur (ENSO). El viento también es un

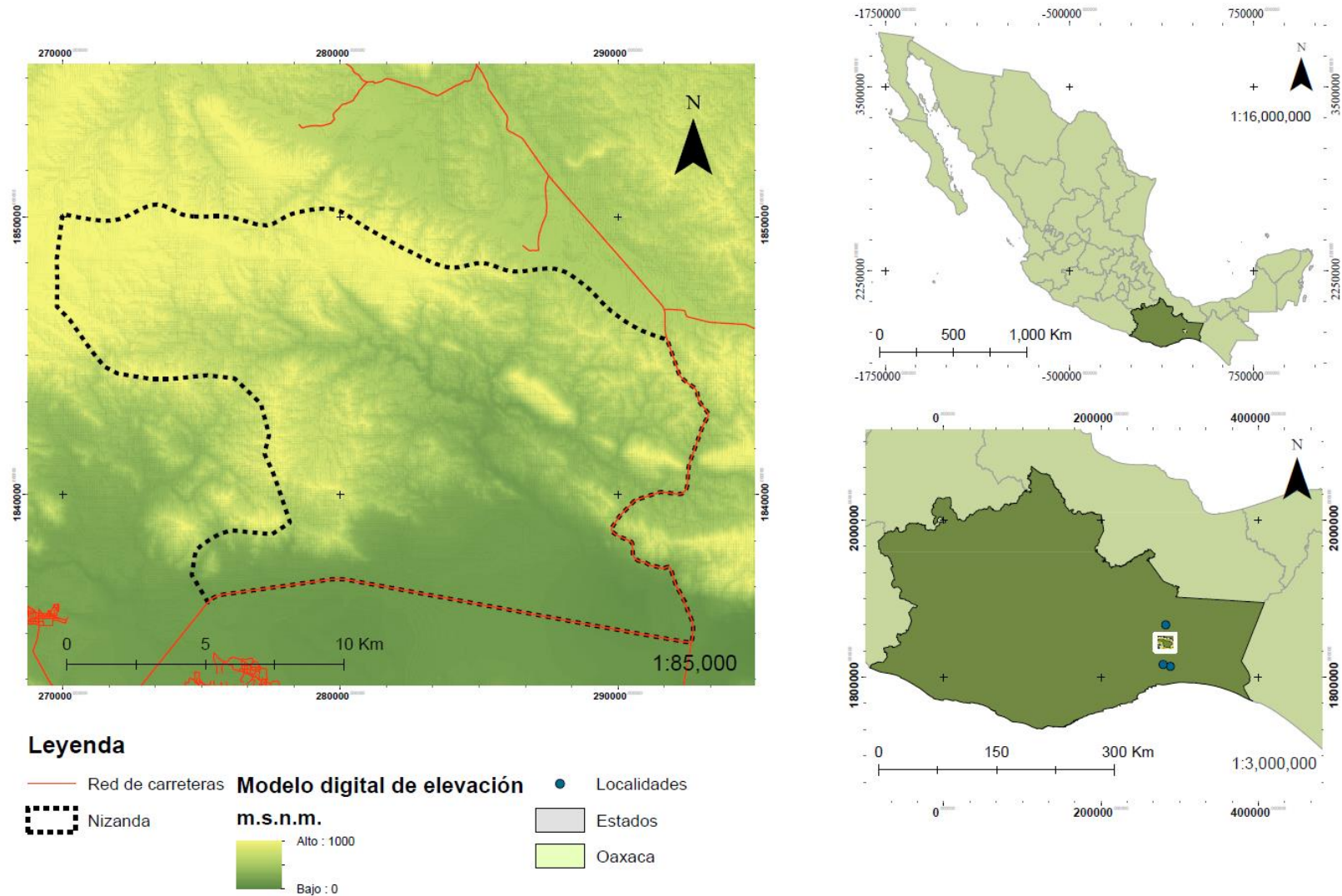


FIGURA 2.1. Ubicación de la localidad de Nizanda, Oaxaca, México (UTM: 15Q, 285531.00 m E, 1842921.00 m N; geográficas: 16° 39' 32.70" N, 95° 0' 39.31" O). El polígono punteado en negro delimita la microcuenca en la que se ubicaron todos los sitios de bosque maduro muestreados.

factor importante debido a que el Istmo de Tehuantepec es una región de altitud baja en comparación con las zonas montañosas aledañas, lo que permite que los vientos alisios procedentes del Golfo de México alcancen altas velocidades, especialmente de septiembre a mayo (Brennan *et al.*, 2010).

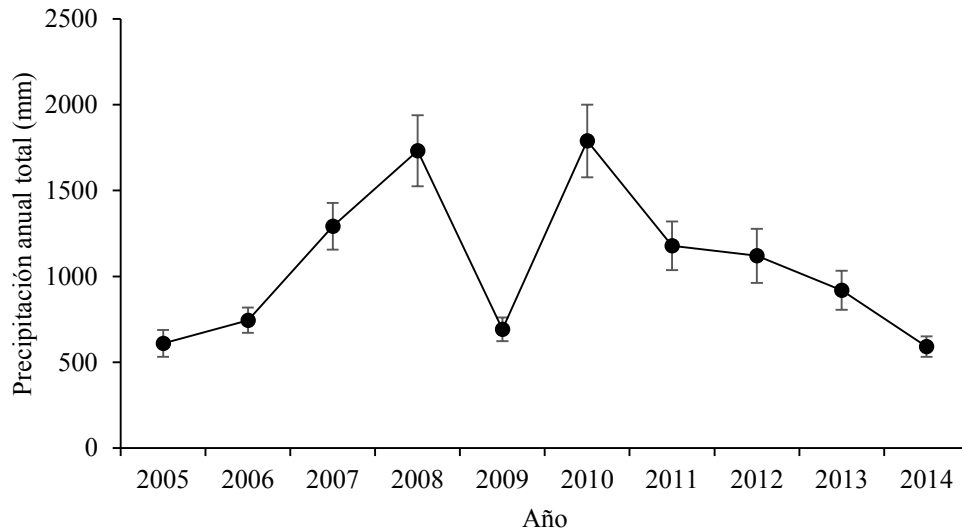


FIGURA 2.2. Precipitación anual total registrada entre 2005 y 2014 en la estación meteorológica 020039 de la Red de Estaciones Climatológicas de CONAGUA, ubicada en Ciudad Ixtepec, Oaxaca. Las barras de error representan la desviación estándar de la precipitación mensual.

En la región de Nizanda se ha reportado la presencia de siete tipos primarios de vegetación: bosque tropical caducifolio (BTC), sabana, bosque de galería, matorral xerófilo, matorral espinoso, bosque tropical subcaducifolio/subperennifolio y vegetación acuática. Los primeros dos tipos mencionados (BTC y sabana) son los únicos que se presentan en grandes extensiones de forma continua, mientras que el resto se encuentran restringidos a sitios más pequeños con condiciones ambientales más específicas (Pérez-García *et al.*, 2010).

El bosque tropical caducifolio es el tipo de vegetación que ocupa mayor extensión territorial en la región. El dosel de esta comunidad vegetal presenta una altura promedio de 7-8 m, con algunas excepciones de árboles que llegan a medir más de 15 m; además, tiene una cobertura de copas de aproximadamente 350 % y en su dosel no se reconocen estratos bien definidos (Pérez-García *et al.*, 2010). Más de 75 % de las especies arbóreas presentes son deciduas (Lebrija-Trejos *et al.*, 2011). La riqueza de especies es alta y no se aprecia una dominancia clara de alguna especie, aunque dependiendo de la heterogeneidad ambiental

pueden identificarse algunos grupos taxonómicos dominantes. El factor ambiental que más fuertemente influye en la composición y en la fisionomía de la comunidad es la roca madre del suelo sobre el que se establece (Pérez-García et al., 2010). En función de esta dicotomía geológica se distinguen dos subtipos de bosque tropical caducifolio: el que se establece sobre suelos relativamente más profundos derivados de la filita siliciclástica y el que lo hace sobre los suelos más someros y rocosos desarrollados a partir de caliza (Pérez-García *et al.*, 2001; Pérez-García *et al.*, 2010).

3 MÉTODO

3.1 Selección y diseño de los sitios permanentes

Para este estudio se establecieron 14 sitios permanentes de BTC primario en los alrededores de la localidad de Nizanda. Tomando en cuenta el importante efecto que la roca madre tiene sobre la fisonomía del BTC en la región (Pérez-García *et al.*, 2001), la mitad de los sitios fueron establecidos en lugares dominados por roca caliza y la otra mitad en lugares dominados por roca filita siliciclástica; esto permitiría evaluar el efecto de la roca madre sobre la dinámica de la comunidad vegetal. La distancia media entre los sitios fue de 2834 m (Cuadro 3.1).

CUADRO 3.1. Ubicación geográfica de los 14 sitios de bosque tropical caducifolio establecidos en Nizanda, Oaxaca, con las coordenadas del centro de cada parcela en sistema UTM (metros).

<i>Sustrato</i>	<i>Código</i>	<i>Nombre común</i>	<i>Coordenadas UTM</i>		
			<i>Zona</i>	<i>mE</i>	<i>mN</i>
Caliza	ML01	Horno	15Q	286 423	1 843 373
	ML02	Cañada	15Q	285 996	1 844 001
	ML03	Berna	15Q	287 215	1 842 761
	ML04	Escolar 1	15Q	287 413	1 842 675
	ML05	Escolar 2	15Q	287 493	1 842 557
	ML06	Birmaniano Leo	15Q	284 493	1 845 184
	ML07	Birmaniano Gaspar	15Q	284 378	1 844 979
Filita siliciclástica	MP01	Temo	15Q	287 395	1 842 162
	MP02	Isaías	15Q	285 647	1 841 108
	MP03	Leo Palmas	15Q	283 587	1 843 953
	MP04	Leo 1	15Q	282 859	1 844 265
	MP05	Leo 2	15Q	283 339	1 844 365
	MP06	Zapote 1	15Q	283 216	1 843 658
	MP07	Zapote 2	15Q	283 078	1 843 541

El establecimiento de las parcelas permanentes tuvo lugar en 2008 y a partir de ese año fueron censadas anualmente hasta 2014. El registro de datos siguió el procedimiento de muestreo empleado por G. Escamilla-Zerón (en preparación), el cual es semejante al usado por Lebrija-Trejos *et al.* (2008, 2010) y Romero-Pérez (2011, 2014) para el estudio del bosque sucesional de la misma localidad, pero con una superficie de muestreo ampliada. Las parcelas

permanentes, cuyas dimensiones son 50 × 50 m, fueron alquiladas a ejidatarios y comuneros de la región, y sus perímetros fueron cercados con alambre de púas para restringir el acceso a las personas y al ganado. Dentro de las parcelas permanentes se establecieron cinco transectos paralelos de 5 × 20 m (500 m² de vegetación por parcela), subdivididos a su vez en cuatro cuadros contiguos de 5 × 5 m; por lo tanto, cada parcela estuvo conformada por 20 cuadros en total. Los transectos estuvieron dispuestos de forma paralela a la pendiente general de la parcela y separados por pasillos de 2 m de ancho para caminar sin causar daño a la vegetación del sitio (especialmente al sotobosque; Figura 3.1).

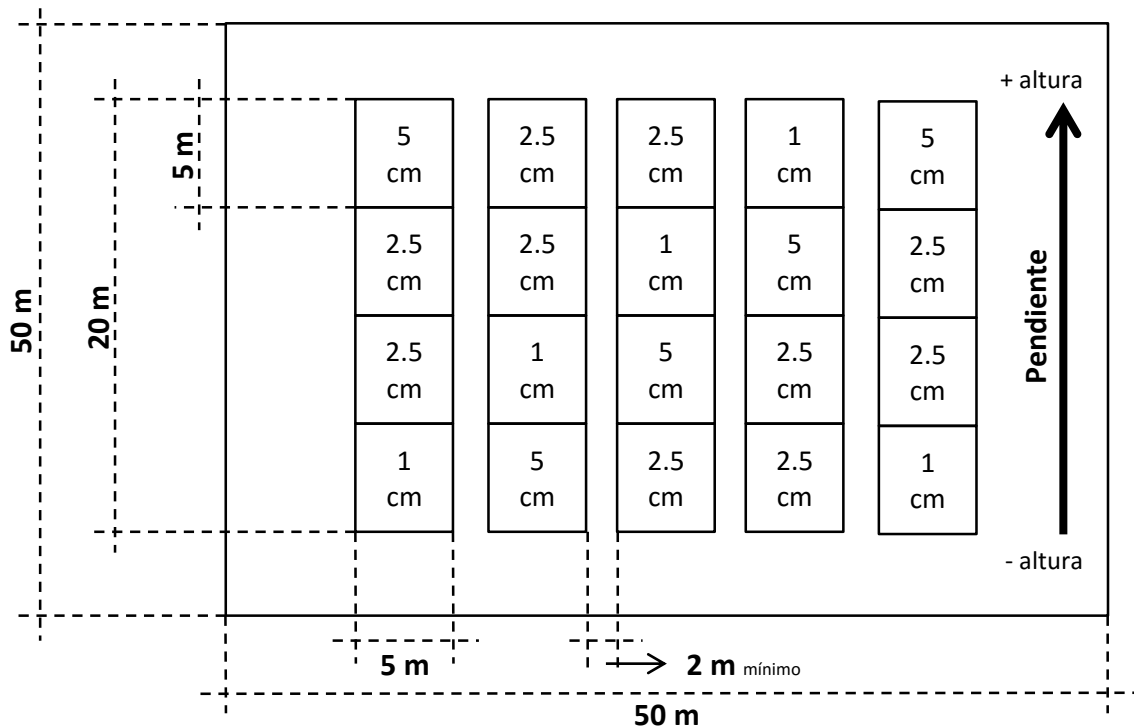


FIGURA 3.1. Estratificación del muestreo de las parcelas de bosque tropical caducifolio primario. Se muestra el criterio de inclusión diamétrico mínimo (CIDM) para cada cuadro, de modo que los cuadros con CIDM = 1 cm incluyen a las clase diamétricas A, B y C, los cuadros con CIDM = 2.5 cm incluyen a las clases A y B y los cuadros con CIDM = 5 cm incluyen únicamente a la clase A. Se ilustra también la pendiente general del sitio.

3.2 Muestreo de la vegetación

Para el muestreo, se estratificó a la vegetación en tres grupos de individuos dependiendo de su diámetro a la altura del pecho (DAP). Los individuos con diámetros más grandes se midieron en el área completa de la parcela (categoría A, 20 cuadros o 500 m² por sitio), los

medianos se midieron en tres cuartas partes del área de la parcela (categoría B, 15 cuadros, 375 m²), y los más chicos se midieron únicamente en una cuarta parte de la superficie de la parcela (categoría C, cinco cuadros, 125 m²; Cuadro 3.2).

CUADRO 3.2. Categorías de estratificación y sus características en el muestreo de bosque tropical caducifolio maduro.

<i>Categoría</i>	<i>Diámetro a la altura del pecho</i>	<i>Área de muestreo</i>	<i>Cuadros muestreados</i>	<i>Factor de extrapolación (1·ha⁻¹)</i>
A	≥ 5 cm	500 m ²	20	20
B	2.5 – 4.9 cm	375 m ²	15	26.67
C	1.0 – 2.4 cm	125 m ²	5	80

Dado que las unidades espaciales mínimas fueron los cuadros de 5 × 5 m, éstos fueron empleados como unidad de estratificación del muestreo, de modo que en cada cuadro sólo se muestrearon determinadas clases diamétricas. Las configuraciones usadas en los cuadros fueron “A”, “A, B” o “A, B, C”. Esto significa que cada cuadro poseía un *criterio de inclusión diamétrica mínimo* (CIDM) para los individuos que estuvieran dentro de él (es decir, 5 cm, 2.5 cm o 1 cm para dicha configuraciones). Los CIDM se asignaron a los cuadros en una parcela de forma aleatoria (Figura 3.1).

A todos los individuos que cumplieron con el CIDM de su cuadro se les marcó el perímetro del tronco con pintura en aerosol a 1.3 m de altura, se les colocó con alambre una etiqueta de metal con un número identificador y se les determinó taxonómicamente. En algunos individuos fue necesario colocar la marca arriba de 1.3 m para evitar la sobrestimación del DAP, ya que presentaban irregularidades que no reflejaban el diámetro real del tronco (*e.g.*, protuberancias, ramas o bifurcaciones del tronco; Chave *et al.*, 2005). Se registraron las coordenadas en un sistema cartesiano de la posición de cada individuo marcado para facilitar su ubicación, considerando el lado corto del transecto como el eje X y el lado largo como el eje Y.

La primera determinación taxonómica de los individuos marcados se hizo en 2008 y se verificó nuevamente en 2013. Se recolectaron especímenes de los individuos que no se pudieron identificar en campo y se compararon con los ejemplares del microherbario de la región de Nizanda resguardado en el laboratorio de Ecología y Diversidad Vegetal de la Facultad de

Ciencias de la Universidad Nacional Autónoma de México, o se enviaron para su revisión por parte de especialistas cuyos nombres aparecen en Pérez-García *et al.* (2010). Los ejemplares que no fue posible identificar en campo o en el herbario debido a falta de órganos necesarios para ello (hojas, flores y/o frutos) fueron asignados a la categoría ‘Otras especies’.

El registro de datos se hizo desde el momento en que se establecieron las parcelas y se repitió en los censos subsecuentes. A cada individuo se le midió la altura, la cobertura de la copa y el DAP de todos los tallos que alcanzaban el CIDM en su respectivo cuadro. La altura se midió empleando un estadal telescópico, la cobertura se estimó midiendo con flexómetro el eje horizontal más largo que proyectaba la copa de un árbol y luego el eje horizontal perpendicular a éste, mientras que el DAP se midió empleando cintas diamétricas colocadas en el centro de la marca perimétrica pintada en cada individuo. En el caso de los tallos con diámetros más pequeños, se utilizó un vernier con el fin de asegurar la precisión necesaria en la decisión de incluir o no a un individuo en la muestra.

3.3 Registro y procesamiento de datos

Todos los datos recabados durante el estudio fueron vertidos en bases de datos en Microsoft Excel. Se asignó un identificador digital único (IDU) a cada individuo censado durante el periodo de estudio, y se disgregó la información en dos tablas principales: una base de datos maestra, en donde está asociada la información de los parámetros evaluados a cada individuo en cada censo, con un IDU y un año de censo, y una base de datos en donde se relaciona cada IDU con la identidad taxonómica del individuo al que pertenece, su estatus actual (vivo, muerto, excluido, etc.), su etiqueta en campo, su ubicación física (sustrato, parcela, transecto y coordenadas dentro del transecto) y la información de posibles cambios en el registro a lo largo del periodo de estudio. De este modo fue posible hacer un seguimiento automatizado de cada individuo en el estudio. También se revisaron y corrigieron los valores anómalos previos a 2012, tomados por G. Escamilla Zerón. La base de datos tiene el nombre de ‘Base de datos BTC maduro’ y se encuentra resguardada en el Laboratorio de Ecología y Diversidad Vegetal, Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México.

Como parte del proceso de curación permanente de la base de datos, la información taxonómica ha sido verificada repetidamente por medio del cotejo de los nombres de las especies

con la base de información taxonómica disponible en línea del *Missouri Botanical Garden* (www.tropicos.org), con el fin de mantener los nombres actualizados según las acepciones más recientes.

3.4 Análisis de datos

A partir de los datos recopilados, se calculó el valor de los diferentes atributos estructurales (y de diversidad, en el caso de las comunidades) aplicables a cada nivel de organización involucrado en el estudio: por sitio, por sustrato, y por especie (considerando únicamente el nivel de sustrato para los análisis poblacionales). A partir del cálculo de las variables estructurales, se calcularon nuevas variables relacionadas con la dinámica de los atributos, y posteriormente se realizaron análisis estadísticos que permitieron explorar posibles patrones que ofrecieran respuestas a las preguntas de investigación. A continuación se presenta la forma en que se llevó a cabo el cálculo de las diferentes variables de estructura, diversidad y dinámica para el bosque tropical caducifolio primario de Nizanda.

3.4.1 Atributos estructurales

Las variables de la estructura son todas aquellas referentes al arreglo tridimensional de la vegetación (Pickett y Cadenasso, 2006). Como se mencionó, los niveles de organización en los que se calcularon las variables de estructura fueron el poblacional y el comunitario, teniendo este último dos subniveles: por sitio y por sustrato.

