



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO

FACULTAD DE CIENCIAS

Modelación de la dinámica poblacional de *Mimosa
acantholoba* durante un proceso de sucesión
secundaria

T E S I S

QUE PARA OBTENER EL TÍTULO DE:

Biólogo

PRESENTA:

Gerardo Dávila Hernández

TUTOR

Edgar Javier González Liceaga

Ciudad Universitaria, CD.MX. 2020





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

Dávila
Hernández
Gerardo
55 49245577
Universidad Nacional Autónoma de México
Facultad de Ciencias
Biología
312003780

2. Datos del tutor

Dr.
Edgar Javier
González
Liceaga

3. Datos del sinodal 1

Dr.
Miguel
Martínez
Ramos

4. Datos del sinodal 2

Dra.
María Teresa
Valverde
Valdés

5. Datos del sinodal 3

Dr.
Ernesto Vicente
Vega
Peña

6. Datos del sinodal 4

Dr.
Jordan Kyrill
Golubov
Figueroa

7. Datos del trabajo escrito

Modelación de la dinámica poblacional de *Mimosa acantholoba* durante un proceso de sucesión secundaria

48 p

2020

Agradecimientos institucionales

A mi tutor, el Dr. Edgar Javier González Liceaga, por todo el tiempo dedicado y por la paciencia para guiarme a través de este proceso. Muchas gracias por confiar en mí y permitirme trabajar contigo.

Al Dr. Jorge Meave por todo su apoyo, su conocimiento y por acompañar la realización de este proyecto.

Al resto de los miembros de mi comité sinodal por sus valiosos comentarios y sugerencias que ayudaron a mejorar este trabajo: Dr. Miguel Martínez Ramos, Dra. María Teresa Valcerde Valdés, Dr. Ernesto Vicente Vega Peña y Dr. Jordan Kyrill Golubov Figueroa.

A todos los miembros del Laboratorio de Ecología y Diversidad Vegetal de la Facultad de Ciencias, por su ayuda en campo y su apoyo constante para la formación de este trabajo.

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

Al proyecto PAPIIT IN218416, "Dinámica de un bosque tropical caducifolio del sur de México: análisis desde la perspectiva de los procesos antagónico".

Agradecimientos personales

A mi familia por todo, en especial a mis papás. Por su amor, por apoyarme siempre y por enseñarme las cosas más importantes. A mis amigas y amigos de la carrera: Carmen, Rodriog, Marianita, Luis Guillermo, Saúl, Enya, Víctor, Ana, Itzel y muchas amigas y amigos más. Gracias por crecer juntos y por ser mi parte favorita de estos años. A Celia por acompañarme siempre y aprender juntos. Espero poder vivir su compañía mucho tiempo más y saber agradecerles de verdad.

Resumen

La sucesión secundaria es el proceso por el cual, después de un disturbio, ocurre un conjunto de cambios secuenciales en una comunidad, en su estructura, en su diversidad y en la abundancia de sus especies, hasta que ésta alcanza una condición relativamente estable. En bosques, se ha observado que a medida que avanza la sucesión, disminuye la temperatura y la disponibilidad de luz a nivel del sotobosque, mientras que la disponibilidad de agua aumenta. Estos cambios permiten un reemplazo de especies, ya que no todas cuentan con las características necesarias para desarrollarse en las diferentes condiciones ambientales a lo largo del gradiente sucesional. Algunas de estas especies presentan un mejor desempeño en términos de biomasa o de densidad de individuos en ciertas etapas sucesionales, en comparación con otras especies de la misma comunidad. La especie arbórea *Mimosa acantholoba* presenta un desempeño particularmente interesante, pues alcanza niveles de biomasa y densidad de individuos muy altas, lo que la hace una especie dominante al inicio de la sucesión en el bosque tropical caducifolio de Nizanda, Oaxaca. Anteriormente se ha estudiado su dominancia desde una perspectiva de ecología de comunidades; sin embargo, estudiar la dinámica poblacional de *M. acantholoba* a través de sus procesos demográficos (e.g. supervivencia, crecimiento y fecundidad), podría ayudar a entender mejor el cambio en su dominancia a través de la sucesión. Así, el objetivo de este trabajo fue caracterizar la dinámica poblacional de *M. acantholoba*, modelando esta dinámica en función de la edad sucesional. Para esto se construyó un modelo integral de proyección poblacional usando datos obtenidos a lo largo de 13 años de una población localizada en el bosque tropical caducifolio de Nizanda, Oaxaca.

De acuerdo con los resultados, todas las tasas vitales tienen una relación positiva con la altura de los individuos. Además, la supervivencia de los individuos aumenta conforme avanza la edad sucesional, mientras que su tasa de crecimiento permanece relativamente constante durante toda la sucesión. La fecundidad disminuye conforme avanza la sucesión, sin embargo, el reclutamiento a través de semillas producidas por árboles de la población (reclutamiento directo) resultó insuficiente para que ésta crezca, ya que no es capaz de contrarrestar la mortalidad. El modelo poblacional que considera solamente reclutamiento directo proyecta una disminución continua de la tasa finita de crecimiento (λ) poblacional conforme avanza la sucesión, contraria al aumento que se esperaba en los primeros años de la sucesión. Sin embargo, al considerar el reclutamiento proveniente de otras fuentes tales como la producción de rebrotes o la dispersión de semillas hacia la población (reclutamiento indirecto), λ aumenta rápidamente en los primeros años y posteriormente disminuye, manteniéndose constante con un valor de 1 en etapas tardías, por lo que el tamaño poblacional permanece constante. De esta forma, en el bosque maduro permanece una población pequeña constituida principalmente por individuos pequeños

que en su mayoría mueren de un año al otro. A pesar de que el tamaño poblacional predicho difiere grandemente del tamaño poblacional observado, este modelo presenta un mejor ajuste a nivel de λ a los datos observados, con respecto al modelo que no considera reclutamiento indirecto. Esto sugiere que el reclutamiento indirecto puede ser un factor fundamental en la dinámica poblacional de *M. acantholoba*. El estudio de otras etapas del ciclo de vida no observadas en este estudio, tales como la dispersión, la producción de rebrotes o la germinación puede ser muy importante para entender mejor la dinámica poblacional de *M. acantholoba*.

PALABRAS CLAVE: sucesión secundaria, bosque tropical caducifolio, modelo integral de proyección poblacional, procesos demográficos, tasas vitales, tasa de crecimiento poblacional.

Abstract

Secondary succession is the process by which, after a disturbance, a whole set of sequential changes occurs in a community, in its structure, in its diversity and in the abundance of its species, until it reaches a relatively stable condition. In forests, the temperature and availability of light at the understory level decrease as the succession advances, while the availability of water increases. These changes allow a replacement of species, since not all of them have the necessary characteristics to develop in the different environmental conditions along the successional gradient. Some of these species perform better in terms of biomass or density of individuals at certain successional stages, compared to other species in the same community. The tree species *Mimosa acantholoba* shows a particularly interesting performance, since it reaches very high levels of biomass and density of individuals, making it a dominant species at the beginning of the succession in the tropical deciduous forest of Nizanda, Oaxaca. Its dominance was previously studied from a community ecology perspective; however, studying the population dynamics of *M. acantholoba* through its demographic processes (e.g. survival, growth and fecundity), could help to better understand the change in its dominance through succession. Thus, the objective of this study was to characterize the population dynamics of *M. acantholoba*, modeling its dynamics according to the age of succession. For this purpose, an integral projection model was constructed using data obtained over 13 years from a population located in the tropical dry forest of Nizanda, Oaxaca.

According to the results, all the vital rates have a positive relation with the height of the individuals. In addition, the survival of the individuals increases as it advances the successional age, whereas its growth rate remains relatively constant during the whole succession. Fecundity decreases as the succession progresses, however, recruitment through seeds produced by trees in the population (direct recruitment) proved to be insufficient for the population to grow, since it was not able to compensate for mortality. The population model that considers only direct recruitment projects a continuous decrease in the finite growth rate (λ) of the population as the succession advances, as opposed to the increase that was expected in the first years of the succession. However, when considering recruitment from other sources such as sprouting or seed dispersal to the population (indirect recruitment), λ increases rapidly in the first years and subsequently decreases, remaining constant at a value of 1 in late stages, so that the population size remains constant. In this way, a small population remains in the mature forest, consisting mainly of small individuals that mostly die from one year to the next. Although the predicted population size differs greatly from the observed population size, this model presents a better fit at the λ level to the observed data than the model that does not consider indirect recruitment. This suggests that indirect recruitment may be a key factor in the population

dynamics of *M. acantholoba*. The study of other stages of the life cycle not observed in this study, such as dispersal, sprouting or germination, may be very important to better understand the population dynamics of *M. acantholoba*.

KEYWORDS: secondary succession, tropical dry forest, integral projection model, demographic processes, vital rates, population growth rate.

Índice general

1. Introducción	9
1.1. Sucesión secundaria	9
1.2. Sucesión secundaria en bosques tropicales caducifolios	10
1.3. Sucesión secundaria en el bosque tropical caducifolio de la región de Ni- zanda, Oaxaca	11
1.4. Dinámica poblacional	11
1.5. Aproximaciones metodológicas al estudio de la sucesión secundaria	13
1.6. Objetivos e hipótesis	13
2. Métodos	15
2.1. Sitio de estudio	15
2.2. Especie bajo estudio	15
2.3. Diseño experimental	15
2.4. Modelación de la dinámica poblacional	17
2.5. Modelación de las tasas vitales	18
3. Resultados	22
3.1. Tasas vitales	22
3.2. Dinámica poblacional	28
4. Discusión	33
4.1. Comportamiento de la supervivencia, crecimiento y fecundidad a lo largo de la sucesión	33
4.2. Cambio en los atributos poblacionales a lo largo de la sucesión	36
4.3. Consideraciones metodológicas	38
5. Conclusión	40
6. Referencias	41
A. Apéndice	46

Índice de figuras

2.1. Diseño experimental	17
3.1. Probabilidad de supervivencia para los individuos de diferentes tamaños y en sitios con distintas edades sucesionales	23
3.2. Tasa anual de crecimiento promedio para individuos de diferentes tamaños y en sitios de diferentes edades sucesionales de acuerdo con el modelo.	24
3.3. Probabilidad de reproducción para individuos de diferentes alturas a lo largo de la sucesión.	25
3.4. Número de frutos que producen individuos de diferentes alturas a lo largo de la sucesión.	26
3.5. Número de semillas por fruto para individuos de diferentes tamaños a lo largo de la sucesión.	26
3.6. Probabilidad de establecimiento de un recluta dependiendo de la edad sucesional	27
3.7. Estructura de tamaños observada de los reclutas	27
3.8. Cambio en la dinámica poblacional a lo largo de la sucesión	28
3.9. Cambio de las estructuras de tamaño calculadas para diferentes edades sucesionales (sin reclutamiento indirecto)	29
3.10. Cambio de las estructuras de tamaño calculadas para diferentes edades sucesionales (con reclutamiento indirecto).	30
3.11. Tamaño poblacional proyectado	31
3.12. Tasa de crecimiento poblacional	32
A.1. Función g en su forma discreta	46
A.2. Función de transición y supervivencia, p , en su forma discreta	47
A.3. Función f en su forma discreta	48

1. Introducción

En regiones tropicales es común que después de algunos años de realizar prácticas agrícolas, debido a causas socioeconómicas, políticas y de productividad, los campos agropecuarios sean abandonados (Aide *et al.* 2000). Cuando ocurre este abandono comienza un proceso de recolonización del hábitat y de retroalimentación entre el crecimiento de la vegetación y las condiciones ambientales, que se conoce como *sucesión secundaria* (Letcher *et al.* 2015). A la vegetación que se forma durante este proceso se le conoce como *vegetación secundaria*. Si no hay grandes disturbios externos que afecten a la comunidad, después de muchos años, ésta es capaz de llegar a un estado relativamente estable en el tiempo (Horn, 1974). A la comunidad vegetal que se encuentra en este estado se le conoce como *vegetación madura*. En el último siglo ha estado ocurriendo un proceso generalizado de cambio de uso de suelo en todo el mundo, en el que la vegetación nativa, en muchos casos bosques, está siendo sustituida, a través del cambio de uso de suelo, por vegetación secundaria (Lambin y Meyfroidt, 2011; Meyfroidt y Lambin, 2011). Entender los mecanismos que constituyen el proceso de sucesión secundaria puede ayudarnos a comprender mejor los mecanismos de regeneración de estos ecosistemas.

1.1. Sucesión secundaria

La sucesión secundaria se define como el proceso de recolonización y de cambios secuenciales en la estructura y composición de las comunidades que ocurren después de un disturbio, y que van dirigiendo a la comunidad hacia una condición relativamente estable en el tiempo (Horn, 1974; Shugart, 2004, 2012). Estos cambios pueden seguir diferentes trayectorias dependiendo del sistema en el que ocurra este proceso. En bosques, por ejemplo, la sucesión secundaria se caracteriza por un aumento a través del tiempo en la abundancia de árboles, la biomasa, la riqueza de especies, la heterogeneidad espacial y la similitud florística con la matriz de bosque maduro (Robinson *et al.* 2015; Van Breugel *et al.* 2006).

Finegan (1996) describió tres etapas de la sucesión secundaria en un bosque tropical lluvioso. La primera se caracteriza por la presencia de hierbas, arbustos y plantas trepadoras. El crecimiento rápido de plántulas de árboles de vida corta provoca que se forme un dosel continuo, iniciándose así la segunda etapa. Bajo este dosel mueren los individuos que dominaron la primera etapa y crecen plántulas de árboles longevos de crecimiento lento. La tercera etapa se caracteriza por la presencia dominante de estos últimos. La presencia y abundancia diferencial de especies en las tres etapas está muy ligada a las condiciones ambientales en cada momento de la sucesión secundaria. El crecimiento de las primeras especies implica cambios en la estructura del bosque, lo que a su vez

provoca cambios en las condiciones ambientales. Estas nuevas condiciones promueven el crecimiento de especies diferentes de las primeras (Letcher *et al.* 2015). Así, se produce una *dinámica de retroalimentación* entre el ambiente y la comunidad vegetal, que transforma el ecosistema (Gutierrez y Fey, 1975). Por lo tanto, la presencia de ciertas especies durante la sucesión tiene efectos sobre la forma en la que ésta se desarrolla.