Las variables calculadas a nivel individual fueron el área basal, la biomasa aérea estimada y la cobertura (Cuadro 3.3). Tanto el área basal como la cobertura fueron estimadas según las fórmulas de Matteucci y Colma (1982), mientras que la biomasa aérea estimada (referida de aquí en adelante simplemente como biomasa) se calculó mediante la fórmula alométrica propuesta por Chave *et al.* (2014). Para la estimación de la biomasa se utilizaron datos de densidad de la madera obtenidos por van den Elzen (2010) para las especies más importantes en las comunidades secundarias de la región. Para las especies cuya densidad de madera no era conocida, se obtuvo utilizando el protocolo empleado por Poorter *et al.* (en prensa), que hace uso de la base de datos *Global Wood Density Database* (Chave *et al.*, 2009; Zanne *et al.*, 2009) almacenada en el repositorio digital *Dryad* (www.datadryad.org).

CUADRO 3.3. Cálculo de las variables de la estructura por individuo.

<i>Atributo</i>	<i>Fórmula</i>	
Área basal	$AB = \sum_{i=1}^n \pi \left(\frac{DAP}{2} \right)^2$	<i>AB</i> = área basal por individuo (m ²); <i>DAP</i> = diámetro a la altura del pecho (m ²); <i>n</i> = número de tallos del individuo que alcanzan el CIDM (sin unidad).
Biomasa aérea estimada	$\text{biomasa} = 0.0673(\rho_i \cdot DAP_i^2 \cdot H_i)^{0.976}$	<i>biomasa</i> = biomasa aérea estimada por tallo (Mg); <i>ρ_i</i> = Densidad relativa de la madera de la especie del <i>i</i> -ésimo tallo (g·cm ³); <i>DAP_i</i> ² = diámetro del <i>i</i> -ésimo tallo (cm ²); <i>H_i</i> = altura del <i>i</i> -ésimo tallo (m).
Cobertura de la copa	$\text{cobertura} = \pi \left(\frac{CD1}{2} \right) \left(\frac{CD2}{2} \right)$	<i>cobertura</i> = cobertura por individuo (m ²); <i>CD1</i> y <i>CD2</i> = Diámetros mayor y perpendicular de la cobertura de la copa de un individuo (m).

Las variables calculadas a nivel de sitio fueron la densidad de individuos y la altura promedio de los árboles del dosel superior del bosque (de aquí en adelante referida como altura media del dosel), aunado a las estimadas previamente a nivel individual pero escaladas a nivel de la comunidad. Debido al diseño anidado en el muestreo de la vegetación, cada una de las categorías diamétricas de los individuos contribuyó de forma diferencial a los atributos estructurales. Por ejemplo, la densidad se calculó multiplicando el número de individuos registrados en cada categoría por su factor de extrapolación a una hectárea (calculado como el área de muestreo real de cada clase diamétrica [500, 375 o 125 m²] entre el número de metros en una hectárea [10,000 m²], y abreviado como FE de aquí en adelante; Cuadro 3.2); del mismo modo, el área basal, la biomasa y la cobertura del sitio se estimaron sumando el valor todos los

individuos por categoría diamétrica y luego multiplicando dicha suma por su respectivo FE (Cuadro 3.4). El cálculo de la altura media del dosel por parcela siguió un procedimiento diferente, pues se calculó agrupando los dos cuadros superiores y los dos cuadros inferiores en cada transecto (diez unidades espaciales por parcela), y extrayendo la altura del individuo más alto en cada una de estas unidades espaciales. La altura media del dosel consistió en el promedio simple de la altura de estos diez árboles.

CUADRO 3.4. Cálculo de las variables de la estructura por sitio. Multiplicando por el correspondiente FE, se obtiene un valor por parcela expresado en términos de una hectárea, que permite comparar los resultados obtenidos en cada sitio con valores obtenidos en la mayoría de los estudios de estructura de la vegetación.

<i>Atributo</i>	<i>Fórmula</i>	
Densidad	$densidad = \sum_{i=1}^k [n_k \cdot FE]$	<p><i>densidad</i> = densidad de individuos por metro cuadrado ($\text{ind} \cdot \text{ha}^{-1}$);</p> <p>$k$ = número de categorías diamétricas (sin unidad);</p> <p>n_k = número de individuos en la k-ésima categoría (ind);</p> <p>FE = factor de extrapolación ($1 \cdot \text{ha}^{-1}$).</p>
Área basal, biomasa y cobertura	$atributo = \sum_{i=1}^k [\sum atributo_k \cdot FE]$	<p><i>atributo</i> = área basal, biomasa o cobertura (m^2 o Mg);</p> <p>k = número de categorías diamétricas (sin unidad);</p> <p>$\sum atributo_k$ = sumatoria de los valores individuales para la k-ésima categoría (m^2 o Mg);</p> <p>FE = factor de extrapolación ($1 \cdot \text{ha}^{-1}$).</p>

El cálculo de las variables estructurales por sustrato consistió únicamente en el promedio de los valores obtenidos en todos los sitios correspondientes a cada uno de los sustratos, los cuales estuvieron expresados en términos de una hectárea como los valores obtenidos para los sitios. El cálculo de las variables estructurales por especie se hizo realizando una suma que considerara la identidad taxonómica y la categoría diamétrica de cada individuo. Dado que la

abundancia de la mayoría de las especies en cada uno de los sitios fue muy baja (debido a la distribución agregada de los individuos conespecíficos), los cálculos del nivel poblacional se realizaron considerando todas las parcelas de un mismo sustrato y obteniendo un valor promedio por especie. Esto se puede expresar mediante la fórmula

$$atributo_s = \frac{\sum_p [\sum_k (\sum atributo_{sk} \cdot FE)]}{no. de parcelas por sustrato}$$

donde $atributo_s$ representa el valor del atributo estructural analizado para la s -ésima especie; p representa el sitio; k representa la categoría diamétrica; $\sum atributo_{sk}$ representa la suma de los valores individuales de los individuos pertenecientes a la especie s y a la categoría diamétrica k ; FE representa el factor de extrapolación para expresar la variable en términos de 1 ha y $no. de parcelas por sustrato$ representa el número de parcelas que hay en cada uno de los sustratos, que es siete en ambos casos.

Así mismo, se calculó el valor de importancia relativa (VIR) por especie en ambos sustratos. El VIR se estimó según la fórmula propuesta por Matteucci y Colma (1982) que consiste en sumar la contribución relativizada de área basal, densidad y frecuencia de cada especie. La relativización de cada variable se realizó calculando la contribución porcentual de cada especie a dicho atributo, por lo que la suma de las aportaciones de todas las especies en la comunidad para cierto atributo es 100 %, y por lo tanto la suma del VIR de las especies en la comunidad suma 300 %.

3.4.2 Atributos de diversidad

La diversidad de la comunidad se evaluó a través de tres indicadores: la riqueza, la composición y el índice de Shannon. La riqueza es el número de especies presentes en cierta unidad espacial (sitio o sustrato) y la composición es el listado de especies presentes en tal unidad. El índice de Shannon representa una medida de equitatividad en la distribución de la abundancia de las especies en una comunidad, y fue calculado con la fórmula

$$H' = \sum_{i=1}^s p_i \cdot \ln p_i,$$

donde H' representa el valor del índice de Shannon; s representa el número de especies; y p_i representa la abundancia relativa de la i -ésima especie (Spellerberg y Fedor, 2003).

Debido al diseño estratificado del muestreo, estos tres atributos se estimaron con base en la combinación simple de la información disponible para los todos los estratos diamétricos (*i.e.*, el total de especies en cada estrato diamétrico), dado que el propósito de dichas medidas era simplemente realizar comparaciones de la diversidad entre periodos y entre sustratos con el mismo diseño experimental.

3.4.3 Estimación de atributos dinámicos

Para evaluar la dinámica de los atributos de la estructura y de la diversidad, se calculó la tasa de cambio anual para los niveles poblacional y comunitario (por sitio y por sustrato). Además, se incluyeron las tasas de reclutamiento y de mortalidad de los individuos censados por categoría diamétrica para ambos sustratos.

La tasa de cambio para todas las variables de estructura y de diversidad se calculó utilizando la fórmula

$$tc_{atributo} = \left(\frac{atributo_t}{atributo_0} - 1 \right)^{\frac{1}{t}},$$

donde $tc_{atributo}$ representa la tasa de cambio anual de una variable para un periodo por sitio; $atributo_t$ representa el valor de la variable analizada al tiempo t ; y t representa el tiempo transcurrido entre dos mediciones (en el caso de este estudio, un año; derivada de Sheil y Phillips [1995] y Sheil y May [1996]).

La tasa de reclutamiento se calculó utilizando la fórmula

$$R = \left(\frac{N_0 + r}{N_0} \right)^{\frac{1}{t}} - 1,$$

mientras que la tasa de mortalidad se calculó utilizando la fórmula

$$M = 1 - \left(\frac{N_0 - m}{N_0} \right)^{\frac{1}{t}},$$

donde R representa la tasa de reclutamiento anual; M representa la tasa de mortalidad anual; N_0 representa el número de individuos en la parcela al inicio del periodo; r representa el número de individuos reclutados en la categoría k durante el periodo; m representa el número de individuos muertos en la categoría k durante el periodo; y t representa el tiempo transcurrido entre dos mediciones (en el caso de este estudio, un año; Sheil y Phillips, 1995; Sheil y May, 1996).

3.4.4 Análisis estadísticos

Se calculó el intervalo de confianza del 95 % de los valores promedio de los atributos de estructura, diversidad y dinámica por año utilizando el método *bootstrap*, realizando 10000 iteraciones (Anexo A; R Core Team, 2015).

Para determinar si la comunidad de bosque tropical caducifolio establecida sobre caliza difería de la establecida sobre filita en los atributos de estructura física y diversidad, y además para averiguar si la posible existencia de dichas diferencias dependía del año del análisis, se llevaron a cabo análisis de varianza de medidas repetidas (rANOVA). Para estos análisis se consideró como variable de respuesta la variable estructural de interés (área basal, cobertura, densidad, etc.), como factores predictores se consideraron al año de censo y al sustrato, y al sitio se le consideró como un factor inductor de error en el modelo. Estos modelos se llevaron a cabo usando la función *aov* del paquete estadístico básico de R (R Core Team, 2015).

Para evaluar el grado de correlación en los cambios de las distintas variables, se construyeron dos matrices de correlación para las tasas de cambio de las variables de estructura física y de diversidad del BTC sobre ambos sustratos. El coeficiente de correlación de cada combinación de atributos se determinó utilizando la función *cov*, del paquete estadístico básico de R. Así mismo, se evaluó si cada correlación era estadísticamente distinta de cero utilizando la función *cor.test* y un nivel de confianza de 95 %. Todos los análisis estadísticos fueron llevados a cabo en el lenguaje de programación estadística R (R Core Team, 2015).

4 RESULTADOS

4.1 Descripción general de la estructura y la diversidad de la comunidad

El bosque tropical caducifolio mostró diferencias estructurales como respuesta a la heterogeneidad geológica del sustrato (Cuadro 4.1). En casi todos los atributos analizados, el bosque sobre caliza mostró valores promedio más altos que el bosque sobre filita, excepto en la cobertura y la altura media del dosel. La variación asociada a los atributos que conforman la estructura física de la comunidad fue muy alta, por ello el rANOVA realizado con los datos de los atributos, por parcela y por año, no detectó diferencias significativas en ningún atributo del BTC en ambos sustratos. Sin embargo, las dos variables referentes a la diversidad (riqueza e índice de Shannon) sí mostraron diferencias significativas entre sí, con valores de probabilidad menores a 0.01 (Cuadro 4.2), además de importantes diferencias en la composición florística (Anexo B).

CUADRO 4.1. Resumen de la estructura física y la diversidad del bosque tropical caducifolio maduro sobre caliza y sobre filita en Nizanda, Oaxaca.

Atributo	Media	Caliza		Filita	
		Media	CV	Media	CV
Densidad (ind·ha ⁻¹)	3 709	4 041	11.0 %	3 403	27.0 %
Biomasa (kg·ha ⁻¹)	121 437	131 494	28.4 %	111 379	15.3 %
Área basal (m ² ·ha ⁻¹)	35.15	38.84	21.9 %	31.47	20.3 %
Cobertura (%)	339	329	11.6 %	349	20.1 %
Altura media del dosel (m)	8.16	7.95	8.3 %	8.37	7.5 %
Caulescencia (tallos·ind ⁻¹)	1.64	1.66	10.8 %	1.62	21.5 %
Riqueza (especies·sitio ⁻¹)	33.9	38.1	15.7 %	29.8	10.7 %
Índice de Shannon	3.02	3.22	7.5 %	2.82	6.7 %

Aunque ningún atributo de la estructura física de los dos sustratos difirió significativamente, la variabilidad asociada a cada uno de ellos mostró tendencias diferentes en un sustrato y en otro. Uno de los casos más evidentes fue el de la densidad, cuyo coeficiente de variación fue 27 % en el bosque sobre filita y de 11 % en el bosque sobre caliza, derivado del hecho de que sobre la filita se registraron tanto los valores máximos como los mínimos de la

CUADRO 4.2. Resultados de los análisis de varianza de medidas repetidas (rANOVA) para las variables de la estructura y la diversidad del BTC sobre ambos sustratos. Un asterisco denota los valores de *P* significativos con un nivel de confianza de 95 %.

<i>Fuente de variación</i>	<i>g.l.</i>	<i>S.C.</i>	<i>C.M.</i>	<i>F</i>	<i>P</i>
Densidad					
Error: sitio					
Sustrato	1	9167352	9167352	2.728	0.124
Residuos	12	40319897	3359991		
Error: sitio:año					
Año	6	10098612	1683102	26.157	*2.78×10 ⁻¹⁶
Sustrato:Año	6	282880	47147	0.733	0.625
Residuos	72	4632924	64346		
Área basal					
Error: sitio					
Sustrato	1	1330	1329.8	3.488	0.0864
Residuos	12	4574	381.2		
Error: sitio:año					
Año	6	221.93	36.99	12.387	*1.5×10 ⁻⁹
Sustrato:Año	6	5.93	0.99	0.331	0.919
Residuos	72	214.99	2.99		
Biomasa					
Error: sitio					
Sustrato	1	9.913×10 ⁹	9.913×10 ⁹	1.748	0.211
Residuos	12	6.805 ×10 ¹⁰	5.671×10 ⁹		
Error: sitio:año					
Año	6	6.707×10 ⁹	1.118×10 ⁹	15.976	*1.39×10 ⁻¹¹
Sustrato:Año	6	3.437×10 ⁸	5.728×10 ⁷	0.819	0.559
Residuos	72	5.038×10 ⁹	6.997×10 ⁷		
Cobertura					
Error: sitio					
Sustrato	1	1.006×10 ⁸	100556722	0.857	0.373
Residuos	12	1.409×10 ⁹	117378619		
Error: sitio:año					
Año	6	2.262×10 ⁹	376929241	20.676	*6.33×10 ⁻¹⁴
Sustrato:Año	6	8.194×10 ⁷	13657015	0.749	0.612
Residuos	72	1.313×10 ⁹	18230614		

CUADRO 4.2. Continuación.

<i>Fuente de variación</i>	<i>g.l.</i>	<i>S.C.</i>	<i>C.M.</i>	<i>F</i>	<i>P</i>
Altura del dosel					
Error: sitio					
Sustrato	1	4.326	4.326	1.751	0.21
Residuos	12	29.646	2.471		
Error: sitio:año					
Año	6	4.515	0.7525	9.341	*1.44×10 ⁻⁷
Sustrato:Año	6	0.607	0.1012	1.257	0.288
Residuos	72	5.800	0.0806		
Caulescencia					
Error: sitio					
Sustrato	1	0.028	0.0278	0.056	0.818
Residuos	12	5.994	0.4995		
Error: sitio:año					
Año	6	0.1631	0.02718	1.622	0.153
Sustrato:Año	6	0.1571	0.02619	1.563	0.170
Residuos	72	1.2063	0.01675		
Riqueza					
Error: sitio					
Sustrato	1	1690	1690.3	10.74	*0.00662
Residuos	12	1889	157.4		
Error: sitio:año					
Año	6	189.00	31.500	40.648	*< 2×10 ⁻¹⁶
Sustrato:Año	6	4.35	0.724	0.935	0.476
Residuos	72	55.80	0.775		
Índice de Shannon					
Error: sitio					
Sustrato	1	4.053	4.053	12.34	*0.00428
Residuos	12	3.942	0.328		
Error: sitio:año					
Año	6	0.04196	0.006994	4.869	*0.000316
Sustrato:Año	6	0.01834	0.003056	2.128	*0.060350
Residuos	72	0.10341	0.001436		

densidad durante todo el estudio. Otros casos relevantes de variabilidad fueron el de la biomasa (CV de 28.4 % en caliza vs. 15.3 % en filita), y el de la cobertura (CV de 11.6 % en caliza vs. 20.1 % en filita; Cuadro 4.1).

4.2 Dinámica a nivel comunitario

4.2.1 Estructura física

La densidad de individuos del dosel del BTC sobre ambos sustratos aumentó de forma considerable durante el periodo de estudio (2008-2014), pasando de una media de 3751 a 4429 ind. ha⁻¹ en la caliza y de 3252 a 3761 ind. ha⁻¹ en la filita, con un incremento abrupto en el periodo 2011-2012 en ambas comunidades (19.22 % y 18.59 % en promedio, respectivamente; Figura 4.1A). El comportamiento de esta variable a lo largo del periodo fue muy similar en los dos sustratos, ya que mostró incrementos y decrementos sincrónicos de casi todos los periodos anuales salvo en el último, cuando la densidad del bosque sobre caliza disminuyó y la del bosque sobre filita no (Figura 4.2A). Los pulsos mostrados en 2011-2012 se registraron en ambos sustratos en la categoría de los individuos con los diámetros más pequeños, la categoría C (1 a 2.5 cm de DAP; Figura 4.3A, B).

La distribución de la densidad por clases diamétricas difirió mucho entre sustratos. Al inicio del periodo de estudio, la categoría C tuvo un aporte mayor que la B a la densidad total de la comunidad en el bosque sobre caliza, mientras que en el bosque sobre filita se presentó el patrón inverso (Figura 4.3A, B). Sin embargo, hacia el final del estudio el aporte relativo de la categoría C creció debido a las tasas altas de reclutamiento registradas para esta categoría a partir de 2010-2011 en ambos sustratos (Figura 4.4A, B), de modo que el orden de las categorías diamétricas tanto en caliza como en filita se volvió similar, a pesar de que su contribución relativa continuó siendo distinta. Los comportamientos dinámicos del reclutamiento y de la mortalidad fueron poco sincrónicos, mostrando altas y bajas en periodos distintos del estudio. Esto fue particularmente notable en el periodo 2011-2012, en el cual el reclutamiento en ambos sustratos mostró su valor máximo para todas las categorías diamétricas (Figura 4.4A, B) y estuvo acompañado de bajas tasas de mortalidad (Figura 4.4C, D), lo cual redundó en un incremento global de la densidad comunitaria en el año 2012 (Figuras 4.1A; 4.2A; 4.4E, F).