Las especies que crecen en momentos sucesionales distintos suelen presentar características morfológicas o fisiológicas relacionadas con un mejor desempeño en condiciones ambientales particulares (Leemans, 2012). Por lo tanto, diferentes especies de la comunidad se establecen y crecen de forma diferencial en distintos momentos de la sucesión secundaria de acuerdo con sus atributos funcionales. Con base en estas diferencias se pueden distinguir distintos grupos de especies en el contexto sucesional. A pesar de que existen diferentes clasificaciones y de que la distinción entre los grupos de especies puede variar, se reconocen principalmente dos grupos. Las *especies pioneras* son aquellas que se establecen y se desempeñan mejor en etapas sucesionales tempranas, mientras que las *especies de bosque maduro* son aquellas que se desempeñan mejor en etapas tardías de la sucesión.

Las especies pioneras, al ser las primeras en establecerse y crecer, provocan los primeros cambios en las condiciones ambientales bajo las que se desarrollarán las siguientes especies en establecerse (Wallace y Romney, 1980). Por lo tanto, la presencia de ciertas especies pioneras puede facilitar u obstruir el desempeño de otras, ya sea a través de cambios ambientales o a través de la competencia o de la facilitación. Además, se ha observado que las especies dominantes determinan en gran medida procesos comunitarios como el mantenimiento de la diversidad o de la función del ecosistema (Sasaki y Lauenroth, 2011; Smith y Knapp, 2003). Así, las especies pioneras dominantes tendrán un papel particularmente importante en la comunidad a lo largo de la sucesión secundaria.

1.2. Sucesión secundaria en bosques tropicales caducifolios

Los bosques tropicales caducifolios se han definido como los bosques tropicales que presentan una precipitación anual entre los 250 y 2000 mm, además de una estacionalidad de lluvia y de sequía muy marcada (Becknell *et al.* 2012). Diversos trabajos han estudiado la sucesión secundaria en bosques tropicales caducifolios (Dupuy *et al.* 2012; Lebrija-Trejos *et al.* 2011; Mora *et al.* 2015; Pineda-García *et al.* 2013; Rozendaal *et al.* 2016). En estos sistemas, el factor limitante más importante es la disponibilidad de agua y, en menor medida, la disponibilidad de luz y la temperatura del aire (Lebrija-Trejos *et al.* 2011; Pineda-García *et al.* 2013). La disponibilidad de agua, más baja en comparación con los bosques húmedos, se traduce en tasas de crecimiento relativamente bajas en los bosques tropicales caducifolios, y por lo tanto, en menores cambios en la biomasa total del bosque a lo largo de la sucesión (Rozendaal *et al.* 2016). Además, debido a la estacionalidad de lluvia, el crecimiento se produce solamente en la época lluviosa del año. Debido a los fuertes filtros ambientales que se presentan en las etapas iniciales de la sucesión, durante las primeras etapas estos ecosistemas suelen ser dominados por muy pocas especies (Markesteyn *et al.* 2011; Rozendaal *et al.* 2016).

1.3. Sucesión secundaria en el bosque tropical caducifolio de la región de Nizanda, Oaxaca

Lebrija-Trejos *et al.* (2008) describieron de manera general los cambios en la vegetación durante la sucesión secundaria en el bosque tropical caducifolio de la región de Nizanda. Estos autores encontraron una fase caracterizada por el crecimiento de arbustos, la cual abarca los primeros tres años de la sucesión. Después de esta etapa, se presentan árboles de *Mimosa acantholoba* y otras especies de árboles de talla pequeña. Posteriormente, el dosel, formado principalmente por individuos de esta especie, permite el crecimiento de árboles que caracterizan la fase más tardía de la sucesión. *M. acantholoba* ha sido considerada como especie pionera o especie sucesionalmente temprana en este sistema (Lebrija-Trejos *et al.* 2008; Romero-Pérez, 2014).

En términos de las condiciones ambientales, y consistente con la teoría general de la sucesión, se ha visto que en este sistema existe una disminución de la disponibilidad de luz, así como de la temperatura del suelo y del aire, conforme avanza la sucesión. Por otro lado, la disponibilidad de agua en el suelo aumenta en las primeras etapas, pero en etapas siguientes decrece nuevamente (Lebrija-Trejos *et al.* 2010).

En términos de área basal y de densidad de individuos, *Mimosa acantholoba* es una especie dominante en relación con otras especies del bosque tropical caducifolio de Nizanda (Lebrija-Trejos *et al.* 2008; Lebrija-Trejos *et al.* 2010; Romero-Pérez, 2014). Sin embargo, no se sabe mucho sobre los factores que determinan esta dominancia. Algunas características que se han propuesto para explicar su desempeño en etapas tempranas son la esbeltez de las hojas (largo / ancho) y el alto contenido de masa seca foliar, así como una alta densidad de la madera (Romero-Pérez, 2014; Romero *et al.* 2019). *M. acantholoba* comparte muchas de estas características con otras especies de sucesión temprana; sin embargo, su desempeño demográfico parece ser muy distinto ya que ninguna presenta valores de abundancia de individuos o área basal tan grandes. Esto sugeriría que algún otro aspecto de su ciclo de vida podría ser un componente importante y que condicione su dominancia durante la sucesión temprana. El estudio de su demografía y su dinámica poblacional podría arrojar luz sobre estas preguntas.

1.4. Dinámica poblacional

Los patrones observables a nivel de la comunidad de plantas durante la sucesión secundaria, tales como los cambios en la densidad y en la estructura de las poblaciones, así como en la composición y en la diversidad de especies, son consecuencia de la dinámica poblacional de las especies que conforman la comunidad. Una de las formas en las que se pueden describir los cambios en las poblaciones a través del tiempo y, en particular, a través de la sucesión secundaria, es mediante el estudio de su dinámica poblacional. La *dinámica poblacional* se define como el cambio en el número de individuos de una población a través del tiempo o del espacio (Gillman, 2005). Ésta es el resultado de los *procesos demográficos* de los individuos que la conforman, es decir, su supervivencia, crecimiento y reproducción.

Las *tasas vitales* describen el comportamiento promedio de los procesos demográficos en la población, los cuales pueden variar entre individuos y a través del tiem-

po. Para entender la dinámica de una población es importante conocer el comportamiento de estas tasas vitales.

En una población, los individuos que la componen pueden tener características muy diferentes. Algunas de estas características tienen efectos considerables en los procesos demográficos, por lo que para entender mejor la dinámica poblacional es importante tomarlas en cuenta. A las características individuales con las cuales se estructura a las poblaciones se les llama *variables de estado*. Una variable de estado usada comúnmente en árboles es su tamaño, medido como la altura del individuo o como su área basal (Tuljapurkar y Caswell, 1997; Zuidema *et al.* 2010).

Los modelos integrales de proyección (IPM por sus siglas en inglés) permiten analizar la dinámica de poblaciones estructuradas a través del uso de variables continuas (Easterling *et al.* 2000). Estos modelos requieren describir las tasas vitales como funciones de probabilidad que dependen de la variable de estado. Estas funciones se conjuntan en una nueva, llamada *núcleo* (*kernel* en inglés), la cual describe la dinámica poblacional (ver Método).

La modelación de la dinámica poblacional suele basarse en el número de individuos que sobrevive de un año al siguiente (los individuos que se restan de la población) y el número de individuos que nacen y se establecen durante ese periodo (los individuos que se suman a la población). Sin embargo, al considerar este escenario, está implícito que no llegan ni se van nuevos individuos por vías distintas a la supervivencia o la fecundidad, es decir, se considera a la población cerrada. En muchos casos, las poblaciones en estado natural no están cerradas, y la entrada de individuos de otras poblaciones puede determinar la dinámica real de la población objeto de estudio (Malanson y Cairns, 1997). En estos casos la comunidad puede estar determinada por la matriz de vegetación que rodea a los sitios en sucesión (Bartha *et al.* 2003; Guevara y Laborde, 1993; Purata, 1986). Existen además otros procesos por los cuales pueden ingresar individuos nuevos a la población por vías diferentes a la inmigración a través de la dispersión de semillas. Por ejemplo, la existencia de un banco de semillas o en algunos casos la producción de rebrotes pueden incluso ser una entrada de individuos mayor que la producida por vía de semillas (Muir y Yamamoto, 2003).

Las poblaciones que se encuentran en una comunidad en sucesión secundaria, y en particular para las especies sucesionalmente tempranas, comienzan a crecer, por vía de la producción local de semillas, solamente cuando los individuos que la componen han madurado suficiente para producirlas. Sin embargo, debido a que estas poblaciones son las primeras en colonizar los sitios en sucesión, la entrada de los primeros individuos debe suceder a través de procesos diferentes tales como la dispersión desde fuentes externas a la población, a través de un banco de semillas o de la producción de rebrotes. Por lo tanto, estas vías de reclutamiento indirecto de individuos pueden tener un papel muy importante en la dinámica poblacional, especialmente en etapas tempranas.

En el caso de *M. acantholoba* se ha observado que no se produce un banco de semillas en el en el bosque tropical caducifolio de Nizanda (Meave *et al.* 2012; Mena, 2009). Además, a pesar de que se han realizado estudios sobre la lluvia de semillas en la región recientemente, no se ha logrado observar claramente este proceso para *M. acantholoba* (Cervantes, 2018), por lo que no se cuenta con información acerca de la proporción

de semillas que entran a la población a través de la dispersión de semillas desde fuera. No obstante, se conoce que *M. acantholoba* es la especie que más rebrotes producen a lo largo de la sucesión (Lebrija-Trejos, 2004), siendo una posible vía del aumento observado en la densidad de individuos o en el área basal.

La información con la que se contó para realizar este estudio no permite distinguir entre el reclutamiento originado a partir de la dispersión de semillas de aquél reclutamiento generado de la producción de rebrotes. Sin embargo, sí se puede distinguir el reclutamiento generado a través de semillas de la población. Debido a esto, en este trabajo se considera como *reclutamiento directo* a aquél reclutamiento originado a través de semillas de las plantas de la población, y se considera como *reclutamiento indirecto* al reclutamiento originado por vías diferentes a la producción de semillas de las plantas de la población, por lo que aquí se incluyen la inmigración por dispersión de semillas y la producción de rebrotes.

Así, debido a la importancia que puede tener el reclutamiento indirecto en las poblaciones, modelar la dinámica poblacional de *M. acantholoba* considerando no solamente el reclutamiento directo sino también el reclutamiento indirecto puede ayudar a comprender mejor a las poblaciones a lo largo de la sucesión secundaria, particularmente para especies pioneras.

1.5. Aproximaciones metodológicas al estudio de la sucesión secundaria

Debido a que los patrones de cambio en la sucesión secundaria solamente pueden observarse una vez que han transcurrido muchos años, es difícil observar directamente los sitios de estudio a lo largo de todo el proceso sucesional. Una alternativa al seguimiento continuo es el método de sustitución de tiempo por espacio (Becknell *et al.* 2018). Este método consiste en inferir una tendencia temporal a partir de datos de un conjunto de sitios con diferentes edades sucesionales. Al resultado se le llama *cronosecuencia* (Pickett, 1989). Sin embargo, el uso de este método implica realizar importantes supuestos que pueden limitar la validez de los resultados. Por ejemplo, se supone que todos los sitios que forman parte de la cronosecuencia difieren solamente en su edad sucesional o que las condiciones ambientales desde entonces han sido las mismas para todos los sitios (Johnson y Miyanishi, 2008; Mora *et al.* 2015). No obstante, su aplicación permite estudiar la sucesión secundaria en un periodo de tiempo relativamente corto en comparación con estudios de seguimiento a largo plazo. Además, al usar este método en combinación con el de de seguimiento a largo plazo, el nivel de predictibilidad mejora considerablemente lo que implica que se profundiza en la comprensión del proceso de sucesión secundaria (Foster y Tilman, 2000; Lebrija-Trejos *et al.* 2010; Ramula *et al.* 2009).

1.6. Objetivos e hipótesis

Debido a la dominancia de *M. acantholoba* durante gran parte de la sucesión secundaria y a su posible influencia en el proceso sucesional, este trabajo busca caracterizar y modelar la dinámica poblacional de esta especie a lo largo de la sucesión secundaria. Esto se logrará a través de la obtención de información de los procesos demográficos y su

modelación. Las tasas vitales derivadas de dicha información se integrarán en un modelo poblacional dependiente de la edad sucesional para analizar el efecto del reclutamiento indirecto en el comportamiento de sus atributos poblacionales.

La hipótesis de este trabajo es que el conjunto de cambios ecológicos presentes al inicio de la sucesión, tales como las condiciones ambientales, la estructura de la comunidad o las interacciones bióticas que ocurren, favorece el desempeño en los procesos demográficos de la población de *M. acantholoba* y, por lo tanto, su crecimiento poblacional en los primeros años de la sucesión secundaria. Así, se espera que, en los primeros años de la sucesión, la supervivencia, la tasa de crecimiento individual y la fecundidad sean más altas en comparación con lo que ocurre en edades sucesionales más avanzadas. Por lo tanto, en un escenario sin reclutamiento indirecto, se espera que la tasa finita de crecimiento poblacional sea mayor que 1 durante los primeros años de sucesión secundaria (alrededor de los 20 años de abandono), decreciendo y volviéndose menor que 1 en etapas posteriores. Al considerar el efecto del reclutamiento indirecto, se espera que la tasa de crecimiento alcance valores más altos al inicio de la sucesión igualmente, sin embargo ésta no llegaría a ser cero debido a la entrada constante de individuos.

2. Métodos

2.1. Sitio de estudio

La región de Nizanda (16°39'30" N, 95°00'40" O) se encuentra ubicada en la vertiente del Pacífico del Istmo de Tehuantepec, Oaxaca. El clima es cálido subhúmedo con lluvias en verano ($Aw_0(w)igw''$). La precipitación anual es de 900 mm y se concentra casi totalmente en la estación de lluvias, que abarca de junio a septiembre (Pérez-García *et al.* 2010). Debido a la heterogeneidad del paisaje en la zona, se pueden distinguir siete tipos de vegetación: bosque de galería, matorral espinoso, matorral xerófilo, sabana, bosque tropical caducifolio, selva mediana (subcaducifolia y subperennifolia), así como vegetación acuática y subacuática, aunque la vegetación dominante de la región es el bosque tropical caducifolio (Pérez-García *et al.* 2001). En esta zona la agricultura de tipo roza, tumba y quema es una de las principales actividades humanas, por lo que es común encontrar parcelas abandonadas que entran en un proceso de sucesión secundaria (Romero-Pérez, 2014).