Desde la perspectiva dinámica, las diferencias existentes en la densidad desde el inicio del estudio entre el bosque sobre caliza y el bosque sobre filita se mantuvieron hasta el final del mismo, es decir, el comportamiento dinámico del bosque sobre ambos sustratos fue similar. Sin embargo, es notable que la desviación estándar de los sitios de filita tendió a crecer durante el

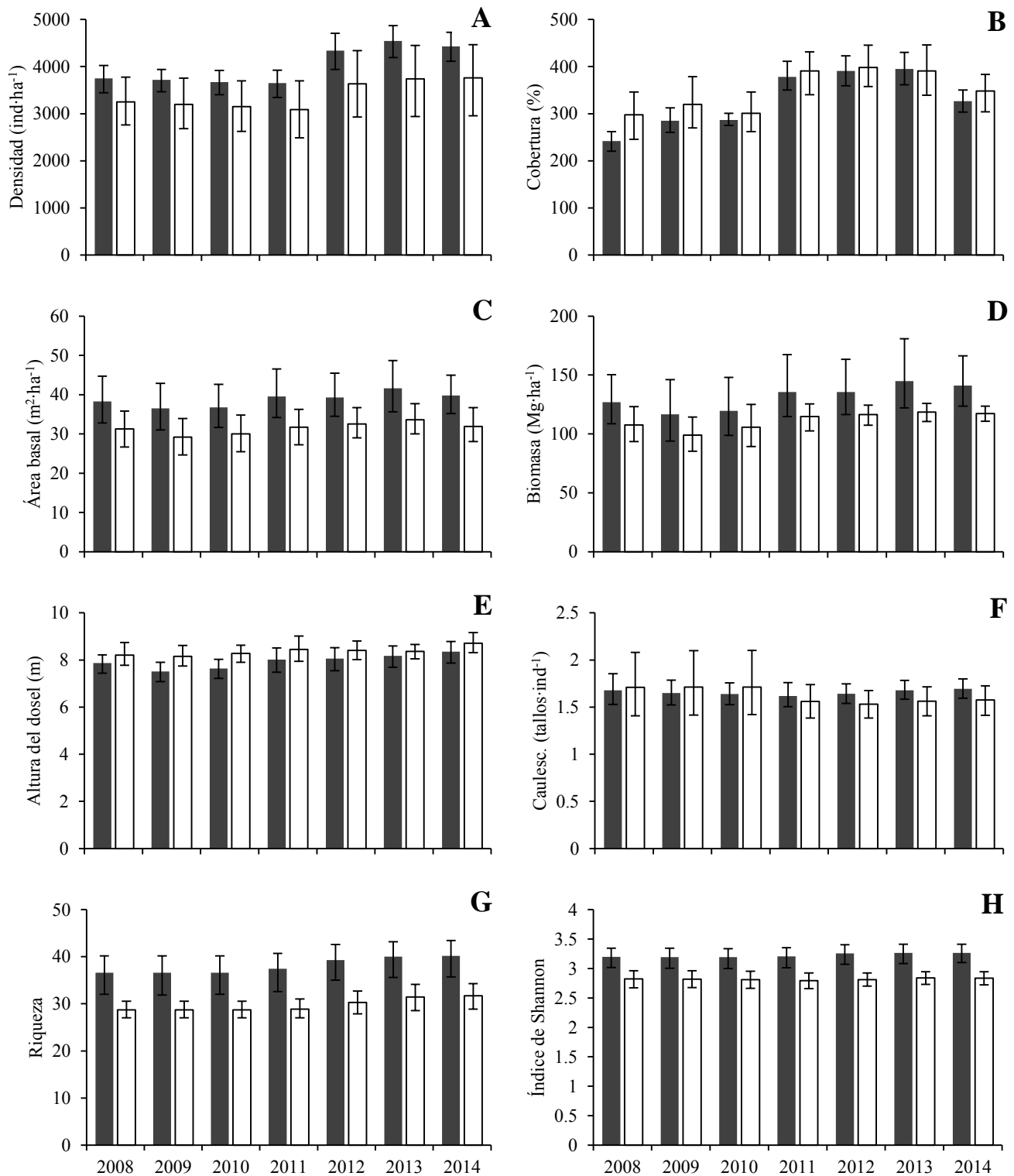


FIGURA 4.1. Dinámica del valor medio de los atributos de la estructura del BTC sobre caliza (barras grises) y sobre filita siliciclástica (barras blancas) para (A) densidad, (B) cobertura, (C) área basal, (D) biomasa, (E) altura del dosel, (F) caulescencia, (G) riqueza de especies e (H) índice de Shannon. Las barras de error representan el intervalo de confianza del 95 %.

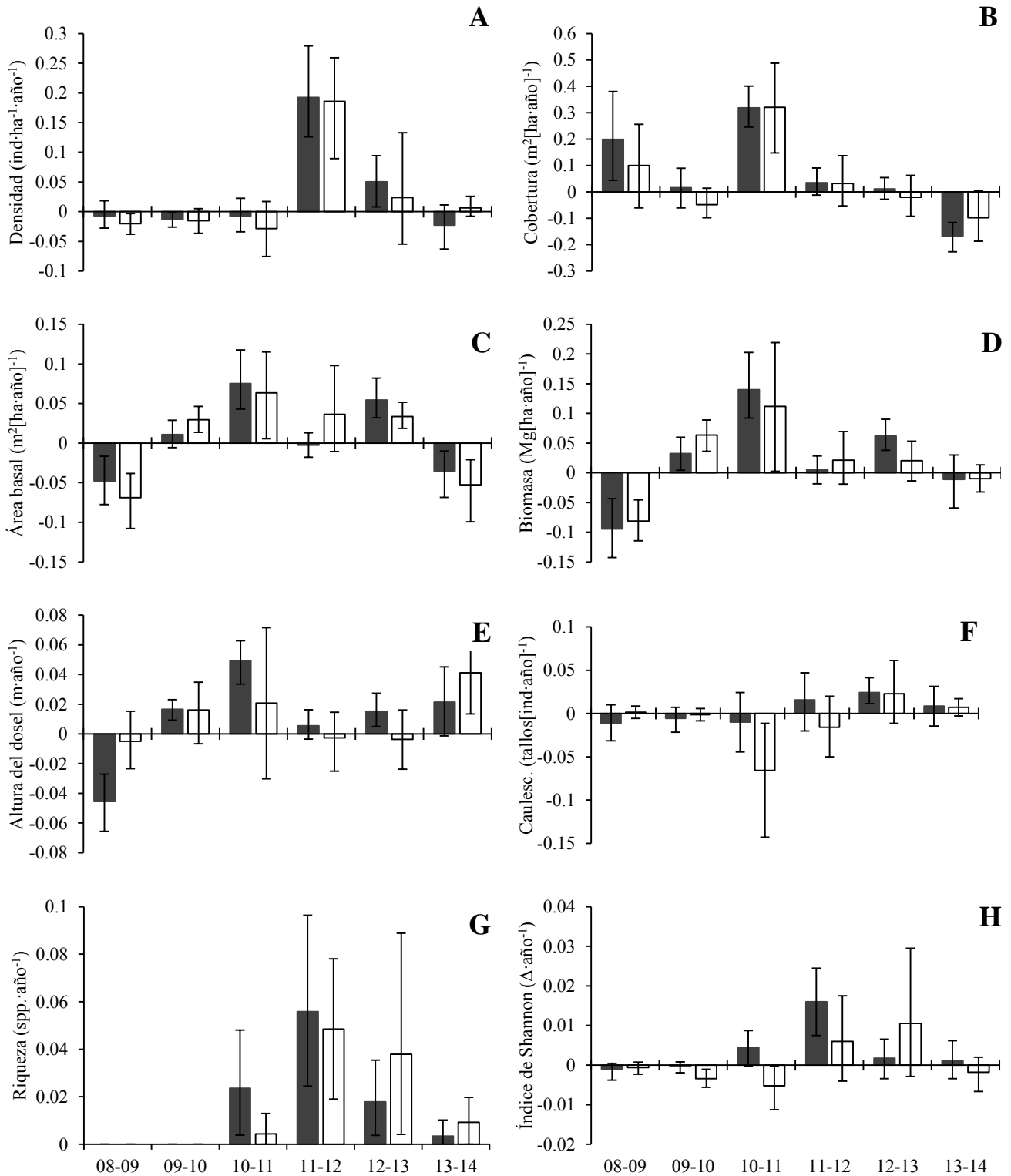


FIGURA 4.2. Tasas de cambio de los atributos estructurales del BTC sobre caliza (gris oscuro) y sobre filita silicicástica (gris claro) para (A) densidad, (B) cobertura, (C) área basal, (D) biomasa, (E) altura del dosel, (F) caulescencia, (G) riqueza de especies e (H) índice de Shannon. Las barras de error representan el intervalo de confianza del 95 %. Nótese que la escala del eje vertical de cada panel es diferente.

estudio, mientras que la correspondiente a los sitios de caliza se mantuvo virtualmente sin cambios de inicio a fin (Figura 4.1A).

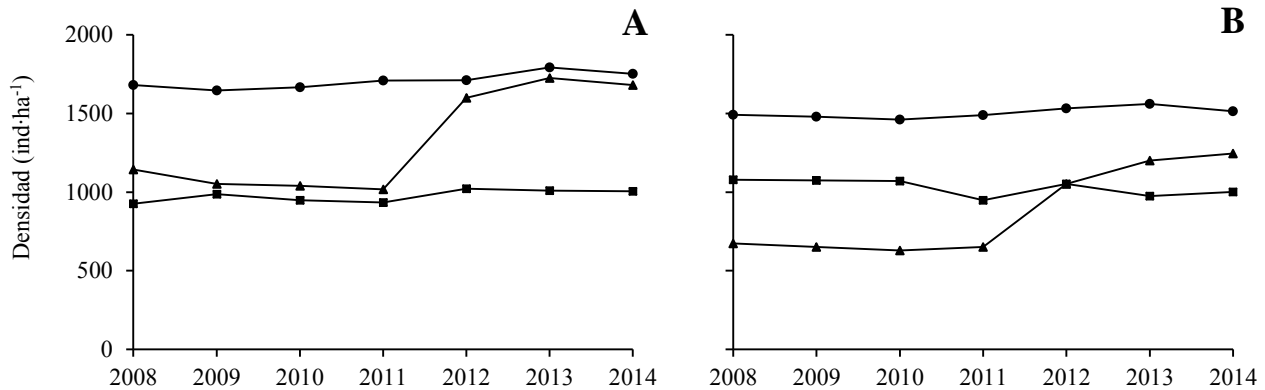


FIGURA 4.3. Dinámica de la densidad extrapolada a una hectárea por estratos diamétricos de los individuos del bosque tropical caducifolio sobre caliza (A) y sobre filita (B). La simbología es la siguiente: ● clase diamétrica A ($DAP \geq 5$ cm), ■ clase diamétrica B ($2.5 \text{ cm} \leq DAP < 5$ cm), ▲ clase diamétrica C ($1 \text{ cm} \leq DAP < 2.5$ cm).

De manera similar a la densidad, el área basal y la biomasa mostraron una variación relativamente alta entre sitios dentro de cada sustrato si se compara con la variación en cada uno de los sustratos. De nuevo, el rANOVA no arrojó diferencias significativas entre sustratos para ninguno de estos dos atributos (Cuadro 4.2), a pesar de lo cual, las medias del área basal y la biomasa del bosque sobre caliza fueron constantemente superiores a los valores reportados en el bosque sobre filita en todos los periodos. En contraste con los resultados de densidad, la variación fue mayor en las parcelas sobre caliza que en las parcelas sobre filita, principalmente en el caso de la biomasa, para la que todas las parcelas de filita mostraron una convergencia hacia el final del estudio, lo que se tradujo en una reducción notable de su IC 95 % (Figura 4.1 D y Anexo C, Figura 1F). Aparentemente, la gran variación en los sitios de caliza se debió a que en la parcela NizML01, la cual tuvo el valor extremo superior de esta variable (Anexo C, Figura 1E), estaban presentes individuos de *Havardia campylacantha* de tallas muy grandes, los cuales fueron en gran medida responsables de los valores altos de área basal. Este hecho, aunado a la alta densidad de madera de estas leguminosas, resultó en valores extremadamente altos de biomasa en dicha parcela.

El comportamiento dinámico del área basal y de la biomasa fue casi idéntico en virtud de que el área basal es el componente con mayor peso en la estimación de la biomasa. A pesar

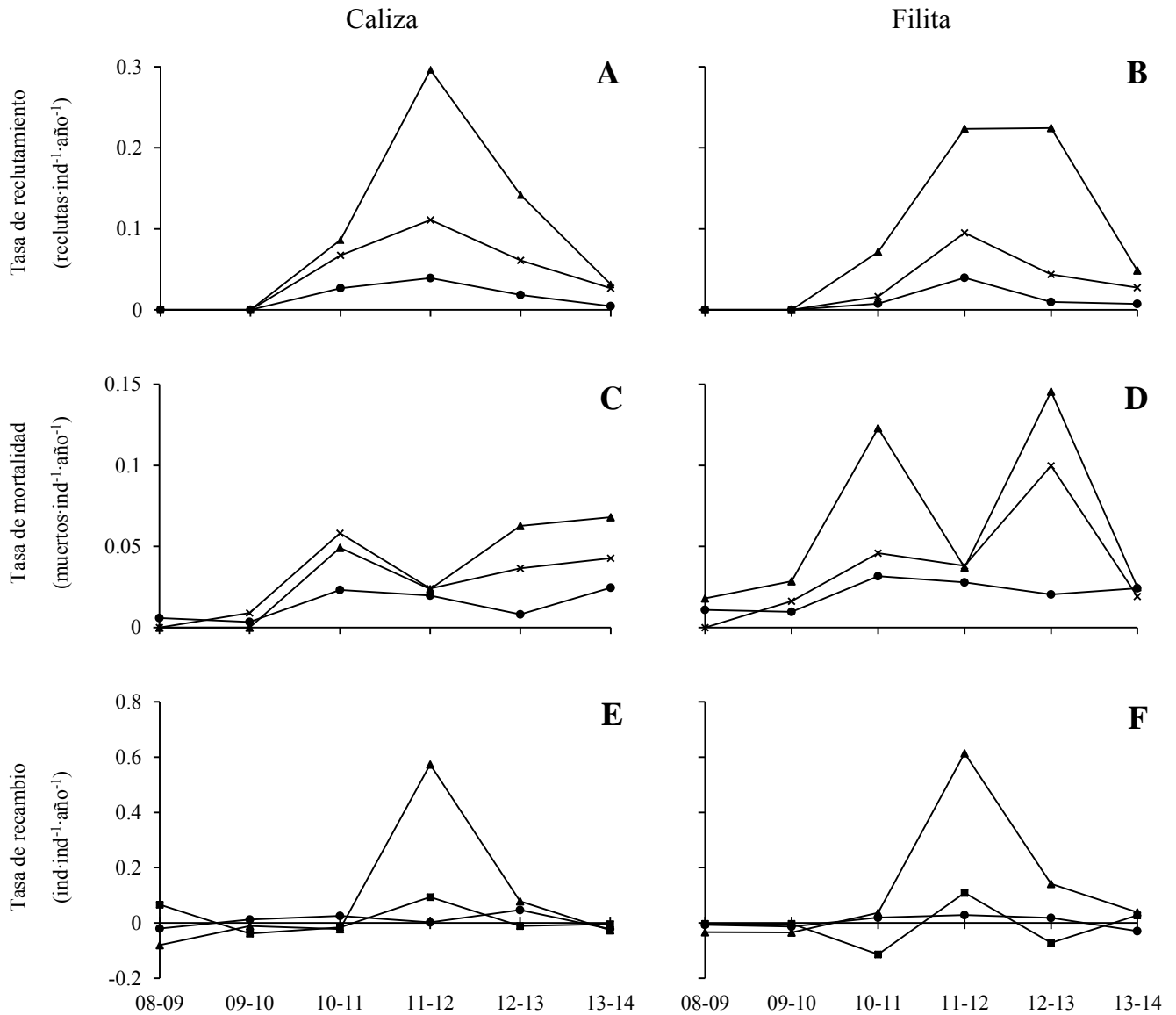


FIGURA 4.4. Reclutamiento, mortalidad y recambio de individuos por estratos diamétricos. Los paneles superiores muestran la tasa de reclutamiento (reclutas·ind⁻¹·año⁻¹; A y B), los intermedios muestran la tasa de mortalidad (muertos·ind⁻¹·año⁻¹, C y D), y los inferiores muestran la tasa de cambio de la densidad (ind·ind⁻¹·año⁻¹, E y F). Los paneles a la izquierda representan la dinámica en los sitios establecidos sobre caliza (A, C y E), mientras que los paneles a la derecha representan la dinámica de los sitios establecidos sobre filita (B, D y F). La simbología es la siguiente: ● clase diamétrica A, × clase diamétrica B, ▲ clase diamétrica C.

de ello, el primer y el último periodo anual del estudio mostraron diferencias en su tendencia dinámica en ambos atributos. En 2008-2009, el crecimiento promedio en área basal fue menor en filita que en caliza, mientras que la biomasa mostró una tendencia inversa. En el periodo 2013-2014, el crecimiento promedio neto en área basal fue negativo en ambos sustratos,

mientras que en el caso de la biomasa el crecimiento no fue significativamente diferente de cero en ambos bosques, de acuerdo con el intervalo de confianza (Figura 4.2C, D).

La cobertura fue el atributo estructural más variable a lo largo del tiempo en ambos sustratos. Esta variable mostró pulsos importantes de cambio en los periodos 2008-2009, 2010-2011 y 2013-2014, siendo el más importante el de 2010-2011, ya que la tasa de cambio difirió significativamente de cero en ambos sustratos (Figura 4.2B), siendo la diferencia promedio entre 2010 y 2011 de 31.96 % (Figura 4.1B). En lo que concierne a la estructura general de la comunidad, los valores de cobertura de las parcelas de bosque sobre filita estuvieron mucho más dispersos que los de las parcelas de bosque sobre caliza, lo cual podría indicar comportamientos idiosincráticos de las parcelas (Anexo C, Figura 1C, D).

En contraste con los resultados de los atributos descritos hasta aquí, la altura del dosel y la caulescencia media de los individuos tuvieron una gran estabilidad durante el estudio, mostrando cambios relativamente pequeños en los periodos anuales. Las tasas de cambio anuales de estos dos atributos nunca fueron mayores a 5 %, excepto en la caulescencia en el periodo 2010-2011 cuando el bosque sobre filita mostró un decremento anual promedio de $0.0649 \text{ tallos} \cdot \text{tallo}^{-1} \cdot \text{año}^{-1}$, habiendo diferido este valor significativamente de cero (Figuras 4.1E, F; 4.2E, F). En la caulescencia, 2012-2013 fue el único periodo con una tasa de cambio significativamente diferente de cero en el bosque sobre caliza (Figura 4.2F).

La estabilidad temporal de la altura del dosel fue similar a la de la caulescencia. No obstante, las tasas de cambio anual de la altura del dosel difirieron significativamente de cero en cuatro de los siete periodos anuales en el bosque sobre caliza, mientras que en el bosque sobre filita estas tasas sólo difirieron de cero en el último periodo anual (2013-2014). Además, esta variable tuvo valores consistentemente superiores en el bosque sobre filita que en su contraparte sobre caliza durante el estudio, si bien la variación entre sitios que compartían sustrato fue relativamente constante en ambos sustratos (Figura 4.1E). En el caso de la caulescencia, la tendencia hacia un mayor número de tallos en el bosque sobre filita se revirtió con el tiempo, ya que hubo un fuerte decremento en el periodo 2010-2011; hacia el final del estudio el número promedio de tallos por individuo fue mayor en el bosque sobre caliza. Así mismo, la variabilidad de la caulescencia registrada en la filita se redujo sustancialmente en 2011 (Figura 4.1F).

4.2.2 Diversidad

La riqueza y la diversidad (evaluada con el índice de Shannon) mostraron comportamientos marcadamente estables a lo largo del periodo de estudio. Además, se encontraron diferencias significativas en la riqueza de especies y el índice de Shannon entre sustratos de acuerdo con los rANOVAS ($P = 0.0066$ y $P = 0.0043$, respectivamente; Cuadro 4.2; Figura 4.1G, H).

La riqueza de especies prácticamente no mostró cambios en el tiempo, y los pocos registrados fueron ligeramente positivos. En ambos sustratos casi todas las parcelas mostraron un incremento de al menos una especie durante el estudio, con un pico máximo en el periodo 2011-2012 (Figura 4.2G), aunque en 2008-2010 no hubo ningún cambio en la composición del BTC en ningún sustrato puesto que en ese periodo no se reclutó ningún individuo (Figura 4.4A, B). En general, la tasa de cambio de la riqueza siempre fue < 0.04 especies especie⁻¹ año⁻¹, aunque hubo algunas parcelas que mostraron un gran incremento relativo en el número de especies en algún periodo y, al menos en dos momentos del estudio dichas tasas en ambos sustratos fueron significativamente mayores que cero (2011-2012 y 2012-2013; Figura 4.2G).

El índice de Shannon fue aún menos variable que la riqueza, ya que el cambio anual promedio nunca fue > 2 % en ambos sustratos. A diferencia de la riqueza, este índice mostró algunos descensos, sobre todo antes de 2011, y tanto para el bosque sobre caliza como para el bosque sobre filita se observó una tendencia creciente entre 2011 y 2013. Solamente en algunos periodos las tasas de cambio de este atributo difirieron significativamente de cero, pero aun en estos casos fueron bajas (< 5 % anual; Figura 4.2H)

4.2.3 Sincronía entre las tasas de cambio de las variables comunitarias

La sincronía entre el comportamiento dinámico de las variables comunitarias se evaluó a través de las correlaciones entre sus tasas de cambio (Cuadro 4.3). Aunque la mayoría de los atributos no mostraron correlaciones significativas, llama la atención que la densidad se correlacionó fuertemente con las variables de diversidad (riqueza e índice de Shannon en la caliza y riqueza solamente en la filita). También en el bosque sobre caliza la altura promedio del bosque mostró una correlación significativa con el área basal y la biomasa, y en la filita la caulescencia se correlacionó significativamente con la cobertura de las copas. Además, se

CUADRO 4.3. Matriz de correlación de las tasas de cambio en los atributos del bosque tropical caducifolio. En la parte superior se muestran los valores obtenidos en el BTC sobre caliza, mientras que en la parte inferior se muestran los valores obtenidos en el BTC sobre filita siliciclástica. Los coeficientes de correlación (r) marcados con asterisco y negritas son significativamente distintos de cero con un nivel mínimo de confianza de 95 %.