2.2. Especie bajo estudio

Mimosa acantholoba (Willd.) Poir. (considerada en este trabajo con las sinonimias *Mimosa acantholoba* var. *eurycarpa* y *Mimosa eurycarpa*) es una especie de la familia Fabaceae, común en bosques tropicales caducifolios de México y América Central (R. J. Brienen *et al.* 2010). Sus individuos alcanzan más de 7 m de altura y 20 cm de diámetro a la altura del pecho (DAP, i.e., a 1.30 m sobre el suelo). En el sitio de estudio se han fechado individuos de hasta 40 años de edad (R. J. W. Brienen *et al.* 2009). Posee hojas deciduas, delgadas, que caen al final de la época de lluvias, entre noviembre y diciembre, compuestas de peciolos cortos con alto contenido de masa seca (masa seca / masa total), relacionado con la resistencia al estrés (R. J. Brienen *et al.* 2010; Romero-Pérez, 2014). Sus flores están dispuestas en inflorescencias con forma de capítulos (Grether, 2000), y su producción de frutos en el sitio de estudio abarca desde el mes de julio hasta finales de noviembre (Romero-Pérez, 2014). Presenta madera porosa anular con una densidad alta y un bajo contenido de agua, características asociadas con un buen desempeño en ambientes secos (Romero *et al.* 2019).

2.3. Diseño experimental

En la región de Nizanda, Oaxaca, se estableció una cronosecuencia en el año 2003, conformada por 16 parcelas, de 30 m², en campos agrícolas con diferentes edades de abandono

(0, 1, 3, 5, 7, 9, 10, 11, 16, 18, 23, 30, 36, 40, 56 y 60 años) y una parcela en un sitio de bosque maduro. Debido a que no se conoce la edad del bosque maduro, se supuso para esta última tenía una edad de 100 años. Desde entonces, se realizan censos anuales en cada parcela después de la época de lluvia. En cada censo se registra la altura (m) y la supervivencia de los individuos, los cuales permanecen marcados desde su primer registro. Se registró la altura en lugar del diámetro a la altura del pecho debido a que es una medida comparable entre los individuos del dosel y del sotobosque. Se sigue el diseño experimental descrito por Lebrija-Trejos (2004), el cual consiste en establecer, para cada parcela, cuatro transectos de 20 m de largo por 5 m de ancho, divididos en cuadros de 5 m² separados entre sí por corredores de 2 m de ancho (Fig. 2.1). En las parcelas se mide la altura de los individuos con un DAP ≥ 1 cm en cuatro cuadros de 2 m², los individuos con un DAP ≥ 2.5 cm en ocho cuadros de 5 m² y los individuos con un DAP ≥ 5 cm en todos los cuadros. También se midieron los individuos con un DAP > 1 cm y con más de 30 cm de altura en cuadros anidados cubriendo un área total de 32 m², estos individuos fueron considerados como el sotobosque. La información obtenida de estos muestreos ha sido registrada por el Laboratorio de Ecología y Diversidad Vegetal de la Facultad de Ciencias de la UNAM.

Los datos de reproducción se obtuvieron de un muestreo en el sitio de estudio durante el periodo de producción de frutos en noviembre de 2017 (Maldonado, 2014), siguiendo el mismo diseño experimental descrito arriba. Para cada árbol vivo de *M. acantholoba* registrado en los años anteriores, se registró la presencia o ausencia de estructuras reproductivas. Para conocer el número de semillas que produjeron los árboles reproductivos se contó el número de frutos en una rama elegida aleatoriamente. A partir de este conteo y la estimación visual del número aproximado de ramas del mismo tamaño que forman la copa del árbol, se estimó el número total de frutos presentes en el árbol. Se colectó una muestra de frutos (108 frutos de un total de 15 individuos) de algunos de estos árboles, procurando árboles de diferentes tamaños. Finalmente, se contó el número de semillas de cada fruto. Con estos datos se buscó conocer la proporción de individuos activos reproductivamente, la cantidad de frutos producidos por individuo y la cantidad de semillas por fruto.

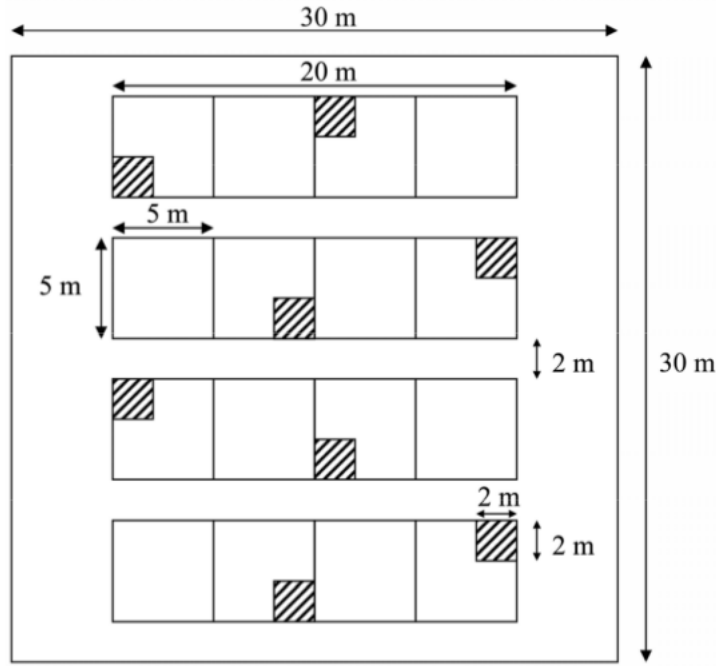


Figura 2.1: Diseño experimental para el muestreo en campo. El cuadro de mayor tamaño representa una parcela. Los transectos están divididos en 4 cuadros de 5m^2 . Los cuadros de 2m^2 (diagonales) se miden todos los individuos con un $\text{DAP} \geq 1\text{ cm}$. Tomado de Lebrija-Trejos (2004)

2.4. Modelación de la dinámica poblacional

La modelación de la dinámica poblacional se hizo a través de un IPM (Easterling *et al.* 2000). En su forma más general, estos modelos se describen con la siguiente ecuación:

$$n_{t+1}(y) = \int k(x,y,t)n_t(x)dx, \quad (2.1)$$

donde n es el número de individuos de tamaño x , medido como el logaritmo natural de la altura, en la edad sucesional t , con $t = 1,2,\dots,100$, y k es el núcleo (o kernel). Esta última función puede a su vez descomponerse como

$$k(y,x) = p(x,y,t) + f(x,y,t), \quad (2.2)$$

donde la función p describe la probabilidad de que un individuo de tamaño x sobreviva en el tiempo t y tenga un tamaño y en el tiempo $t + 1$, y la función f describe el número de reclutas de tamaño y al tiempo $t + 1$ que tiene un individuo de tamaño x al tiempo t .

La función p se divide a su vez de la forma

$$p(x,y,t) = s(x,t)g(x,y,t), \quad (2.3)$$

donde s es la probabilidad de supervivencia de un individuo de tamaño x al tiempo t y g es la probabilidad al tiempo t que tiene un individuo de altura x de cambiar a una altura y al tiempo siguiente.

La fecundidad, f , se puede expresar de la forma

$$f(x, y, t) = f_1(x, t) f_2(x, t) f_3(x, t) f_4(t) f_5(y), \quad (2.4)$$

donde f_1 es la probabilidad que tiene un individuo de tamaño x a la edad sucesional t de reproducirse, f_2 es el número promedio del número de frutos que tiene un individuo de tamaño x en la edad sucesional t , f_3 es el número promedio del número de semillas que tiene un fruto de un individuo de tamaño x en la edad sucesional t , f_4 es una función que describe la probabilidad promedio de establecerse que tiene una semilla (germinar y producir un recluta, i.e. un individuo nuevo en la población) en la edad sucesional t y f_5 es la probabilidad de que un recluta tenga tamaño y al tiempo $t + 1$.

Por lo tanto, el producto de los componentes incluidos en la función de fecundidad expresa el número de reclutas de tamaño y que produce en promedio un individuo de tamaño x a la edad sucesional t .

2.5. Modelación de las tasas vitales

Para modelar la función g se utilizó un modelo lineal mixto (LMM por sus siglas en inglés) con una distribución normal de la variable de respuesta (altura). En el caso de las funciones s , f_1 y f_3 se utilizaron modelos lineales generalizados mixtos (GLMM por sus siglas en inglés). Para s y f_1 , al ser variables binarias, se utilizó la función de enlace logit y una distribución binomial de la variable dependiente. Para f_3 se utilizó una función de enlace log y una distribución Poisson de la variable dependiente. Al usar GLMM, los modelos ajustados para f_2 tomaban valores biológicamente irreales al extrapolar el modelo a combinaciones de valores de edad y tamaño para los que no se tienen datos. Debido a esto, se ajustó un modelo aditivo generalizado mixto (GAMM por sus siglas en inglés) con la forma de un *tensor* (análogo a considerar la interacción de las variables, altura y edad sucesional, en modelos lineales) y con una distribución binomial negativa.

En todos los modelos, se tomaron como efectos fijos la altura de los individuos y la edad sucesional. Los efectos aleatorios fueron la parcela, el individuo, anidado en la parcela, y el año de muestreo debido a las posibles diferencias entre años (por ejemplo, nivel de precipitación). Los modelos se construyeron en el programa R (R Core Team, 2018) usando los paquetes `lme4` (Bates *et al.* 2015) y `gamm4` (Wood y Scheipl, 2017). Como principal criterio para la selección de modelos, se consideró a aquellos que tuvieran el mayor número de parámetros, ya que se considera que al incluir más parámetros se logra abarcar más variación. Ya que en algunos casos los grados de libertad no fueron suficientes para calcular todos los parámetros, se eligieron los modelos más complejos ajustables a los datos. Cuando sólo existía un modelo con el mayor número de parámetros calculados, se usó éste. Cuando existían dos o más modelos con igual número de parámetros como los más complejos, se utilizó el criterio de información de Akaike (AIC), usando el paquete `AICcmodavg` (Mazerolle, 2019) en R, para elegir el modelo a utilizar.

Debido a que no fue posible registrar el proceso de establecimiento de nuevos individuos en campo, la función f_4 se ajustó usando de las funciones f_1 , f_2 , f_3 y de las estructuras de tamaño observadas (i.e. el número de individuos en cada categoría de tamaño). Para esto se calculó, para cada edad sucesional, la cantidad de semillas producidas

de acuerdo con la estructura de tamaños de los individuos y con las funciones de fecundidad calculadas, de la siguiente forma:

$$b_t = \int f_1(x,t)f_2(x,t)f_3(x,t)n_t(x)dx. \quad (2.5)$$

donde b_t es el número de semillas producido a la edad sucesional t y n_t es el número de individuos de tamaño x en la edad sucesional t .

Posteriormente, se obtuvo la cantidad observada de reclutas (individuos registrados en el sotobosque) nuevos del año siguiente y se supuso que éstos provenían de b_t . Así, la probabilidad de establecimiento en una edad t , f_4 , se calculó como el cociente de b_t y esta cantidad. En total se calcularon valores de f_4 para los años 2, 3, 4, 10, 24, 26, 27 y 64 de la sucesión (*i.e.*, los años anteriores a aquellos en los que se tiene registro de reclutas). A partir de estos datos se ajustaron modelos aditivos generalizados (GAM por sus siglas en inglés) con la forma de un *spline* (equivalente a considerar de una sola variable, la edad sucesional, en modelos lineales) y se seleccionó el modelo a utilizar siguiendo el procedimiento descrito anteriormente.

Por último, para calcular la función de los tamaños de los nuevos individuos, f_5 , se utilizó la densidad de probabilidad de la distribución de tamaños observada en el primer año de la sucesión. Nótese que se trabajó bajo el supuesto de que f_5 es la misma para todas las edades sucesionales.

Una vez calculadas las funciones de las tasa vitales, se construyeron versiones discretas de éstas usando matrices de diferentes dimensiones. Este procedimiento se tradujo, para cada edad sucesional, en un valor escalar (para f_4), en vectores (para s , f_1 , f_2 , f_3 y f_4) y en una matriz (para g) dependiendo del número de variables involucradas en la función. Así, la función de supervivencia es una matriz de la siguiente forma

$$\mathbf{S} = \begin{pmatrix} s_{1,1} & s_{1,2} & \cdots & s_{1,T} \\ s_{2,1} & s_{2,2} & \cdots & s_{2,T} \\ \vdots & \vdots & \ddots & \vdots \\ s_{I,1} & s_{I,2} & \cdots & s_{I,T} \end{pmatrix} \quad (2.6)$$

donde I es el intervalo de tamaño más grande para la edad t y T es la máxima edad sucesional.

La función de crecimiento es el conjunto

$$G = \{\mathbf{G}_t \mid t = 1, 2, \dots, T\} \quad (2.7)$$

donde \mathbf{G}_t es una matriz de la siguiente forma

$$\mathbf{G}_t = \begin{pmatrix} g_{1,1} & g_{1,2} & \cdots & g_{1,I} \\ g_{2,1} & g_{2,2} & \cdots & g_{2,I} \\ \vdots & \vdots & \ddots & \vdots \\ g_{I,1} & g_{I,2} & \cdots & g_{I,I} \end{pmatrix} \quad (2.8)$$

Además, se evitó el desalojo no intencional de probabilidad en la función G siguiendo el método propuesto por Williams *et al.* (2012). Posteriormente se calculó la tasa de crecimiento promedio, i.e, la diferencia entre el tamaño x y el tamaño y proyectado para todos los individuos de cada edad sucesional.

Usando la misma notación, la probabilidad de reproducción está representada como la siguiente matriz:

$$\mathbf{F}_1 = \begin{pmatrix} f_{1,1}^1 & f_{1,2}^1 & \cdots & f_{1,T}^1 \\ f_{2,1}^1 & f_{2,2}^1 & \cdots & f_{2,T}^1 \\ \vdots & \vdots & \ddots & \vdots \\ f_{I,1}^1 & f_{I,2}^1 & \cdots & f_{I,T}^1 \end{pmatrix} \quad (2.9)$$

donde el superíndice indica la función de fecundidad que representa la matriz, en este caso f_1 . De forma análoga el número de frutos producido por individuo está representada por:

$$\mathbf{F}_2 = \begin{pmatrix} f_{1,1}^2 & f_{1,2}^2 & \cdots & f_{1,T}^2 \\ f_{2,1}^2 & f_{2,2}^2 & \cdots & f_{2,T}^2 \\ \vdots & \vdots & \ddots & \vdots \\ f_{I,1}^2 & f_{I,2}^2 & \cdots & f_{I,T}^2 \end{pmatrix} \quad (2.10)$$

La matriz que corresponde al número de semillas producidas por fruto es:

$$\mathbf{F}_3 = \begin{pmatrix} f_{1,1}^3 & f_{1,2}^3 & \cdots & f_{1,T}^3 \\ f_{2,1}^3 & f_{2,2}^3 & \cdots & f_{2,T}^3 \\ \vdots & \vdots & \ddots & \vdots \\ f_{I,1}^3 & f_{I,2}^3 & \cdots & f_{I,T}^3 \end{pmatrix} \quad (2.11)$$