	1	2	3	4	5	6	7	8
<i>Caliza</i>								
1 Densidad	1							
2 Área basal	0.05	1						
3 Biomasa	-0.02	0.94*	1					
4 Cobertura	-0.09	0.42	0.30	1				
5 Altura del dosel	-0.07	0.73*	0.91*	-0.02	1			
6 Caulescencia	0.59	0.14	0.09	-0.61	0.15	1		
7 Índice de Shannon	0.92*	0.13	0.16	0.02	0.18	0.41	1	
8 Riqueza de especies	0.92*	0.30	0.29	0.12	0.23	0.47	0.97*	1
<i>Filita</i>								
1 Densidad	1							
2 Área basal	0.24	1						
3 Biomasa	-0.05	0.89*	1					
4 Cobertura	-0.21	0.39	0.4	1				
5 Altura del dosel	-0.37	-0.15	0.3	-0.13	1			
6 Caulescencia	0.07	-0.5	-0.64	-0.87*	-0.2	1		
7 Índice de Shannon	0.58	0.15	-0.26	-0.37	-0.63	0.57	1	
8 Riqueza de especies	0.86*	0.37	0.01	-0.22	-0.47	0.23	0.87*	1

observaron otras correlaciones significativas que eran esperables, en particular entre la riqueza y el índice de Shannon, así como entre el área basal y la biomasa en ambos sustratos.

4.3 Dinámica a nivel poblacional

El análisis de la dinámica de las poblaciones que forman estos bosques permitió apreciar algunos patrones dinámicos imperceptibles a nivel de la comunidad, particularmente en el caso de la densidad. En primer lugar, llama la atención que en el bosque de filita hubo una dominancia en la densidad más clara por parte de *Thouinia* sp. en comparación con el bosque de caliza (Figura 4.5A). Al inicio del estudio la especie con mayor densidad en este último sustrato (también *Thouinia* spp.) tenía un valor ligeramente mayor que el de la primera especie subordinada, y con el paso del tiempo esta diferencia se redujo todavía más, a medida que *Apoplanesia paniculata* y *Lysiloma divaricatum* incrementaron su contribución relativa a este atributo comunitario (Figura 4.5A). Por el contrario, en el bosque sobre filita, la dominancia de *Thouinia* en términos de densidad continuó creciendo hasta 2014, a la vez que las contribuciones del resto de las especies a la densidad de la comunidad no cambiaron notablemente durante el estudio (Figura 4.5B).

El decremento en la contribución relativa de *Thouinia* sp. a la densidad del bosque sobre caliza se debe a que sus tasas de crecimiento fueron en general negativas de 2008 a 2014, con excepción del periodo 2011-2012, cuando su tasa de crecimiento fue positiva, aunque inferior al de las especies acompañantes *Apoplanesia paniculata* y *Lysiloma divaricatum* (Figura 4.6A). En el bosque sobre filita, la tendencia creciente de la dominancia de *Thouinia* debida a la densidad estuvo ligada a tasas de crecimiento usualmente positivas (Figura 4.6B), a la vez que *Quadrella incana* y *Handroanthus impetiginosus*, las siguientes especies con mayor densidad en la comunidad, simplemente intercambiaron sus posiciones relativas, sin afectar considerablemente la densidad comunitaria o la posición de *Thouinia* sp. (Figura 4.5B).

La cobertura de las copas en ambas comunidades estuvo dominada durante todo el estudio por *Thouinia* sp. y *Lysiloma divaricatum*. En el bosque sobre caliza este atributo mostró un incremento para ambas especies en 2010-2011, el cual no fue correspondido por el resto de las especies, a pesar de que algunas mostraron un ligero incremento en este mismo periodo. Esto produjo una diferenciación aún mayor entre las especies dominantes y las especies acompañantes al final del estudio (Figura 4.5C). En el bosque sobre filita, *Lysiloma divaricatum* fue la especie que tuvo la mayor contribución a la cobertura; además, mostró una variación considerable a lo largo del estudio, principalmente entre 2008 y 2010 cuando se produjo una

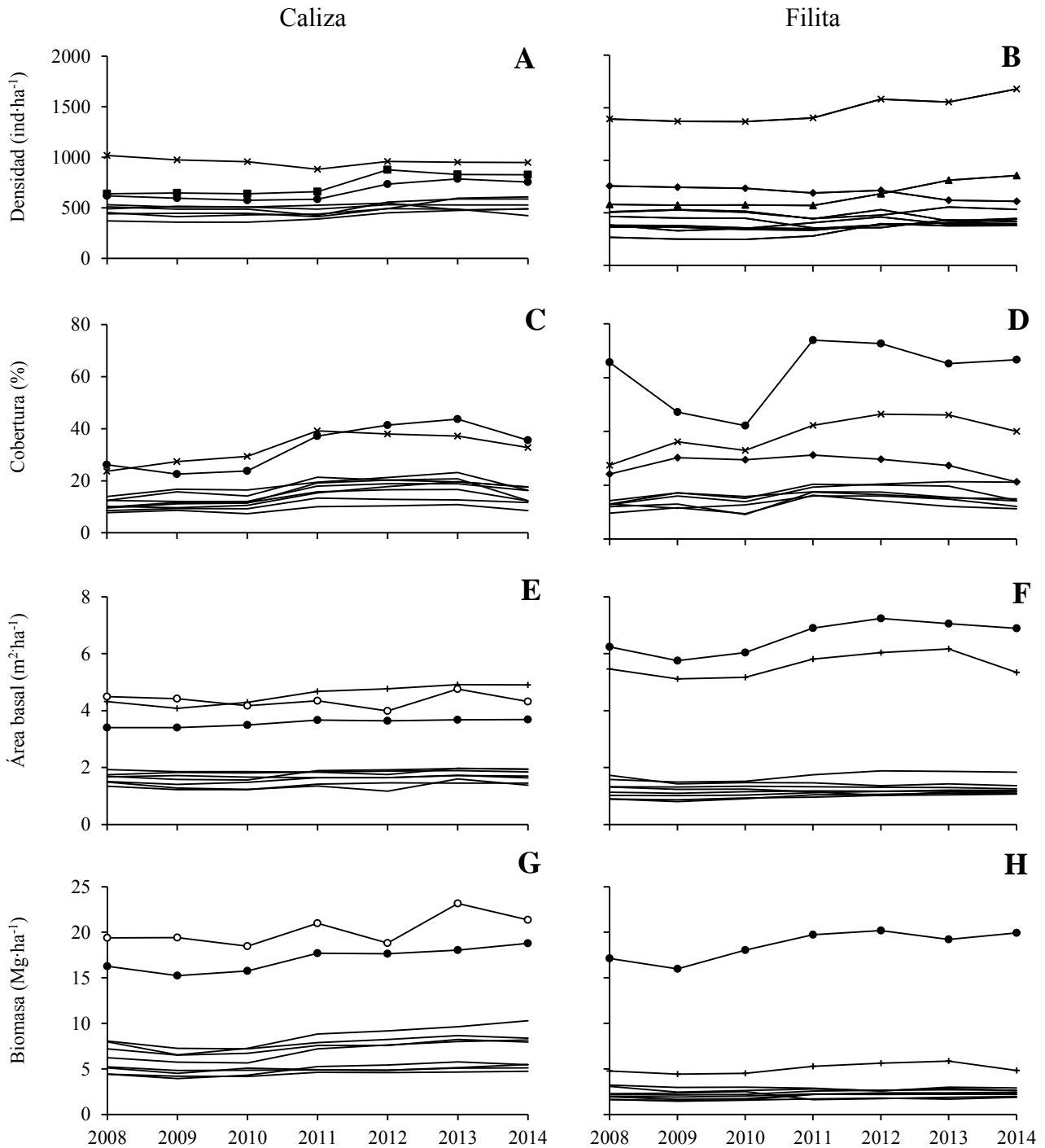


FIGURA 4.5. Dinámica del aporte a los atributos estructurales de las especies más relevantes de la comunidad por variable, tanto en el bosque sobre caliza (paneles de la izquierda; A, C, E y G) como en el bosque sobre la filita (paneles de la derecha; B, D, F y H) en (A y B) densidad, (C y D) cobertura, (E y F) área basal y (G y H) biomasa. Cada serie representa una especie distinta, sin embargo sólo se destacan las más relevantes en cada atributo. En todos los paneles, la nomenclatura es la siguiente: ● *Lysiloma divaricatum*, × *Thouinia* sp., ○ *Havardia campilacantha*, + *Jacaratia mexicana*, ■ *Apoplanesia paniculata*, ◆ *Handroanthus impetiginosus*, ▲ *Quadrella incana*.

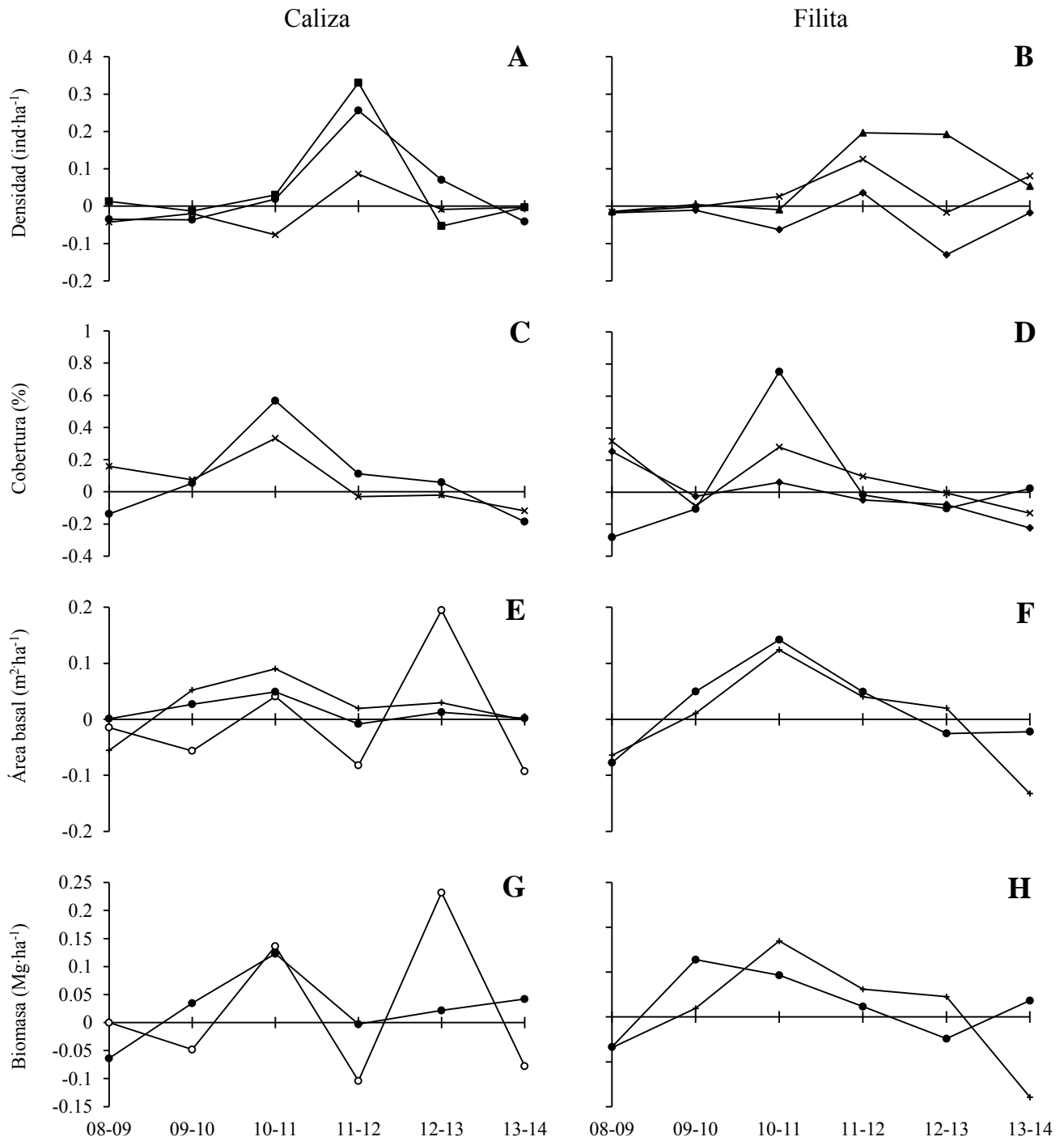


FIGURA 4.6. Tasas de cambio en las diferentes variables estructurales de las especies más relevantes por atributo, tanto en el bosque sobre caliza (paneles de la izquierda; A, C, E y G) como en el bosque sobre la filita (paneles de la derecha; B, D, F y H) en (A y B) densidad, (C y D) cobertura, (E y F) área basal y (G y H) biomasa. En todos los paneles, la simbología es la siguiente: ● *Lysiloma divaricatum*, × *Thouinia sp.*, ○ *Havardia campilacantha*, + *Jacaratia mexicana*, ■ *Apoplanesia paniculata*, ◆ *Handroanthus impetiginosus*, ▲ *Quadrella incana*.

reducción notable en la cobertura de sus copas seguida de un notable incremento en 2011. Otras dos especies bien representadas proporcionalmente debido a este atributo fueron *Thouinia* sp. y *Handroanthus impetiginosus*; la primera de ellas mostró un incremento sostenido en su cobertura, mientras que la segunda tuvo un decremento a final del periodo suficientemente grande como para que en 2014 ya formara parte del conjunto de especies acompañantes (Figura 4.5D).

Las tasas de cambio de la cobertura en el bosque sobre caliza, tanto de *Thouinia* sp., como de *Lysiloma divaricatum*, fluctuaron de manera similar y de forma positiva e intensa en el periodo 2010-2011, lo que hizo que se acrecentara la diferenciación entre éstas y las especies acompañantes (Figura 4.6C). En el bosque sobre filita se registraron tasas específicas de cambio más intensas y menos sincrónicas que el BTC sobre caliza (Figura 4.6D). A pesar de que cada sustrato mostró particularidades en su dinámica, en ambos bosques se observaron fluctuaciones mayores en las tasas de cambio de la cobertura de las especies dominantes en la primera mitad del estudio (Figura 4.6C, D), así como incrementos apreciables en la cobertura absoluta de las especies acompañantes en la segunda mitad del estudio (Figura 4.5C, D).

Las áreas basales de las diferentes especies, en contraste con sus coberturas, mostraron comportamientos relativamente estables durante el periodo de estudio, sobre todo en el bosque sobre caliza. En este sustrato, tanto las especies dominantes como las acompañantes tuvieron cambios pequeños de 2008 a 2014, salvo por *Havardia campylacantha*, que dejó de ocupar el primer lugar en dominancia, pasando a ocupar el segundo entre las especies con mayor aporte a este atributo al presentar una tasa de cambio negativa entre 2012-2013 y 2013-2014 (Figuras 4.5E; 4.6E). En la comunidad sobre filita, las especies dominantes en este atributo (*Lysiloma divaricatum* y *Jacaratia mexicana*) presentaron una dinámica de intensidad moderada y muy similar entre sí, mientras que las especies acompañantes mostraron el mismo comportamiento estable observado para las especies acompañantes del bosque sobre caliza (Figuras 4.5F; 4.6F).

La dinámica de la biomasa, aunque estuvo fuertemente correlacionada con la del área basal, como era esperable, mostró algunas diferencias importantes con respecto a ésta. Las principales divergencias estuvieron ligadas a especies con una densidad de madera baja, como por ejemplo *Jacaratia mexicana* (densidad = $0.265 \text{ g}\cdot\text{cm}^{-3}$) o *Bursera simaruba* (densidad = $0.350 \text{ g}\cdot\text{cm}^{-3}$) que, a pesar de tener una contribución grande al área basal del bosque sobre caliza,

formaron parte del conjunto de especies acompañantes durante todo el estudio en este mismo sustrato y, en el caso de *Jacaratia*, únicamente logró diferenciarse sutilmente en el bosque sobre filita. En ambos sustratos, el resto de las especies dominantes tuvieron un comportamiento temporal casi idéntico al que tuvieron en el área basal (Figura 4.6E, F, G, H), salvo en el caso de las especies acompañantes del bosque sobre caliza, las cuales mostraron una ligera tendencia a dividirse en dos grupos hacia el final del periodo de estudio (Figura 4.5G).

De acuerdo con los valores de importancia relativa (VIR), *Lysiloma divaricatum* y *Thouinia* sp. fueron las especies más importantes en ambas comunidades a lo largo de todo el periodo de estudio, manteniendo los puestos 1° y 2°, respectivamente, en los tres años en que se evaluó este índice (2008, 2011 y 2014; Figura 4.7). Otras cuatro especies, *Krugiodendron ferreum*, *Jacaratia mexicana*, *Apoplanesia paniculata* y *Quadrella incana*, compartidas entre los dos tipos de bosque, se encontraron entre las más relevantes, aunque sus jerarquías de importancia variaron entre sustratos. Es notable la dinámica del VIR de *Havardia campylacantha* en el bosque sobre caliza, ya que obtuvo los puestos 3°, 8° y 5° en los años 2008, 2011 y 2014, respectivamente, mostrando con esto un decremento significativo en su jerarquía en un periodo relativamente corto (2008-2011). En el mismo sustrato, *Krugiodendron ferreum* mostró un incremento considerable en su VIR, al pasar de la 7° posición en 2008 a la 4° en 2014. En ambos sustratos el resto de las especies tuvieron una dinámica poco intensa, ya que en ningún otro caso hubo cambios mayores a dos posiciones en su VIR entre trienios o, incluso, de inicio a fin del estudio.

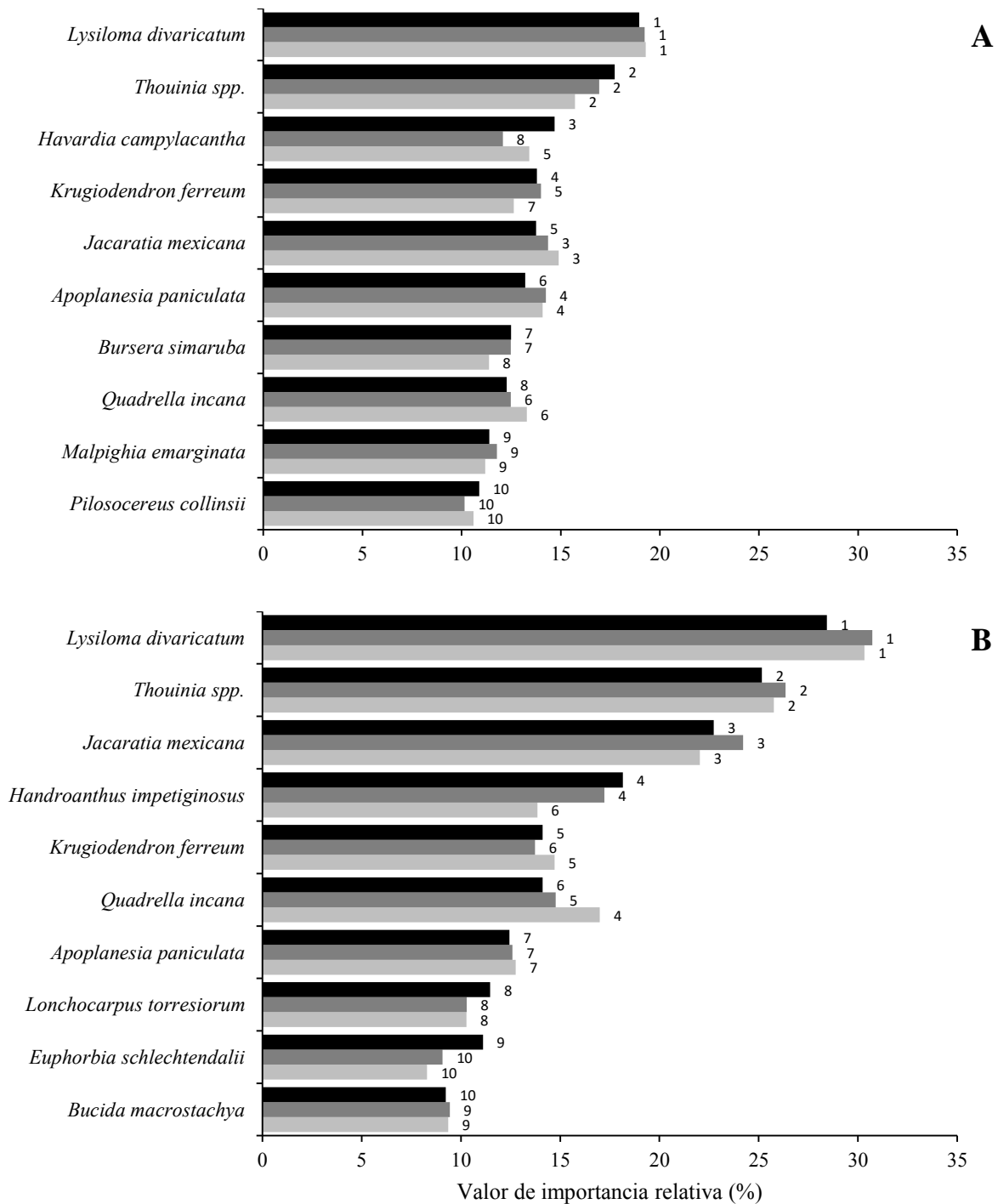


FIGURA 4.7. Dinámica del valor de importancia relativa (VIR) para las diez especies más importantes al inicio del estudio para el BTC en caliza (A) y en filita (B). Las barras negras representan el VIR en 2008, las gris oscuro en 2011 y las gris claro en 2014. Los números al costado derecho de cada barra representan el rango de esa especie en cada uno de los años representados.