Las funciones f_4 y f_5 , al depender solamente de una variable cada una, en su forma discreta toman la forma de un vector; por lo tanto la probabilidad de establecimiento está representada como

$$\mathbf{f}_4 = \begin{pmatrix} f_1^4 \\ f_2^4 \\ \vdots \\ f_T^4 \end{pmatrix} \quad (2.12)$$

De igual forma, la distribución de tamaños de los reclutas es el vector:

$$\mathbf{f}_5 = \begin{pmatrix} f_1^5 \\ f_2^5 \\ \vdots \\ f_J^5 \end{pmatrix} \quad (2.13)$$

Así, la función k en su forma discreta es el conjunto

$$K = \{\mathbf{K}_t \mid t = 1, 2, \dots, T\} \quad (2.14)$$

Esta función se forma a partir del producto punto de las funciones anteriores, es decir:

$$\mathbf{K}_t = \mathbf{s}_t \times \mathbf{G}_t + \mathbf{f}_{1t} \times \mathbf{f}_{2t} \times \mathbf{f}_{3t} \times f_{4t} \times \mathbf{f}_5 \quad (2.15)$$

Las estructuras de tamaño para cada edad sucesional t corresponden al siguiente vector:

$$\mathbf{n}_t = \begin{pmatrix} n_1 \\ n_2 \\ \vdots \\ n_I \end{pmatrix} \quad (2.16)$$

mientras que el tamaño poblacional en una edad sucesional t es

$$N_t = \sum_{i=1}^I \mathbf{n}_{ti} \quad (2.17)$$

Estos vectores se obtuvieron a partir de la iteración de la ecuación 2.1, es decir, como

$$\mathbf{n}_{t+1} = \mathbf{K}_t \times \mathbf{n}_t \quad (2.18)$$

tomando como \mathbf{n}_1 el vector inicial observado, es decir, el correspondiente al primer año de la sucesión.

Posteriormente, las tasas de crecimiento transitorias, λ_t , se calcularon como

$$\lambda(t) = \frac{\int n_{t+1}(x)dx}{\int n_t(x)dx} \quad (2.19)$$

que en su forma discreta se presenta como

$$\lambda_t = \frac{\sum_{i=1}^I \mathbf{n}_{t+1}}{\sum_{i=1}^I \mathbf{n}_t} \quad (2.20)$$

En el caso del reclutamiento indirecto, se estimó un parámetro c que minimizara la diferencia entre la tasa de crecimiento calculada y la tasa de crecimiento observada (calculada como la 2.20 usando los tamaños poblacionales observados), $\Delta\lambda$. Para esto se construyó una función que calculara $\Delta\lambda$ al agregar una cantidad de individuos c , equivalentes al número de individuos provenientes de reclutamiento indirecto. Se utilizó el método de optimización de L-BFGS-B (usado para optimizar funciones con un gran número de parámetros) para obtener el valor c que lograra minimizar $\Delta\lambda$ a través de la función `optim` en R. Así, se calculó una nueva tasa de crecimiento con reclutamiento indirecto, λ_I , de la forma

$$\lambda(t)_I = \frac{\int n_{t+1}(x)dx + c}{\int n_t(x)dx} \quad (2.21)$$

donde la adición de c representa el reclutamiento indirecto. Esta ecuación se discretiza de forma análoga a la ecuación 2.20. Por último, se les asignaron los nuevos tamaños y a través de f_5 , mediante el producto $c \times \mathbf{f}_5$. De esta manera se integraron estos individuos a la estructura de la población estudiada.

3. Resultados

3.1. Tasas vitales

Todas las tasas vitales modeladas por GLMM mostraron una relación negativa con la edad sucesional y positiva con el tamaño de los individuos, aunque en algunos casos el efecto de la edad sucesional fue mínimo (*e.g* para g , f_1 y f_3 , Tabla 3.1).

Modelo	Intercepto β_0	Edad sucesional β_1	Altura β_2	Interacción β_3
$s(x, t)$	3.943	-0.201	0.779	0.059
$g(x, y, t)$	0.220	-0.002	0.852	0.001
$f_1(x, t)$	-3.803	-0.008	2.019	0.0002
$f_3(x, t)$	1.173	-0.002	0.198	—

Cuadro 3.1: Parámetros estimados de las tasas vitales

Para la supervivencia, s , el modelo más complejo que fue posible ajustar fue

$$s(x, t) = \text{logistic}(\beta_0 + \beta_1 x + \beta_2 t + \beta_3 x t + p_k x + q_l x + r_l t), \quad (3.1)$$

con $k = 2003, \dots, 2016$; $l = 1, \dots, 17$, donde x es el logaritmo de la altura del individuo, t es la edad sucesional, y p_k , q_l y r_l representan las modificaciones a las pendientes β_1 , β_2 y β_3 (valores en Tabla 3.1) que multiplican el efecto del año de censo k y de la parcela l , respectivamente.

De acuerdo con el modelo, la probabilidad de sobrevivir es cercana a uno en los primeros años de la sucesión para los individuos de prácticamente todas las alturas consideradas (Fig. 3.1, región amarilla) y decrece mientras avanza la sucesión, en especial para individuos de menor talla (Fig. 3.1, aumento en la región roja en edades sucesionales avanzadas).

En el caso de la función de crecimiento, g , el modelo con más parámetros que fue posible ajustar fue

$$g(x, y, t) = \frac{1}{\sigma\sqrt{2\pi}} \exp\left(-\frac{(y - (\beta_0 + \beta_1 x + \beta_2 t + \beta_3 x t + p_k + q_k x + r_l + u_l x))^2}{2\sigma^2}\right), \quad (3.2)$$

con $k = 2003, \dots, 2016$; $l = 1, \dots, 17$, donde y es el logaritmo de la altura del individuo en el tiempo $t + 1$, x es el logaritmo de la altura del individuo en el tiempo t , t es la edad sucesional, β_1 , β_2 , β_3 son parámetros que describen el efecto de la altura, la edad sucesional y