5 DISCUSIÓN

5.1 Dinámica a nivel comunitario

A pesar de ser una comunidad forestal primaria que no está sujeta a procesos de cambio sucesional, los resultados de este estudio revelaron de forma contundente que el bosque tropical caducifolio estudiado en Nizanda está sujeta a una dinámica muy intensa. Este hecho es todavía más notable si se considera la duración del estudio (seis años), relativamente corta si se le compara con los periodos de estudio involucrados en el análisis de la dinámica de otros bosques tropicales (Swaine *et al.*, 1990; Condit, 1995; Suresh *et al.*, 2010; Chang *et al.*, 2015). Es posible que la intensidad observada en la dinámica del BTC de la localidad esté relacionada con la alta resolución temporal del estudio, ya que en Nizanda se utilizó una resolución anual, cuando lo común es emplear un intervalo entre censos de aproximadamente cinco años, sobre todo debido a los altos costos económico y logístico asociados al muestreo de grandes extensiones de vegetación (Alder y Synnott, 1992; Condit, 1995) utilizando umbrales de detección de individuos a veces tan pequeños como 1 cm de DAP (*e.g.*, Suresh *et al.*, 2010).

Esta generalización sobre la gran intensidad de la dinámica observada a nivel de la comunidad completa podría ocultar un hecho muy importante sobre este atributo comunitario, que es que la intensidad no fue homogénea o similar para todos los atributos analizados. Los resultados del estudio permitieron distinguir dos grupos principales de variables, de acuerdo con la dinámica observada. Por un lado, las variables relacionadas con la estructura física de la comunidad fueron más variables en el periodo de estudio; por el otro, las variables relacionadas con la diversidad, como era esperable, fluctuaron relativamente poco.

5.1.1 Dinámica de los atributos estructurales

Incluso entre las variables de la estructura física fue evidente que algunos atributos fluctuaron mucho más que otros. Una posible explicación de estas diferencias tiene que ver con la cantidad de energía requerida para producir un cambio en cada uno de estos atributos, dado que un mayor costo energético (*e.g.*, la síntesis de lignina en los troncos para incrementar el área basal y la biomasa) implicaría que es más difícil y tardado incrementar el valor de una propiedad comunitaria, o una mayor pérdida de energía en caso de disminuir su valor. Los atributos más variables en este sentido fueron la densidad, sobre todo en individuos de tallas muy pequeñas,

y la cobertura. Si bien se podría argumentar que la cobertura es un variable intrínsecamente muy variable en el BTC de Nizanda, principalmente porque se trata de una comunidad caducifolia en la que las plantas están adaptadas a tirar y hacer rebrotar hojas y ramas de forma periódica (Pérez-García *et al.*, 2012), ésta no es una explicación satisfactoria, ya que la periodicidad de los censos coincidió siempre con la época de lluvias, *i.e.* cuando la vegetación tiene follaje bien desarrollado. Otros atributos como el área basal, la biomasa, la altura y la caulescencia, que están asociados al tamaño de los troncos y cuyo incremento requiere de una gran inversión energética (o, alternativamente, implican una gran pérdida de biomasa cuando se reducen) fluctuaron notablemente menos que la densidad y la cobertura, a pesar de lo cual también mostraron algunas variaciones perceptibles en el tiempo.

La fuerte variación observada en la densidad y la cobertura podrían explicarse si se hubiesen cometido errores metodológicos en campo. Sin embargo, resulta difícil cometer equivocaciones en la evaluación de la densidad ya que esta variable es la más fácilmente distinguible de todas las incluidas en este estudio, sobre todo debido a que únicamente recae en el registro de la supervivencia o la inclusión de nuevos individuos. Por su parte, la cobertura, aunque conlleva un error de medición mayor que cualquiera de las otras variables debido a que la copa de los árboles se encuentra lejana del suelo (sobre todo en los individuos altos), disminuye su margen de error al incrementar el número de individuos muestreados, y la probabilidad de haber cometido un error metodológico disminuye al observar que los incrementos o decrementos se sostuvieron por al menos dos periodos anuales.

5.1.2 Dinámica de los atributos de diversidad

En lo que respecta a las variables de diversidad, los sitios casi no mostraron cambios durante el periodo de estudio en ninguno de los dos sustratos, tal como se había hipotetizado en un inicio bajo la premisa de que esta vegetación no está sujeta a procesos de cambio direccional, sino más bien a procesos de cambio determinados por las condiciones ambientales y por eventos estocásticos que dirigen de forma aleatoria la inmigración y la extinción local de especies (Hubbell y Foster, 1986). En el caso de la riqueza únicamente se registró la incorporación de nuevas especies y en ningún caso se observó la extinción local de alguna de ellas ni de las establecidas previamente. Así mismo, con relación a la equitatividad en la distribución de las abundancias, el índice de Shannon casi no sufrió cambios durante el periodo de estudio, aunque

mostró ligeros incrementos y decrementos respecto de su valor promedio, a diferencia de la riqueza, variable que sólo mostró incrementos. En realidad, hay que reconocer que el cambio relativamente lento observado en estos atributos era esperable, dado que la escala espacial y temporal necesaria para apreciar la dinámica de la diversidad requiere ser mucho más grande que la que permite estudiar las variables de la estructura física, como sugieren estudios similares (*e.g.*, Phillips y Gentry [1994]). Esto puede deberse a dos situaciones distintas que se presentan a nivel comunitario. En primer lugar, aunque la probabilidad de muerte de los individuos presentes en la comunidad podría ser diferencial dependiendo de la especie, esto no implica necesariamente que las especies raras tengan una probabilidad de muerte mayor que la que tienen las especies abundantes. Si suponemos que esto es aplicable en estas comunidades, en coincidencia con la teoría neutral de la diversidad de comunidades (Hubbell, 2001), la frecuencia de individuos muertos pertenecientes a las especies más abundantes debería ser mayor. Los resultados del estudio apoyan esta posibilidad, ya que ninguna especie rara se extinguió localmente en el periodo completo, ni siquiera las que estaban representadas por un único individuo.

Un planteamiento similar puede hacerse para el reclutamiento, ya que la probabilidad de que se reclute un individuo de una especie localmente abundante debería ser más alta que la probabilidad de que se reclute un individuo de una especie rara o localmente ausente, simplemente por limitaciones en la dispersión o porque la disponibilidad de propágulos de las especies abundantes es mayor. Sin embargo, lejos de repetirse el patrón observado para la mortalidad, llama la atención que con el pulso de reclutamiento observado a partir de 2010 (y más fuertemente en el periodo 2011-2012) se incorporaron a la comunidad un gran número de especies ausentes en el sustrato (aunque el reclutamiento de individuos de especies abundantes también fue alto). Estas observaciones sugieren que las escalas temporal y espacial a las que se realizó este estudio son insuficientes para poder detectar los patrones temporales de la diversidad, aunque también podrían constituir un indicio de que las comunidades, al menos en lo que respecta a la biodiversidad, se comportan de forma estocástica (Hubbell y Foster, 1986; Hubbell, 2001).

5.1.3 Sincronía de los cambios en los atributos comunitarios

En el análisis realizado a nivel de la comunidad se identificaron dos variables que mostraron cambios sincrónicos entre sí, es decir, cuyas tasas de cambio fluctuaron en sentidos similares en los mismos periodos. En realidad, este hallazgo no es necesariamente sorprendente porque al principio del estudio ya se habían identificado algunas combinaciones de variables para las que era esperable esta alta correlación, por ejemplo el área basal vs. la biomasa, y la riqueza vs. el índice de Shannon. Estos pares de atributos están relacionados debido a que tanto la biomasa como la equitatividad son estimaciones que requieren del valor del área basal y la riqueza, respectivamente, para su cálculo. Sin embargo y a pesar de esta expectativa, hubo combinaciones que sorprendieron por la disimilitud de sus dinámicas. Los ejemplos más notables de estas combinaciones no anticipadas fueron la densidad vs. la riqueza y la densidad vs. la equitatividad (esta última, sólo en la caliza), que mostraron coeficientes de correlación altos y significativos en ambos sustratos. Esta coordinación entre variables podría estar ligada al hecho de que la probabilidad de inmigración de nuevas especies a la comunidad está asociada positivamente con el número de individuos que se reclutan, fenómeno que coincide con lo encontrado por Phillips y Gentry (1994) en bosques tropicales de todo el mundo, en el sentido de que un mayor recambio de individuos (*i.e.*, la tasa a la que se reemplazan los individuos en la comunidad) está asociado con una mayor riqueza de especies. Otra pareja de variables para las cuales no se esperaba observar una alta correlación fueron la cobertura y la caulescencia en el bosque sobre filita, que además mostraron una correlación negativa, contrario a lo que hubiese podido esperarse si a un mayor número de tallos corresponde una copa de mayor tamaño. Por este motivo, la relación entre esta pareja de atributos no es muy clara y no parece haber elementos teóricos que la apoyen, y existe la posibilidad de que sea un patrón producto del azar dado que el número de grados de libertad en la prueba estadística fue muy bajo. Se requerirían estudios posteriores enfocados en analizar esta relación en los BTCs para conocer su viabilidad.

5.1.4 Efecto del sustrato en la variación de la dinámica comunitaria

Al inicio del estudio se hipotetizó que el sustrato (caliza vs. filita siliciclástica) podría ser un factor inductor de heterogeneidad en la dinámica de las comunidades de estudio, principalmente debido a diferencias en la capacidad de retención de agua (producidas por las diferencias en la textura y la profundidad del suelo; Dale et al., 2001), la cual podría modificar

el comportamiento temporal de los procesos comunitarios. Esta hipótesis se fundamenta en el aprovechamiento diferencial de los recursos disponibles por las especies que componen la comunidad (Tilman *et al.*, 2001; Poorter *et al.*, en prensa); si la composición florística de la comunidad establecida en un sustrato difiere de forma importante con respecto a la que se encuentra en el otro, las respuestas dinámicas de las comunidades podrían mostrar comportamientos idiosincráticos.

Por lo tanto, uno de los resultados más sorprendentes de este estudio fue la gran similitud de las oscilaciones en los atributos comunitarios entre los dos sustratos analizados. Esta semejanza en los comportamientos dinámicos implicó que muchas de las diferencias encontradas al principio del estudio se mantuvieron a lo largo del tiempo. La falta de diferenciación en el comportamiento dinámico de las dos comunidades vegetales sugiere que el sustrato, aunque produce diferencias estructurales a nivel comunitario, no afecta el comportamiento temporal del bosque, y sugiere también la posibilidad de que la vegetación esté sujeta a factores rectores mucho más generales, entre los cuales el clima parece ser el más importante, puesto que afecta de forma relativamente homogénea a toda la región. De hecho, es muy probable que entre las muchas variables que componen al clima, la que podría tener mayor relevancia para la estructura y la dinámica de la vegetación es la precipitación y su estacionalidad, ya que el bosque tropical caducifolio es un sistema fuertemente limitado por la baja disponibilidad de agua y acopla gran parte de su funcionamiento a esta variable (Murphy y Lugo, 1986; Segura *et al.*, 2003; Suresh *et al.*, 2010). Por lo tanto, es razonable suponer que los incrementos en la densidad, la cobertura y las fluctuaciones en las otras variables, acontecidos de forma simultánea en ambos sustratos, sean producto de la variación interanual en la precipitación de la región, sobre todo debido a que la distancia entre sitios no fue tan grande como para producir patrones de precipitación específicos para cada uno. Al margen de esta argumentación, es importante considerar los hallazgos de Segura *et al.* (2003), quienes reportaron diferencias muy grandes en la estructura y la diversidad del BTC en Chamela, Jalisco, en sitios establecidos a distancias muy cortas ($\ll 1$ km) debido a un gradiente muy marcado en la disponibilidad de agua, diferencias semejantes a las observadas en este estudio entre parcelas en un mismo sustrato geológico (incluso entre parcelas muy cercanas).

5.2 Efecto de la precipitación en la dinámica de la estructura física

Varios estudios han reportado que la precipitación parece regir la dinámica comunitaria al afectar tres procesos fundamentales que estructuran a la vegetación (Dale *et al.*, 2001): el reclutamiento, la mortalidad y el crecimiento (Phillips y Gentry, 1994; Sheil y May, 1996; Davies, 2001; Lewis *et al.*, 2004b). Aunque el efecto de la precipitación sobre el reclutamiento es potencialmente importante, sobre todo debido a que puede incrementar el número de micrositios seguros para la germinación de las semillas (*sensu* Harper, 1977) y disminuir el estrés hídrico, al cual las plántulas son particularmente sensibles (Dale *et al.*, 2001), el análisis de dicha relación no parece ser tan relevante para este estudio, ya que en realidad el reclutamiento observado en los sitios de BTC de Nizanda representa únicamente un cambio de categoría diamétrica de las plantas que son registradas cuando alcanzan un DAP ≥ 1 cm. Este hecho significa que la mortalidad y el crecimiento son los procesos más relevantes para explicar la dinámica observada en el bosque maduro.

La mortalidad es un proceso demográfico que reviste gran importancia en la dinámica de las comunidades, y se ve afectada por los cambios en la precipitación a distintas escalas, al incrementarse el riesgo de cavitación durante periodos de sequía largos. Existen evidencias muy fuertes de que muchas de las plantas presentes en este tipo de vegetación exhiben una resistencia alta a los embolismos producidos por la ausencia de agua aprovechable en el sistema radicular (Pineda-García *et al.*, 2013); sin embargo, la tolerancia de las distintas especies a la limitación hídrica varía considerablemente (Mueller *et al.*, 2005), y evidentemente la probabilidad de muerte o daño parcial aumenta a medida que la disponibilidad de agua se reduce, aumenta la duración de los periodos de sequía, o cuando los ciclos hídricos se alteran de forma drástica (Pineda-García *et al.*, 2013). Es probable que esta variabilidad en la tolerancia a la cavitación diluya el efecto aparente de la precipitación sobre las tasas de mortalidad, ya que no parece haber una asociación, al menos visual, entre la precipitación anual total (PAT) y la tasa de mortalidad. Condit *et al.* (1995) observaron este tipo de dilución en el efecto de la precipitación sobre la mortalidad en un estudio del bosque tropical perennifolio en la isla de Barro Colorado, Panamá, durante la sequía de 1983, y también la asociaron a las diferencias interespecíficas en las tolerancias a la sequía.

El crecimiento en talla (y en biomasa) parece estar aún más fuertemente ligado a la disponibilidad de agua (Segura *et al.*, 2003) que la mortalidad, ya que es una de las primeras variables en responder a las diferencias en la precipitación y la humedad del suelo (Dale *et al.*, 2001). Cualitativamente, el BTC mostró una asociación muy interesante con la PAT, ya que tuvo tasas negativas de cambio en el área basal y la biomasa en el periodo 2008-2009, que fue extremadamente seco, y tasas positivas de cambio anual en el periodo 2009-2013, las cuales fueron decreciendo a medida que lo hizo la precipitación. Sorprendentemente, el periodo 2013-2014 volvió a mostrar tasas negativas de cambio asociadas a una PAT tan baja como la registrada en 2009; esto podría indicar la existencia de una correlación muy fuerte entre las tasas de cambio del área basal y la biomasa con la PAT. Como una consideración adicional, es importante observar que la diversidad comunitaria (de especies o de grupos funcionales) puede tener un efecto sobre la respuesta dinámica de la comunidad a las variaciones en la precipitación (Tilman *et al.*, 2001; Gourlet-Fleury *et al.*, 2005; Poorter *et al.*, en prensa), por lo que las diferencias florísticas entre sustratos podrían estar asociadas a cierta disimilitud dinámica.

La distribución de la precipitación a lo largo del año también puede jugar un papel muy importante en la dinámica comunitaria (*i.e.*, estacionalidad pluvial). Esto se debe a que a medida que el tiempo de aprovechamiento del agua disponible se incrementa, la productividad y la probabilidad de reclutamiento también aumentan, mientras que la probabilidad de muerte de los individuos disminuye (Dale *et al.*, 2001). Por lo tanto, para explorar la relación entre los procesos fundamentales del BTC, sería muy relevante incluir en el análisis la estacionalidad pluvial y el efecto de los años secos o húmedos precedentes al año de análisis, de modo tal que sea posible incluir el efecto acumulado de años con buena o mala precipitación. Un posible ejemplo del efecto de la variabilidad intra- e interanual de la precipitación fue el pulso de reclutamiento observado durante el periodo 2011-2012, con su consiguiente incremento en la densidad de individuos de diámetros muy pequeños (categoría C), que tiene como antecedente algunos de los años más lluviosos observados en la región (2008, 2010 y 2011), con precipitaciones anuales totales muy por encima del promedio de los últimos 30 años. Estas condiciones climáticas favorables pudieron abatir la probabilidad de muerte de los individuos lo cual, aunado a altas tasas de crecimiento, redundó en el reclutamiento de una cohorte de individuos muy notable entre 2010 y 2013, con un pico máximo en el periodo 2011-2012.

Al ser la precipitación un factor determinante en la estructuración y la dinámica del BTC, los cambios en los regímenes hídricos, consecuencia de eventos climáticos periódicos como El Niño o la Oscilación Decadal del Pacífico, o de eventos climáticos direccionales y más duraderos como el cambio climático global, pueden alterar fuertemente el funcionamiento de la comunidad (Purves y Pacala, 2008) y llevarla a estados de equilibrio alternativos (Gunderson, 2000) y, a largo plazo, alterar la distribución física de este tipo de vegetación y hacer que se establezca en sitios donde los factores ambientales permitan su viabilidad. Aunado a los cambios en la precipitación, la alteración en la temperatura, los vientos y la frecuencia en el impacto de huracanes o incendios forestales, entre otros factores producidos por estos eventos climáticos, también tienen un impacto importante en los BTCs y en otros ecosistemas.

5.3 Consideraciones metodológicas sobre el uso de parcelas permanentes

Una consideración importante sobre la interpretación de la información producida en un estudio de la dinámica de los bosques está relacionada con el efecto de los propios investigadores sobre los sitios permanentes. Aunque no hay duda de que las parcelas permanentes se han convertido en una de las herramientas metodológicas más poderosas en el estudio de la dinámica de la vegetación (Alder y Synnott, 1992; Condit, 1995), se ha comenzado a acumular evidencia que sugiere que este enfoque no está exento de problemas metodológicos. Por ejemplo, algunos estudios sugieren que las técnicas utilizadas para el montaje de parcelas para el estudio de la vegetación, especialmente cuando se hace uso de elementos que restringen el acceso a ellas (alambre de púas, cercas de madera, cercas electrificadas, etc.), interfieren con la dinámica habitual de la comunidad. Esta interferencia se deriva del hecho de haber aislado a la vegetación de los efectos del paso y la actividad de la gente y el ganado, generalmente presentes en los paisajes tropicales con modificación humana (Arroyo-Rodríguez *et al.*, en prensa), que disminuyen la probabilidad de supervivencia de los individuos de menor tamaño (Semboli *et al.*, 2014). Sagar *et al.* (2003) también observaron el efecto del disturbio antropogénico en la estructura en un BTC en la India, donde la densidad, y otras variables como el área basal y la diversidad, alcanzaban valores máximos en sitios donde el disturbio antropogénico era mínimo o inexistente (lo cual sugiere que la teoría del disturbio intermedio no necesariamente opera en todos los sistemas vegetales). Por lo tanto, es necesario estar conscientes de que al menos una proporción de los cambios observados en la dinámica de

comunidades maduras pueden ser un simple resultado de esta interferencia. Sería deseable que estudios futuros intentaran resolver esta incertidumbre de forma experimental.

5.4 Dinámica a nivel poblacional

La contribución relativa de las especies en casi todos los atributos mostró claramente la existencia dos grupos de especies en la comunidad: las dominantes, que tienen la mayor contribución relativa al atributo analizado, y las acompañantes, que son el resto de las especies y cuya contribución relativa es en general bastante inferior a la de las dominantes. Un patrón consistente hallado en este estudio fue que la diferencia entre las especies dominantes y las especies acompañantes es muy clara en casi todos los atributos analizados. Si se representa gráficamente, esto se aprecia como una considerable separación entre las trayectorias temporales de ambos conjuntos de especies. La única excepción a este patrón fue la diferencia en el comportamiento dinámico de la densidad en la caliza, que fue poco conspicua.

Por otra parte, los resultados mostraron que las especies dominantes no son exactamente las mismas en todos los atributos (incluso para cada combinación sustrato-año). Esta heterogeneidad tiene implicaciones en el cálculo de los valores de importancia relativa de las especies, ya que de acuerdo con este índice no existe ninguna cuya importancia estructural global sea considerablemente más alta que la del resto de las especies, a pesar del patrón de dominancia observado en los atributos poblacionales. *Lysiloma divaricatum*, que destacó en la mayoría de los atributos analizados, tuvo el VIR más alto en ambos sustratos, pero a pesar de su ventaja generalizada, estuvo seguida muy de cerca por *Thouinia* sp., lo cual coincide con lo reportado por Pérez-García *et al.* (2001) con respecto a la ausencia de una dominancia clara en el BTC de la región por una especie en concreto, aunque también coincide con lo encontrado por Sagar *et al.* (2003) en un BTC de India, en el que se observó una dominancia clara de algunas especies en la cobertura de las copas de los árboles. Mejía-Domínguez (2006) reportó un cambio en las respuestas demográficas de las especies similar al observado en este estudio, con su respectivo cambio en la contribución relativa de las especies a la comunidad completa, aunque en otro ecosistema tropical cercano a la región de estudio (un bosque mesófilo de montaña en Santo Tomás Teipan, Oaxaca).

A pesar esta aparente ausencia de dominancia a nivel comunitario, puede constatarse la existencia de diferencias fuertes en la contribución proporcional de las especies cuando los atributos poblacionales se analizan por separado, que sus comportamientos temporales son distintos entre sí, y cada uno de ellos está dominado por especies distintas en casi todos los casos. La contribución de cada especie al incremento de la densidad fue bastante similar, sobre todo en 2011-2012. En contraste, en la cobertura del BTC sobre filita, el incremento abrupto en 2010-2011 estuvo fuertemente influido por *Lysiloma divaricatum*, que ya era dominante antes de este periodo, pero que ganó aún mayor importancia en este periodo (aunque *Thouinia* sp. también contribuyó en buena medida al incremento de la cobertura en ese año y hasta 2013). En el BTC sobre caliza, el incremento en cobertura del mismo periodo anual estuvo mejor distribuido entre las especies de la comunidad, aunado a que la dominancia de *Lysiloma* y *Thouinia* era bastante menor que la existente en filita antes de 2010. A pesar de esto, *Lysiloma* ganó bastante importancia en proporción a su contribución inicial al atributo, tal como hizo en el bosque sobre caliza. Este incremento en su cobertura es multifactorial, ya que puede deberse a que los individuos de esta especie alcanzan grandes tallas y por lo tanto pueden tener raíces más profundas que accedan al agua que se encuentran infiltrada en capas más bajas del terreno, que por pertenecer al grupo de las leguminosas pueden lidiar bien con el estrés hídrico y continuar creciendo a pesar de la limitación hídrica (acontecida sobre todo en los últimos años del estudio) y, por último, que son relativamente abundantes en esta localidad.

5.5 Estabilidad, resistencia y resiliencia en la dinámica del BTC

Los resultados obtenidos de este estudio ponen en juicio la idea de que las comunidades vegetales primarias son sistemas relativamente estables en el tiempo. Sin embargo, es difícil establecer los límites de la estabilidad comunitaria de forma objetiva ya que, hasta donde el autor conoce, no se ha publicado ningún trabajo que defina una manera cuantitativa para evaluarla. El juicio cualitativo que es posible hacer sobre la dinámica en esta comunidad es que la estabilidad temporal depende de los atributos evaluados y la escala con la que se lleve a cabo dicha evaluación. Por ejemplo, en la estructura física, una resolución temporal de seis años entre censos hubiera redundado en una evaluación más baja de la intensidad de la dinámica, sobre todo debido a que las variables tuvieron incrementos y decrementos que se contrarrestaron entre sí, al menos en alguna medida, disminuyendo la diferencia entre los periodos inicial y final. En

cambio, en los atributos de diversidad no hubiera hecho una diferencia significativa debido a que ésta únicamente mostró una tendencia creciente y, por ende, una resolución temporal de ese grueso no hubiera producido una pérdida de información relevante. De hecho, si se quisieran observar cambios más drásticos en este componente de la comunidad o si sólo se quisiera estudiar su dinámica y no la de la estructura física, sería aconsejable ampliar el periodo de estudio y utilizar una resolución temporal baja, como la empleada en los sitios de la isla de Barro Colorado, en Panamá (5 años entre censos; Condit, 1995), o en Shai Hills, en Ghana (8 años entre censos; Swaine *et al.*, 1990), y la calidad de la información recabada sería muy similar a la obtenida si se utilizara una resolución más alta.

Los cambios temporales en variables como la densidad y la cobertura sugieren que la estructura comunitaria del bosque maduro puede ser mucho más plástica de lo que se había hipotetizado inicialmente, e incluso tener una dinámica comparable a la observada en bosques sucesionales de la región en estadios tempranos de recuperación (la mayoría de los sitios con más de 7 años para la densidad y todos los sitios con más de 9 años para la cobertura; Romero-Pérez, 2011). Al mismo tiempo, estos cambios sugieren que la resistencia de esta comunidad es sumamente diferente en cada uno de sus atributos, siendo la densidad y la cobertura los menos resistentes, y la equitatividad (índice de Shannon) el más. Un atributo del que hubieran podido esperarse cambios drásticos asociados a una baja resistencia al decremento es el área basal, ya que la probabilidad de muerte es alta en individuos de gran tamaño (Mueller *et al.*, 2005); por lo tanto, la muerte de uno de estos árboles podría representar pérdidas súbitas de hasta un sexto del valor del atributo para una parcela (como en el caso de la parcela NizML01, en la que un individuo de *Havardia campylacantha* aportaba este valor relativo de área basal). A pesar de que este modelo de pérdidas súbitas en el área ha sido observado en otras localidades y descrito teóricamente por algunos autores (Pretzsch, 2009), su efecto no fue observado en el BTC de Nizanda debido a que la muerte de árboles de gran tamaño está muy dispersa en el tiempo cuando no ocurren disturbios extremos. Existe, por lo tanto, la posibilidad de que el estudio se haya realizado entre dos eventos de muerte de individuos muy masivos y que por tal motivo no se haya observado este comportamiento en la dinámica del área basal y la biomasa.

El otro componente de la estabilidad, la resiliencia comunitaria, es difícil de evaluar en un periodo de tiempo tan corto, debido a que no se puede saber con certeza cuál es el punto de

equilibrio para cada uno de los atributos evaluados, y si realmente tienen un punto de equilibrio o describen algún otro patrón de oscilación, como un ciclo límite u oscilaciones caóticas, como lo refieren Stiling (1999) y Begon *et al.* (2006) en relación a la abundancia de individuos en las poblaciones. Dicho de otra forma, no es posible saber si el valor inicial registrado de la densidad o de la cobertura es el punto de equilibrio, y si la variación observada durante el estudio es una desviación con respecto al equilibrio teórico de estos atributos. Para poder resolver estas incógnitas, sería necesario estudiar la dinámica de la vegetación por muy largos periodos de tiempo, manteniendo los mismos sitios permanentes (Condit, 1995).

La existencia de mecanismos que hacen posible el mantenimiento del equilibrio en las comunidades primarias (Swaine *et al.*, 1987; Begon *et al.*, 2006; Pretzsch, 2009) no impidió que el BTC de la región mostrara cambios perceptibles en casi todos sus atributos. Este conjunto de resultados apunta a que los procesos encargados de mantener en equilibrio a la comunidad, que actúan incrementando o disminuyendo el valor del atributo, no están actuando de forma sincrónica o con la misma intensidad, tal como sugiere el concepto de recambio (Sheil y Phillips, 1995; Lewis *et al.*, 2004b; Phillips *et al.*, 2004) o la teoría de biogeografía de islas (Mac Arthur y Wilson, 1967). Esto es particularmente claro en el caso del recambio de individuos, en el cual la tasa de reclutamiento ha sido mucho más alta que la tasa de mortalidad y ha dado lugar a incrementos de hasta ca. 20 % anual en los dos bosques. Del mismo modo, se puede intuir que los procesos que afectan negativamente al área basal, a la biomasa y a la cobertura han operado generalmente con una menor intensidad que los procesos que incrementan el valor de estos atributos, produciendo aumentos en la magnitud de estas variables hacia el final del periodo de estudio, lo cual puede ser resultado de una serie de años relativamente favorables para el desarrollo del BTC en cuanto a la disponibilidad total de agua durante el año (los años 2010-2013 tuvieron una PAT por encima del promedio de los últimos 30 años).

5.6 Implicaciones del estudio de la dinámica de la vegetación

Estos resultados permiten suponer que, si el estudio se extendiera de forma indefinida se observarían oscilaciones positivas y negativas alrededor de un valor medio en todos los atributos comunitarios. Desafortunadamente, esta hipótesis aún tiene poco respaldo, ya que la información disponible para el BTC de Nizanda y para otros sitios similares continúa siendo escasa, y gran parte de los datos de dinámica de la vegetación que se han generado en sitios

permanentes no están disponibles para ser consultados públicamente. Es por este motivo que resulta de vital importancia el mantenimiento de sitios permanentes en éste y otros tipos de vegetación, ya que el conocimiento de la dinámica de los bosques maduros ayudará a poner en contexto otros procesos de vital importancia a nivel mundial, como el entendimiento de la dinámica de los bosques en regeneración, que cada vez cobran mayor importancia debido a la expansión que han registrado en los últimos años (Chazdon, 2014), y el entendimiento de procesos como el cambio climático global, que generan tendencias direccionales de cambio en las condiciones ambientales en las que se desarrollan todos los sistemas vegetales del planeta (Purves y Pacala, 2008).

Además, el estudio detallado de la dinámica de estos bosques puede dar lugar a la creación de estrategias de manejo forestal adecuadas, que no modifiquen drásticamente los procesos comunitarios y que coadyuven a disminuir la creciente presión sobre de este tipo de vegetación, al ofrecer una alternativa de aprovechamiento económico del territorio que ocupa el BTC, con el objetivo de que no sea sustituido por campos de cultivo o tierras para ganadería, como ya sucede actualmente en la región (Meave *et al.*, 2012; Alonso Fernández, 2015).

6 CONCLUSIONES

El estudio de la dinámica de corto plazo del bosque tropical caducifolio maduro de Nizanda permitió alcanzar las siguientes conclusiones.

En primer lugar, la dinámica de este bosque maduro puede ser sumamente variable en periodos cortos de tiempo, a pesar de no estar sujeto a procesos direccionales de cambio, y existe evidencia razonable para suponer que esta dinámica está fuertemente asociada a factores climáticos como la precipitación y su estacionalidad. La intensidad de la dinámica varía dependiendo del atributo, siendo más variables los atributos que conforman la estructura física y menos variables los que conforman la diversidad. Así mismo, la dinámica de los diferentes atributos comunitarios no necesariamente sigue las mismas tendencias en un mismo periodo.

En segundo lugar, el sustrato no ejerció un efecto considerable en la dinámica del bosque, aunque sí determina fuertemente la estructura física, la composición florística y la fisionomía en ambas comunidades.

Finalmente en tercer lugar, la dinámica de las poblaciones no necesariamente refleja la tendencia comunitaria. Esto significa que una especie puede tener una aportación relativa muy diferente para distintos atributos y, además, el comportamiento dinámico de la contribución de diferentes especies puede tener direcciones opuestas (incremento o disminución del atributo comunitario).

En este sentido, la presente investigación representa una aportación relevante para la comprensión de la dinámica de los bosques tropicales, y constituye una referencia inicial para el estudio de la vegetación secundaria de BTC, así como para el estudio de los posibles efectos del cambio climático global.

7 REFERENCIAS

- Alder, D., Synnott, T. J. (1992). *Permanent Sample Plot Techniques for Mixed Tropical Forest*. Oxford, R.U.: Oxford University Press.
- Alonso Fernández, C. (2015). *Dinámica de la Ganadería en una Localidad del Trópico Seco del Sur de México*. Tesis (Licenciatura en Biología), Universidad Nacional Autónoma de México, México D.F.
- Arroyo-Rodríguez, V., Melo, F. P. L., Martínez-Ramos, M., Bongers, F., Chazdon, R. L., Meave, J. A., Norden, N., Santos, B. A., Leal, I. R., Tabarelli, M. (en prensa). Multiple successional pathways in human-modified tropical landscapes: new insights from forest succession, forest fragmentation and landscape ecology research. *Biological Reviews*.
- Balvanera, P., Aguirre, E. (2006). Tree diversity, environmental heterogeneity, and productivity in a Mexican tropical dry forest. *Biotropica*, 38(4), 479–491.
- Begon, M., Townsend, C. R., Harper, J. L. (2006). *Ecology: from Individuals to Ecosystems* (4a ed.). Malden, E.U.A.: Blackwell Publishing.
- Brennan, M. J., Cobb III, H. D., Knabb, R. D. (2010). Observations of Gulf of Tehuantepec gap wind events from QuikSCAT: an updated event climatology and operational model evaluation. *Weather and Forecasting*, 25(2), 646–658.
- Castro Marín, G., Nygård, R., Gonzales Rivas, B., Oden, P. C. (2005). Stand dynamics and basal area change in a tropical dry forest reserve in Nicaragua. *Forest Ecology and Management*, 208(1-3), 63–75.
- Chang, X.-Y., Chen, B.-M., Liu, G., Zhou, T., Jia, X.-R., Peng, S.-L. (2015). Effects of climate change on plant population growth rate and community composition change. *PloS ONE*, 10(6), e0126228.
- Chaturvedi, R. K., Raghubanshi, A. S., Singh, J. S. (2012). Effect of grazing and harvesting on diversity, recruitment and carbon accumulation of juvenile trees in tropical dry forests. *Forest Ecology and Management*, 284, 152–162.

- Chave, J., Andalo, C., Brown, S., Cairns, M. A., Chambers, J. Q., Eamus, D., Fölster, H., Fromard, F., Higuchi, N., Kira, T., Lescure, J.-P., Nelson, B. W., Ogawa, H., Puig, H., Riéra, B., Yamakura, T. (2005). Tree allometry and improved estimation of carbon stocks and balance in tropical forests. *Oecologia*, 145(1), 87–99.
- Chave, J., Coomes, D., Jansen, S., Lewis, S. L., Swenson, N. G., Zanne, A. E. (2009). Towards a worldwide wood economics spectrum. *Ecology Letters*, 12(4), 351–366.
- Chave, J., Réjou-Méchain, M., Búrquez, A., Chidumayo, E., Colgan, M. S., Delitti, W. B. C., Duque, A., Eid, T., Fearnside, P. M., Goodman, R. C., Henry, M., Martínez-Yrizar, A., Mugasha, W. A., Muller-Landau, H. C., Mencuccini, M., Nelson, B. W., Ngomanda, A., Nogueira, E. M., Ortíz-Malavassi, E., Péllissier, R., Ploton, P., Ryan, C. M., Saldarriaga, J. G., Vieilledent, G. (2014). Improved allometric models to estimate the aboveground biomass of tropical trees. *Global Change Biology*, 20(10), 3177–3190.
- Chazdon, R. L. (2003). Tropical forest recovery: legacies of human impact and natural disturbances. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics*, 6(1), 51–71.
- Chazdon, R. L. (2014). *Second Growth: The Promise of Tropical Forest Regeneration in an Age of Deforestation*. Chicago, E.U.A.: University of Chicago Press.
- Condit, R. (1995). Research in large, long-term tropical forest plots. *Trends in Ecology & Evolution*, 10(1), 18–22.
- Condit, R., Hubbell, S. P., Foster, R. B. (1992). Short-term dynamics of a neotropical forest. *BioScience*, 42(11), 822–828.
- Condit, R., Hubbell, S. P., Foster, R. B. (1995). Mortality rates of 205 Neotropical tree and shrub species and the impact of a severe drought. *Ecological Monographs*, 65(4), 419–439.
- Dale, V. H., Joyce, L. A., McNulty, S., Neilson, R. P., Ayres, M. P., Flannigan, M. D., Hanson, P. J., Irland, L. C., Lugo, A. E., Peterson, C. J., Simberloff, D., Swanson, F. J., Stocks, B. J., Wotton, B. M. (2001). Climate change and forest disturbances: climate change can affect forests by altering the frequency, intensity, duration, and timing of fire, drought,

- introduced species, insect and pathogen outbreaks, hurricanes, windstorms, ice storms, or landslides. *BioScience*, 51(9), 723–734.
- Davies, S. J. (2001). Tree mortality and growth in 11 sympatric *Macaranga* species in Borneo. *Ecology*, 82(4), 920–932.
- Dechnik-Vázquez, Y., Meave, J. A., Pérez-García, E. A., Gallardo-Cruz, J. A., Romero-Romero, M. A. (sometido). The effect of treefall gaps on the understorey structure and composition of the tropical dry forest of Nizanda, Oaxaca, Mexico. *Journal of Tropical Ecology*.
- Denslow, J. S., Schultz, J. C., Vitousek, P. M., Strain, B. R. (1990). Growth responses of tropical shrubs to treefall gap environments. *Ecology*, 71(1), 165–179.
- Díaz, S., Cabido, M. (2001). Vive la différence: plant functional diversity matters to ecosystem processes. *Trends in Ecology & Evolution*, 16(11), 646–655.
- Escamilla-Zerón, J. G. (en preparación). *Contraste de la Estructura y la Diversidad del Bosque Tropical Caducifolio entre dos Sustratos Geológicos*. Tesis (Maestría en Ciencias), Universidad Nacional Autónoma de México, México D.F.
- Foré, S. A., Vankat, J. L., Schaefer, R. L. (1997). Temporal variation in the woody understorey of an old-growth *Fagus-Acer* forest and implications for overstorey recruitment. *Journal of Vegetation Science*, 8(5), 607–614.
- Fukami, T. (2010). Community assembly dynamics in space. En: Verhoef, H. A. y Morin, P. J. (Eds.), *Community Ecology: Processes, Models, and Applications*. Oxford, R.U.: Oxford University Press, pp. 45–54.
- Gourlet-Fleury, S., Blanc, L., Picard, N., Sist, P., Dick, J., Nasi, R., Swaine, M. D., Forni, E. (2005). Grouping species for predicting mixed tropical forest dynamics: looking for a strategy. *Annals of Forest Science*, 62(8), 785–796.
- Gunderson, L. H. (2000). Ecological resilience—in theory and application. *Annual Review of Ecology & Systematics*, 31, 425–439.

- Harper J. L. (1977). *Population Biology of Plants*. Londres, R.U.: Academic Press.
- Hartshorn, G. S. (1980). Neotropical forest dynamics. *Biotropica*, 12(2), 23–30.
- Hubbell, S. P. (2001). *The Unified Neutral Theory of Biodiversity and Biogeography*. Nueva Jersey, E.U.A.: Princeton University Press.
- Hubbell, S. P., Foster, R. B. (1986). Biology, chance, and history and the structure of tropical rain forest tree communities. En: Diamond, J. y Case, T. J. (Eds.), *Community Ecology* Nueva York, E.U.A.: Harper & Row, pp. 314–329.
- Janzen, D. H. (1988). Tropical dry forest: the most endangered major tropical ecosystem. En: Wilson, E. O., Peter, F. M. (Eds.), *Biodiversity*. Washington D.C., E.U.A.: National Academy Press, pp. 130–137.
- Kent, M., Coker, P. (1994). *Vegetation Description and Analysis: A Practical Approach*. Nueva York, E.U.A.: John Wiley & Sons.
- Korning, J., Balslev, H. (1994). Growth rates and mortality patterns of tropical lowland tree species and the relation to forest structure in Amazonian Ecuador. *Journal of Tropical Ecology*, 10(2), 151–166.
- Kottek, M., Grieser, J., Beck, C., Rudolf, B., Rubel, F. (2006). World map of the Köppen-Geiger climate classification updated. *Meteorologische Zeitschrift*, 15(3), 259–263.
- Kupers, S. (2013). *The Effect of Climate Variability on Secondary Succession of a Tropical Dry Forest in Nizanda, Southern Mexico*. Reporte (Estancia de investigación), Universidad Nacional Autónoma de México y Wageningen University, México, D.F.
- Lebrija-Trejos, E., Meave, J. A., Poorter, L., Pérez-García, E. A., Bongers, F. (2010). Pathways, mechanisms and predictability of vegetation change during tropical dry forest succession. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics*, 12(4), 267–275.
- Lebrija-Trejos, E., Bongers, F., Pérez-García, E. A., Meave, J. A. (2008). Successional change and resilience of a very dry tropical deciduous forest following shifting agriculture. *Biotropica*, 40(4), 422–431.

- Lebrija-Trejos, E., Pérez-García, E. A., Meave, J. A., Poorter, L., Bongers, F. (2011). Environmental changes during secondary succession in a tropical dry forest in Mexico. *Journal of Tropical Ecology*, 27(5), 477–489.
- Lewis, S. L., Phillips, O. L., Baker, T. R., Lloyd, J., Malhi, Y., Almeida, S., Higuchi, N., Laurance, W. F., Neill, D. A., Silva, J. N. M., Terborgh, J., Torres Lezama, A., Vásquez Martínez, R., Brown, S., Chave, J., Kuebler, C., Núñez Vargas, P., Vinceti, B. (2004a). Concerted changes in tropical forest structure and dynamics: evidence from 50 South American long-term plots. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London: Biological Sciences*, 359(1443), 421–436.
- Lewis, S. L., Phillips, O. L., Sheil, D., Vinceti, B., Baker, T. R., Brown, S., Graham, A. W., Higuchi, N., Hilbert, D. W., Laurance, W. F., Lejoly, J., Malhi, Y., Monteagudo, A., Núñez Vargas, P., Sonké, B., Nur Supardi, M. N., Terborgh, J. W., Vásquez Martínez, R. (2004b). Tropical forest tree mortality, recruitment and turnover rates: calculation, interpretation and comparison when census intervals vary. *Journal of Ecology*, 92(6), 929–944.
- Lohbeck, M., Poorter, L., Lebrija-Trejos, E., Martínez-Ramos, M., Meave, J. A., Paz, H., Pérez-García, E. A., Romero-Pérez, I. E., Tauro, A., Bongers, F. (2013). Successional changes in functional composition contrast for dry and wet tropical forest. *Ecology*, 94(6), 1211–1216.
- Mac Arthur, R. H., Wilson, E. O. (1967). *The Theory of Island Biogeography*. Nueva Jersey, E.U.A.: Princeton University Press.
- Matteucci, S. D., Colma, A. (1982). *Metodología para el Estudio de la Vegetación*. Washington D.C., E.U.A.: Secretaría General de la Organización de los Estados Americanos.
- Meave, J. A., Romero-Romero, M. A., Salas-Morales, S. H., Pérez-García, E. A., Gallardo-Cruz, J. A. (2012). Diversidad, amenazas y oportunidades para la conservación del bosque tropical caducifolio en el estado de Oaxaca, México. *Ecosistemas*, 21(1–2), 95–100.

- Mejía-Domínguez, N. R. (2006). *Dinámica de la Comunidad de Árboles de un Bosque Mesófilo de Montaña en la Sierra Madre del Sur (Oaxaca), México*. Tesis (Maestría en Ciencias), Universidad Nacional Autónoma de México, México D.F.
- Mejía-Domínguez, N. R., Meave, J. A., Díaz-Ávalos, C. (2012). Spatial structure of the abiotic environment and its association with sapling community structure and dynamics in a cloud forest. *International Journal of Biometeorology*, 56(2), 305–318.
- Melo, F. P. L., Martínez-Salas, E., Benítez-Malvido, J., Ceballos, G. (2009). Forest fragmentation reduces recruitment of large-seeded tree species in a semi-deciduous tropical forest of southern Mexico. *Journal of Tropical Ecology*, 26(1), 35–43.
- Miles, L., Newton, A. C., DeFries, R. S., Ravilious, C., May, I., Blyth, S., Kapos, V., Gordon, J. E. (2006). A global overview of the conservation status of tropical dry forests. *Journal of Biogeography*, 33(3), 491–505.
- Mora, F., Martínez-Ramos, M., Ibarra-Manríquez, G., Pérez-Jiménez, A., Trilleras, J., Balvanera, P. (2015). Testing chronosequences through dynamic approaches: time and site effects on tropical dry forest succession. *Biotropica*, 47(1), 38–48.
- Mueller, R. C., Scudder, C. M., Porter, M. E., Talbot Trotter, R., Gehring, C. A., Whitham, T. G. (2005). Differential tree mortality in response to severe drought: evidence for long-term vegetation shifts. *Journal of Ecology*, 93(6), 1085–1093.
- Mueller-Dombois, D., Ellenberg, H. (1974). *Aims and Methods of Vegetation Ecology*. Nueva York, E.U.A.: John Wiley & Sons.
- Murphy, P. G., Lugo, A. E. (1986). Ecology of tropical dry forest. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 17, 67–88.
- Nath, C. D., Dattaraja, H. S., Suresh, H. S., Joshi, N. V., Sukumar, R. (2006). Patterns of tree growth in relation to environmental variability in the tropical dry deciduous forest at Mudumalai, southern India. *Journal of Biosciences*, 31(5), 651–669.

- Peet, R. K. (1981). Changes in biomass and production during secondary forest succession. En: West, D. C., Shugart, H. H., Botkin, D. B. (Eds.), *Forest Succession*. Nueva York, E.U.A.: Springer, pp. 324–338.
- Pérez-García, E. A., Meave, J. A. (2004) Heterogeneity of xerophytic vegetation of limestone outcrops in a tropical deciduous forest region in southern México. *Plant Ecology*, 175(2), 147–163.
- Pérez-García, E. A., Meave, J. A., Cevallos-Ferriz, S. R. S. (2012). Flora and vegetation of the seasonally dry tropics in Mexico: origin and biogeographical implications. *Acta Botanica Mexicana*, 100, 149–193.
- Pérez-García, E. A., Meave, J. A., Gallardo, C. (2001). Vegetación y flora de la región de Nizanda, Istmo de Tehuantepec, Oaxaca, México. *Acta Botanica Mexicana*, 56, 19–88.
- Pérez-García, E. A., Meave, J. A., Villaseñor, J. L., Gallardo-Cruz, J. A., Lebrija-Trejos, E. E. (2010). Vegetation heterogeneity and life-strategy diversity in the flora of the heterogeneous landscape of Nizanda, Oaxaca, Mexico. *Folia Geobotanica*, 45(2), 143–161.
- Pérez-Gutiérrez, R., Solari, L. A., Gómez-Tuena, A., Valencia, V. A. (2009). El terreno Cuicateco: ¿cuenca oceánica con influencia de subducción del Cretácico Superior en el sur de México? Nuevos datos estructurales, geoquímicos y geocronológicos. *Revista Mexicana de Ciencias Geológicas*, 26(1), 222–242.
- Phillips, O. L., Gentry, A. H. (1994). Increasing turnover through time in tropical forests. *Science*, 263(5149), 954–958.
- Phillips, O. L., Baker, T. R., Arroyo, L., Higuchi, N., Killeen, T. J., Laurance, W. F., Lewis, S. L., Lloyd, J., Malhi, Y., Monteagudo, A., Neill, D. A., Núñez Vargas, P., Silva, J. N. M., Terborgh, J., Vásquez Martínez, R., Alexiades, M., Almeida, S., Brown, S., Chave, J., Comiskey, J. A., Czimczik, C. I., Di Fiore, A., Erwin, T., Kuebler, C., Laurance, S. G., Nascimento, H. E. M., Olivier, J., Palacios, W., Patiño, S., Pitman, N. C. A., Quesada, C. A., Saldías, M., Torres Lezama, A., Vinceti, B. (2004). Pattern and process in Amazon

- tree turnover, 1976-2001. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London: Biological Sciences*, 359(1443), 381–407.
- Pickett, S. T. A., Cadenasso, M. L. (2006). Vegetation dynamics. En: van der Maarel, E. (Ed.), *Vegetation Ecology* (2da ed.). Malden, E.U.A.: Blackwell Publishing, pp. 174–198.
- Pickett, S. T. A., White, P. S. (1985). *The Ecology of Natural Disturbance and Patch Dynamics*. San Diego, E.U.A.: Academic Press.
- Pineda-García, F., Paz, H., Meinzer, F. C. (2013). Drought resistance in early and late secondary successional species from a tropical dry forest: the interplay between xylem resistance to embolism, sapwood water storage and leaf shedding. *Plant, Cell & Environment*, 36(2), 405–418.
- Poorter, L., van der Sande, M. T., Thompson, J., Arets, E. J. M. M., Alarcón, A., Álvarez-Sánchez, J., Ascarrunz, N., Balvanera, P., Barajas-Guzmán, G., Boit, A., Bongers, F., Carvalho, F. A., Casanoves, F., Cornejo-Tenorio, G., Costa, F. R. C., de Castilho, C. V., Duivenvoorden, J. F., Dutrieux, L. P., Enquist, B. J., Fernández-Méndez, F., Finegan, B., Gormley, L. H. L., Healey, J. R., Hoosbeek, M. R., Ibarra-Manríquez, G., Junqueira, A. B., Levis, C., Licona, J. C., Lisboa, L. S., Magnusson, W. E., Martínez-Ramos, M., Martínez-Yrizar, A., Martorano, L. G., Maskell, L. C., Mazzei, L., Meave, J. A., Mora, F., Muñoz, R., Nych, C., Pansonato, M. P., Parr, T. W., Paz, H., Pérez-García, E. A., Rentería, L. Y., Rodríguez-Velázquez, J., Rozendaal, D. M. A., Ruschel, A. R., Sakschewski, B., Salgado-Negret, B., Schiatti, J., Simões, M., Sinclair, F. L., Souza, P. F., Souza, F. C., Stropp, J., ter Steege, H., Swenson, N. G., Thonicke, K., Toledo, M., Uriarte, M., van der Hout, P., Walker, P., Zamora, N., Peña-Claros, M. (en prensa). Diversity enhances carbon storage in tropical forests. *Global Ecology and Biogeography*.
- Prentice, I. C., Sykes, M. T., Cramer, W. (1993). A simulation model for the transient effects of climate change on forest landscapes. *Ecological Modelling*, 65(1), 51–70.
- Pretzsch, H. (2009). *Forests Dynamics, Growth and Yield: from Measurement to Model*. Berlín, Heidelberg, Alemania: Springer.

- Purves, D., Pacala, S. (2008). Predictive models of forest dynamics. *Science*, 320(5882), 1452–1453.
- R Core Team (2015). *R: A Language and Environment for Statistical Computing*. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. <http://www.R-project.org/>.
- Rees, M., Condit, R., Crawley, M., Pacala, S., Tilman, D. (2001). Long-term studies of vegetation dynamics. *Science*, 293(5530), 650–655.
- Romero-Pérez, I. E. (2011). *Sucesión Secundaria en un Bosque Tropical Caducifolio: Evaluación al Quinto Año del Establecimiento de una Cronosecuencia*. Tesis (Licenciatura en Biología), Universidad Nacional Autónoma de México, México D.F.
- Romero-Pérez, I. E. (2014). *Atributos Funcionales y Desempeño de Especies Arbóreas Durante la Sucesión Secundaria de un Bosque Tropical Caducifolio*. Tesis (Maestría en Ciencias), Universidad Nacional Autónoma de México, México D. F.
- Sagar, R., Raghubanshi, A. S., Singh, J. S. (2003). Tree species composition, dispersion and diversity along a disturbance gradient in a dry tropical forest region of India. *Forest Ecology and Management*, 186(1), 61–71.
- Sánchez-Azofeifa, G. A., Quesada, M., Rodríguez, J. P., Nassar, J. M., Stoner, K. E., Castillo, A., Garvin, T., Zent, E. L., Calvo-Alvarado, J. C., Kalacska, M. E. R., Fajardo, L., Gamon, J. A., Cuevas-Reyes, P. (2005). Research priorities for neotropical dry forests. *Biotropica*, 37(4), 477–485.
- Scheffer, M., Carpenter, S., Foley, J. A., Folke, C., Walker, B. (2001). Catastrophic shifts in ecosystems. *Nature*, 413, 591–596.
- Segura, G., Balvanera, P., Durán, E., Pérez, A. (2003). Tree community structure and stem mortality along a water availability gradient in a Mexican tropical dry forest. *Plant Ecology*, 169(2), 259–271.
- Semboli, O., Beina, D., Closset-Kopp, D., Gourlet-Fleury, S., Decocq, G. (2014). Does long-term monitoring of tropical forests using permanent plots provide unbiased results? *Applied Vegetation Science*, 17(4), 737–743.

- Sheil, D., Phillips, O. L. (1995). Evaluating turnover in tropical forests. *Science*, 268(5212), 894–895.
- Sheil, D., Jennings, S., Savill, P. (2000). Long-term permanent plot observations of vegetation dynamics in Budongo, a Ugandan rain forest. *Journal of Tropical Ecology*, 16(06), 865–882.
- Sheil, D., May, R. M. (1996). Mortality and recruitment rate evaluations in heterogeneous tropical forests. *Journal of Ecology*, 84(1), 91–100.
- Spellerberg, I. F., Fedor, P. J. (2003). A tribute to Claude Shannon (1916–2001) and a plea for more rigorous use of species richness, species diversity and the ‘Shannon–Wiener’ Index. *Global Ecology and Biogeography*, 12(3), 177–179.
- Stiling, P. (1999). *Ecology: Theories and Applications* (3ra ed.). Upper Saddle River, E.U.A.: Prentice Hall.
- Suresh, H. S., Dattaraja, H. S., Sukumar, R. (2010). Relationship between annual rainfall and tree mortality in a tropical dry forest: results of a 19-year study at Mudumalai, southern India. *Forest Ecology and Management*, 259(4), 762–769.
- Swaine, M. D., Lieberman, D., Hall, J. B. (1990). Structure and dynamics of a tropical dry forest in Ghana. *Vegetatio*, 88(1), 31–51.
- Swaine, M. D., Lieberman, D., Putz, F. E. (1987). The dynamics of tree populations in tropical forest: a review. *Journal of Tropical Ecology*, 3(4), 359–366.
- Terradas, J. (2001). *Ecología de la Vegetación: de la Ecofisiología de las Plantas a la Dinámica de Comunidades y Paisajes*. Barcelona, España: Omega.
- Tilman, D., Reich, P. B., Knops, J., Wedin, D., Mielke, T., Lehman, C. (2001). Diversity and productivity in a long-term grassland experiment. *Science*, 294(5543), 843–845.
- Tokeshi, M. (1999). *Species Coexistence: Ecological and Evolutionary Perspectives*. Cambridge, R.U.: Blackwell Science.

- Valladares, F., Allen, M. T., Percy, R. W. (1997). Photosynthetic responses to dynamic light under field conditions in six tropical rainforest shrubs occurring along a light gradient. *Oecologia*, 111(4), 505–514.
- van Bloem, S. J., Murphy, P. G., Lugo, A. E. (2007). A link between hurricane-induced tree sprouting, high stem density and short canopy in tropical dry forest. *Tree Physiology*, 27(3), 475–480.
- van den Elzen, E. (2010). *How Functional Traits of Trees Relate to Secondary Succession of a Tropical Dry Forest in Oaxaca, Mexico*. Tesis (Maestría en Ciencias), Wageningen University y Universidad Nacional Autónoma de México, Wageningen, Países Bajos.
- van der Maarel, E. (2006). Vegetation ecology – an overview. En: van der Maarel, E. (Ed.), *Vegetation Ecology* (2da ed.). Malden, E.U.A.: Blackwell Publishing, pp. 1–51.
- Welden, C. W., Hewett, S. W., Hubbell, S. P., Foster, R. B. (1991). Sapling survival, growth, and recruitment: relationship to canopy height in a neotropical forest. *Ecology*, 72(1), 35–50.
- White, P. S. (1979). Pattern, process, and natural disturbance in vegetation. *The Botanical Review*, 45(3), 229–299.
- Zanne, A. E., Lopez-Gonzalez, G., Coomes, D. A., Ilic, J., Jansen, S., Lewis, S. L., Miller, R. B., Swenson, N. G., Wiemann, M. C., Chave, J. (2009). Data from: Towards a worldwide wood economics spectrum. *Dryad Digital Repository*. (www.datadryad.org)

8 ANEXOS

ANEXO A. Script de la función para obtener el intervalo de confianza de los valores promedio de la estructura y la dinámica del bosque tropical caducifolio por el método de bootstrap en el lenguaje de programación R. En la función, el argumento *x* es un vector con los valores de interés, *r* es el número deseado de iteraciones y *alpha* es el nivel de significancia n el intervalo de confianza.

```
> boot.mean <- function (x, r=1000, alpha=0.05) {
> mean.r <- mean (x)
> vector <- c (1:r)
> for (i in 1:r) {
> vector [i] <- mean (sample (x, length (x), replace=TRUE)) }
> sort.vector <- sort (vector)
> pmin <- floor (r*(alpha/2))
> pmax <- ceiling (r*(1-(alpha/2)))
> min.b <- sort.vector [pmin]
> max.b <- sort.vector [pmax]
> res.frame <- matrix (nrow=1, ncol=5)
> colnames (res.frame) <- c ("Confidence level", " ", " Lower
  limit", " Mean (real)", " Upper limit")
> rownames (res.frame) <- c (" ")
> as.data.frame (res.frame) -> res.frame
> res.frame [1,1] <- paste ((100-(alpha*100)), " %")
> res.frame [1,2] <- c (" ")
> res.frame [1,3] <- as.numeric (min.b)
> res.frame [1,4] <- as.numeric (mean.r)
> res.frame [1,5] <- as.numeric (max.b)
> return (res.frame)
> }
```

ANEXO B. Listado de las especies de plantas registradas en las parcelas permanentes de BTC primario en Nizanda, Oaxaca.

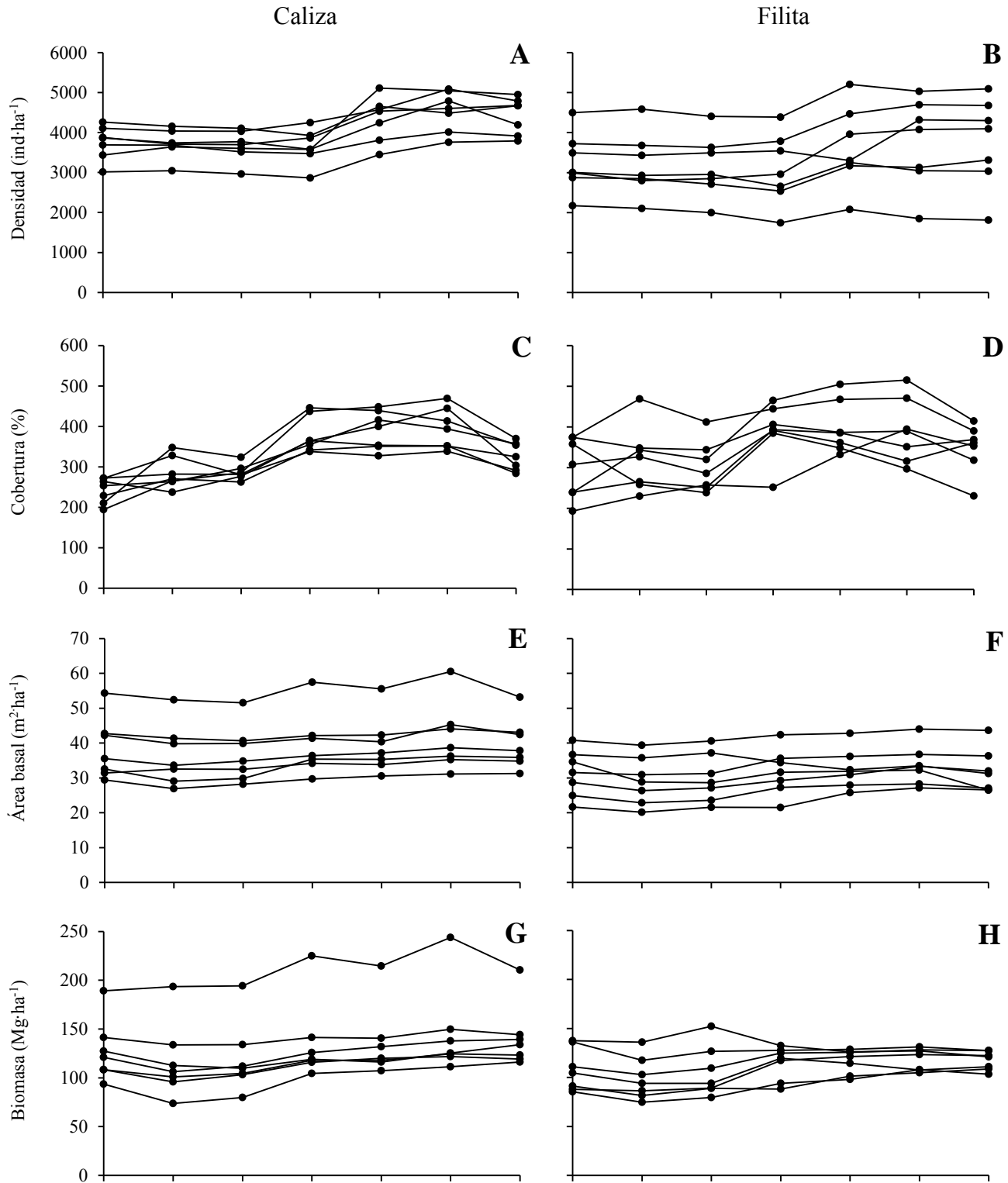
<i>Familias y especies</i>	<i>Sustrato</i>	
	<i>Caliza</i>	<i>Filita</i>
ACANTHACEAE		
<i>Aphelandra scabra</i> (Vahl) Sm.		•
AMARANTHACEAE		
<i>Iresine</i> sp.	•	•
<i>Lagrezia monosperma</i> (Rose) Standl.	•	•
ANACARDIACEAE		
<i>Amphipterygium simplicifolium</i> (Standl.) Cuevas-Figueroa	•	
<i>Astronium graveolens</i> Jacq.		•
<i>Pseudosmodingium multifolium</i> Rose	•	
ANNONACEAE		
<i>Annona squamosa</i> L.	•	•
APOCYNACEAE		
<i>Plumeria rubra</i> L.	•	•
<i>Tabernaemontana odontadeniiflora</i> A.O. Simoës & M.E. Endress	•	•
BIGNONIACEAE		
<i>Arrabidaea floribunda</i> (Kunth) Loes.	•	
<i>Handroanthus impetiginosus</i> (Mart. ex DC.) Mattos	•	•
BIXACEAE		
<i>Cochlospermum vitifolium</i> (Willd.) Spreng.		•
BORAGINACEAE		
<i>Cordia alliodora</i> (Ruiz & Pav.) Oken	•	•
<i>Cordia alba</i> (Jacq.) Roem. & Schult.	•	•
<i>Cordia truncatifolia</i> Bartlett		•
BURSERACEAE		
<i>Bursera excelsa</i> (Kunth) Engl.	•	•
<i>Bursera simaruba</i> (L.) Sarg.	•	•
CACTACEAE		
<i>Neobuxbaumia scoparia</i> (Poselg.) Backeb.	•	
<i>Opuntia</i> sp.		•
<i>Pachycereus pecten-aboriginum</i> (Engelm. ex S. Watson) Britton & Rose	•	•

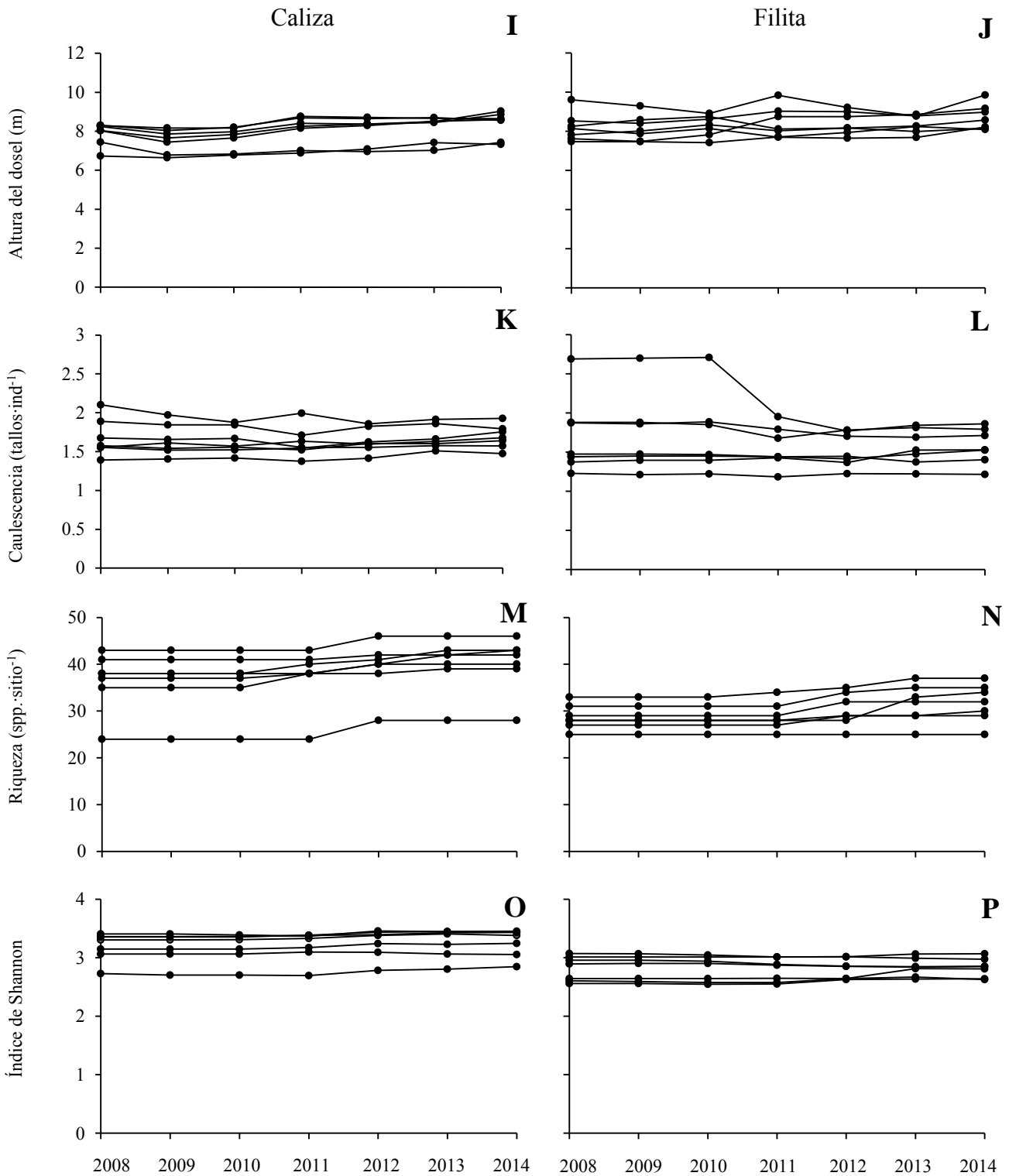
Familias y especies	Sustrato	
	Caliza	Filita
<i>Pilosocereus collinsii</i> (Britton & Rose) Byles & G.D. Rowley	•	•
CAPPARACEAE		
<i>Capparis indica</i> (L.) Druce.	•	•
<i>Capparis lundellii</i> Standl.	•	
<i>Capparis verrucosa</i> Jacq.	•	
<i>Forchhammeria pallida</i> Liebm.	•	•
<i>Morisonia americana</i> L.	•	
<i>Quadrella incana</i> (Kunth) Iltis & Cornejo	•	•
CARICACEAE		
<i>Jacaratia mexicana</i> A.DC.	•	•
CELASTRACEAE		
<i>Schaefferia frutescens</i> Jacq.	•	
COMBRETACEAE		
<i>Bucida macrostachya</i> Standl.	•	•
ERYTHOXYLACEAE		
<i>Erythroxylum havanense</i> Jacq.	•	•
EUPHORBIACEAE		
<i>Bernardia</i> aff. <i>mexicana</i> (Hook. & Arn.) Müll. Arg.	•	•
<i>Bernardia</i> sp.	•	
<i>Cnidocolus megacanthus</i> Breckon ex Fern.Casas	•	•
<i>Croton</i> aff. <i>fragilis</i> Kunth	•	
<i>Croton niveus</i> Jacq.	•	•
<i>Euphorbia schlechtendalii</i> Boiss.	•	•
<i>Hippomane mancinella</i> L.	•	
<i>Jatropha alamanii</i> Müll.Arg.	•	•
<i>Manihot oaxacana</i> D.J. Rogers & Appan	•	•
HERNANDIACEAE		
<i>Gyrocarpus mocinoi</i> Espejo	•	•
LEGUMINOSAE		
<i>Acacia picachensis</i> Brandegees	•	•
<i>Aeschynomene compacta</i> Rose	•	•
<i>Apoplanesia paniculata</i> C.Presl	•	•
<i>Bauhinia unguolata</i> L.		•
<i>Caesalpinia platyloba</i> S.Watson	•	•

Familias y especies	Sustrato	
	Caliza	Filita
<i>Caesalpinia</i> sp. 1	•	
<i>Caesalpinia</i> sp. 2		•
<i>Erythrina lanata</i> Rose	•	•
<i>Havardia campylacantha</i> (L. Rico & M. Sousa) Barneby & J.W. Grimes	•	•
<i>Leucaena lanceolata</i> S. Watson	•	
<i>Lonchocarpus emarginatus</i> Pittier	•	•
<i>Lonchocarpus lanceolatus</i> Benth.	•	
<i>Lonchocarpus lineatus</i> Pittier	•	
<i>Lonchocarpus torresiorum</i> M. Sousa	•	•
<i>Lonchocarpus</i> sp.	•	•
<i>Lysiloma divaricatum</i> (Jacq.) J.F.Macbr.	•	•
<i>Myrospermum frutescens</i> Jacq.		•
<i>Piptadenia flava</i> (DC.) Benth.		•
<i>Piptadenia obliqua</i> (Pers.) J.F.Macbr.	•	•
<i>Piptadenia</i> sp.		•
<i>Pterocarpus rohrii</i> Vahl	•	•
MALPIGHIACEAE		
<i>Bunchosia strigosa</i> Schltl.	•	•
<i>Lasiocarpus salicifolius</i> Liebm.	•	
<i>Malpighia emarginata</i> DC.	•	•
<i>Malpighia mexicana</i> A. Juss.	•	•
MALVACEAE		
<i>Bakeridesia gaumeri</i> (Standl.) D.M.Bates	•	
<i>Ceiba aesculifolia</i> (Kunth) Britten & Baker f.	•	
<i>Heliocarpus pallidus</i> Rose	•	
<i>Hibiscus kochii</i> Fryxell	•	•
<i>Luehea candida</i> (Moc. & Sessé ex DC.) Mart.		•
<i>Pseudobombax ellipticum</i> (Kunth) Dugand		•
MYRTACEAE		
<i>Eugenia</i> aff. <i>salamensis</i> Donn. Sm.		•
NYCTAGINACEAE		
<i>Neea</i> sp.	•	
<i>Pisonia aculeata</i> L.	•	
OPILIACEAE		
<i>Agonandra obtusifolia</i> Standl.		•
<i>Agonandra</i> sp.		•

Familias y especies	Sustrato	
	Caliza	Filita
POLYGONACEAE		
<i>Coccoloba liebmannii</i> Lindau	•	•
<i>Ruprechtia pallida</i> Standl.	•	•
PRIMULACEAE		
<i>Bonellia macrocarpa</i> (Cav.) B. Ståhl & Källersjö	•	•
RHAMNACEAE		
<i>Colubrina elliptica</i> (Sw.) Brizicky & W.L.Stern	•	
<i>Krugiodendron ferreum</i> (Vahl) Urb.	•	•
<i>Ziziphus amole</i> (Sessé et Moc.) M. C. Johnst.	•	
RUBIACEAE		
<i>Exostema caribaeum</i> (Jacq.) Schult.	•	•
<i>Randia obcordata</i> S. Watson	•	
<i>Randia thurberi</i> S. Watson	•	•
RUTACEAE		
<i>Amyris</i> sp. nov.	•	
<i>Esenbeckia berlandieri</i> Baill.	•	•
<i>Esenbeckia collina</i> Brandege	•	
<i>Pilocarpus racemosus</i> Vahl		•
<i>Zanthoxylum arborescens</i> Rose	•	•
<i>Zanthoxylum caribaeum</i> Lam.		•
SALICACEAE		
<i>Casearia tremula</i> (Griseb.) Griseb. ex C.Wright	•	•
SAPINDACEAE		
<i>Thouinia</i> sp.	•	•
<i>Thouinidium decandrum</i> (Humb. & Bonpl.) Radlk.	•	
SAPOTACEAE		
<i>Sideroxylon celastrinum</i> (Kunth) T.D.Penn.	•	•
<i>Sideroxylon obtusifolium</i> (Roem. & Schult.) T.D.Penn.	•	•
SCHOEPFIACEAE		
<i>Schoepfia</i> sp.	•	
SOLANACEAE		
<i>Physalis campechiana</i> L.		•
<i>Solanum diphyllum</i> L.	•	

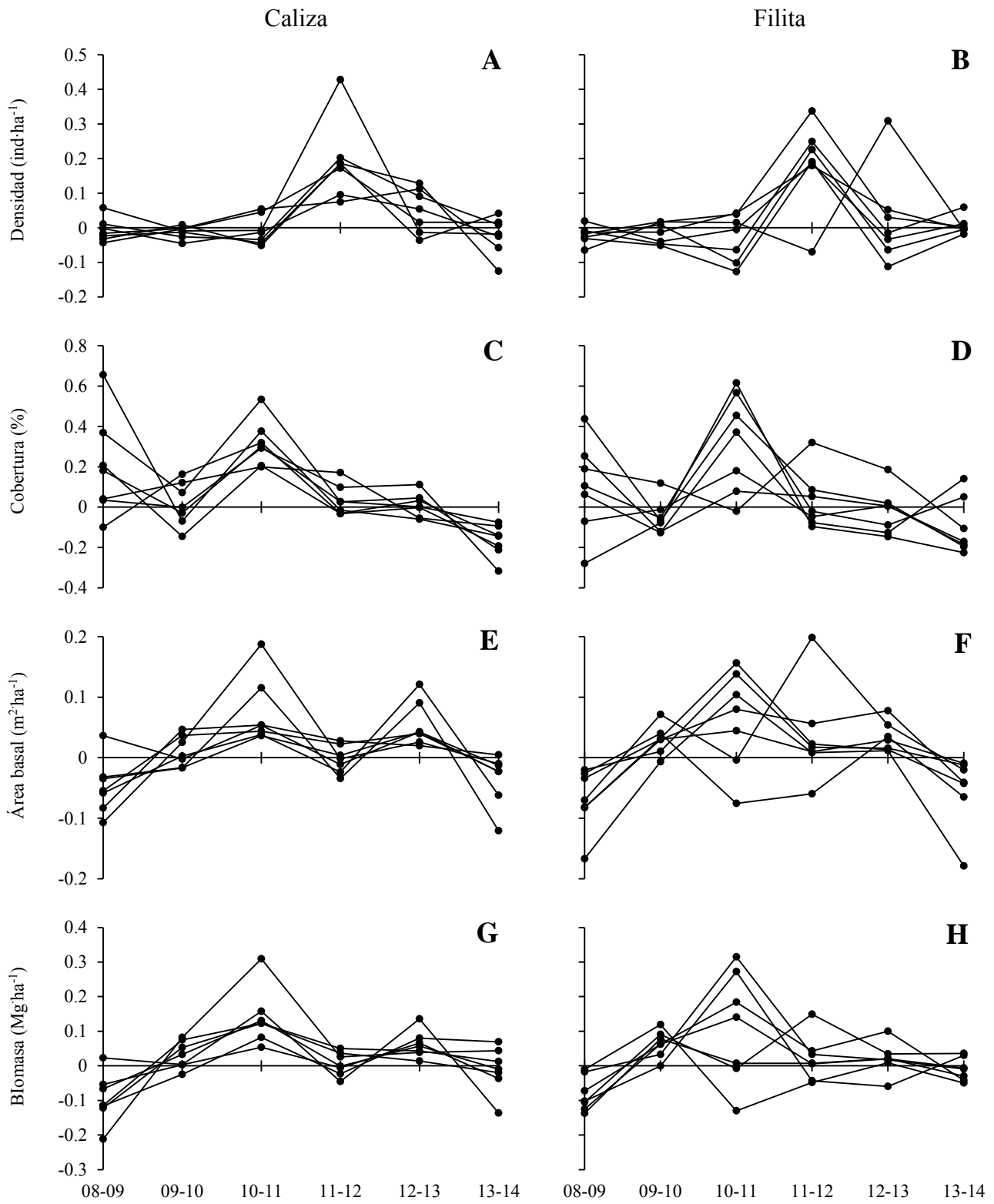
<i>Familias y especies</i>	<i>Sustrato</i>	
	<i>Caliza</i>	<i>Filita</i>
SURIANACEAE		
<i>Recchia connaroides</i> (Loes. & Soler.) Standl.	●	
ULMACEAE		
<i>Phyllostylon rhamnoides</i> (J.Poiss.) Taub.		●
URTICACEAE		
<i>Myriocarpa</i> sp.	●	
ZYGOPHYLLACEAE		
<i>Guaiacum sanctum</i> L.	●	

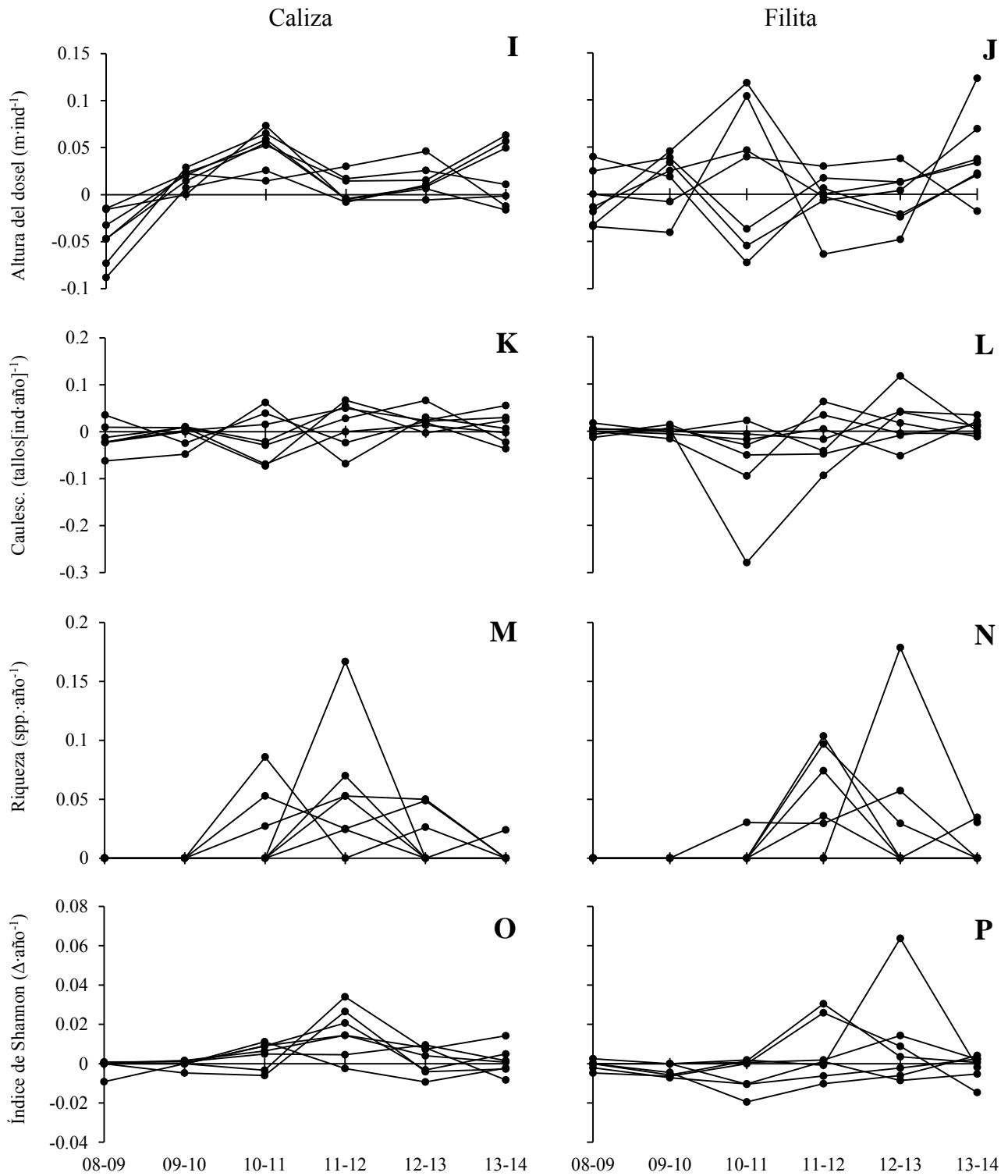
ANEXO C. Comportamiento temporal de los atributos comunitarios y sus tasas de cambio por sitio y sustrato geológico.



ANEXO C, FIGURA 1. Dinámica de los atributos estructurales por sitio del BTC sobre caliza (paneles de la izquierda; A, C, E, G, I y K) y sobre filita (paneles de la derecha; B, D, F, H, J y L) para (A, B) densidad, (C y D) cobertura, (E y F) área basal, (G y H) biomasa, (I y J) altura del dosel, (K y L) caulescencia, (M y N) riqueza de especies e (O y P) índice de Shannon. Cada serie representa los valores de un sitio dentro del sustrato correspondiente.

ANEXO C. Continuación.





ANEXO C, FIGURA 2. Tasas de cambio anuales de los atributos comunitarios por sitio del BTC sobre caliza (paneles de la izquierda; A, C, E, G, I, K, M, O) y sobre filita (paneles de la derecha) para (A, B) densidad, (C y D) cobertura, (E y F) área basal, (G y H) biomasa, (I y J) altura del dosel, (K y L) caulescencia, (M y N) riqueza de especies e (O y P) índice de Shannon. Cada serie representa los valores de una parcela dentro del sustrato correspondiente.