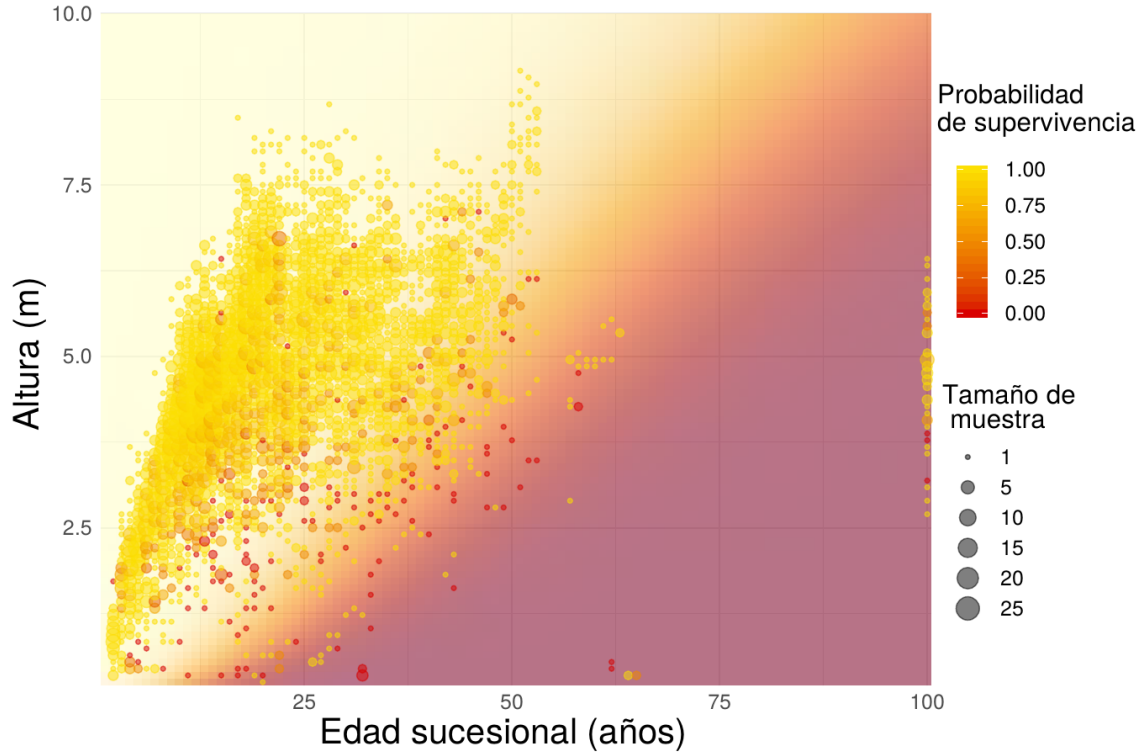


Figura 3.1: Probabilidad de supervivencia para los individuos de diferentes tamaños y en sitios con distintas edades sucesionales de acuerdo con el modelo ajustado. Cada círculo indica un conjunto de datos observados. El color de los círculos indica la proporción de supervivencia en la muestra. El color del fondo indica los valores predichos por el modelo para cada altura y cada edad sucesional.

su interacción, respectivamente (valores en la Tabla 3.1), p_k , y r_l representan las modificaciones al intercepto por el efecto del año de censo k y de la parcela l , respectivamente, y q_k y u_l representan las modificaciones a las pendientes.

De acuerdo con el modelo ajustado, la tasa de crecimiento promedio (cambio de tamaño promedio de acuerdo al modelo) es mayor para individuos más pequeños y disminuye en individuos de mayor talla. En los primeros años de la sucesión y para individuos grandes, el crecimiento promedio adopta valores negativos. Sin embargo, el patrón observado permanece prácticamente constante durante el avance de la sucesión hasta etapas tardías (Fig. 3.2).

Para la probabilidad de reproducción, el modelo con más parámetros fue

$$f_1(x, t) = \text{logistic}(\beta_0 + \beta_1 x + \beta_2 t + p_l), \quad (3.3)$$

con $l = 1, \dots, 17$, donde x es el tamaño del individuo, t es la edad sucesional y p_l representan las modificaciones al intercepto por el efecto de la parcela l . Se utilizó una distribución binomial para describir la distribución de f_1 .

De acuerdo con este modelo, se puede observar que la probabilidad de reproducción es siempre mayor en individuos más altos, y esta probabilidad decrece ligeramente en edades sucesionales avanzadas (Fig. 3.3, Tabla 3.1).

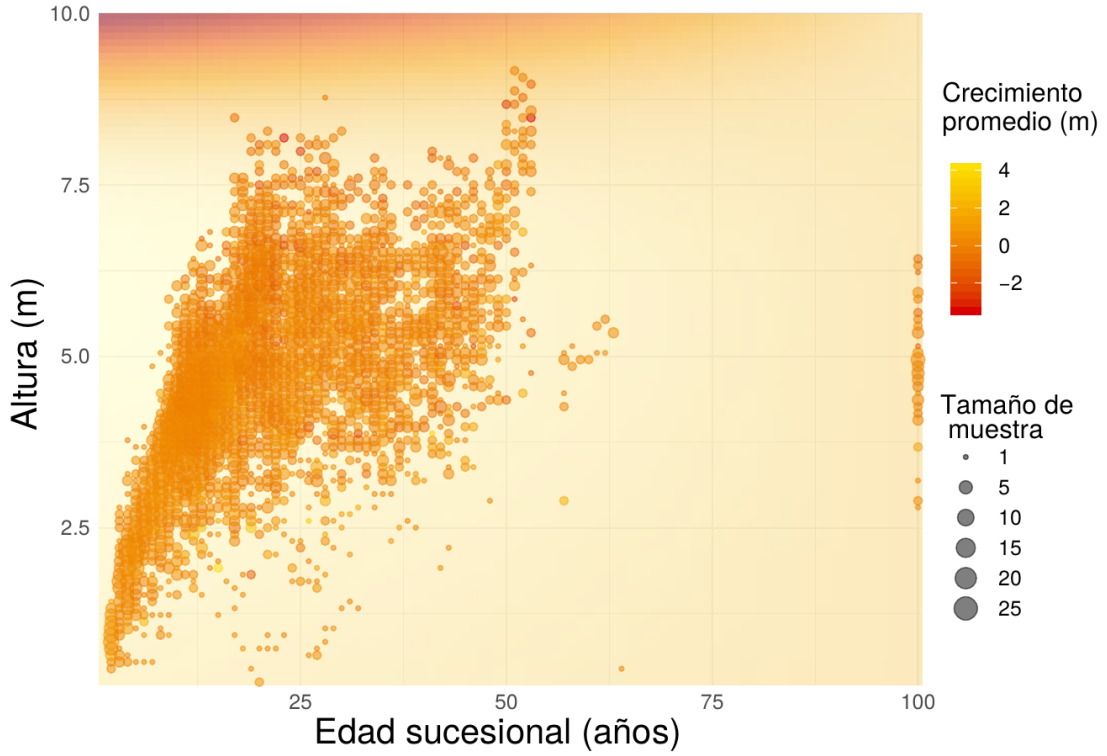


Figura 3.2: Tasa anual de crecimiento para individuos de diferentes tamaños y en sitios de diferentes edades sucesionales de acuerdo con el modelo. El color del fondo indica los valores predichos por el modelo para cada altura y cada edad sucesional.

El número promedio de frutos de un individuo que se reprodujo se ajustó con el siguiente modelo:

$$f_2(x, t) = \exp\left(\sum_{i,j} \beta_{i,j} c_i(x) d_j(t) + p_l x + q_l t\right), \quad (3.4)$$

con $i = 1, \dots, 4$; $j = 1, \dots, 4$; $l = 1, \dots, 13$, donde las c_i y las d_j son funciones polinomiales de grado 3, p_k y q_k son valores que modifican linealmente la relación de la altura y de la edad sucesional de forma particular para cada parcela l . Se utilizó una distribución binomial negativa para describir la distribución de f_2 .

De acuerdo con el modelo, el mayor número de frutos lo producen los individuos de alturas más grandes en las primeras edades sucesionales (cerca de 800 frutos por individuo). Posteriormente, el número de frutos es prácticamente el mismo para individuos de diferentes alturas (alrededor de 200 frutos por individuo) sin embargo disminuye conforme avanza la sucesión (Fig. 3.4).

La cantidad de semillas por fruto se ajustó al siguiente modelo:

$$f_3(x, t) = \exp(\beta_0 + \beta_1 x + \beta_2 t + p_l x), \quad (3.5)$$

con $l = 1, \dots, 17$, donde x es el tamaño del individuo, t es la edad sucesional, β_1 , β_2 , β_3 son parámetros que describen el cambio en el tamaño, la edad sucesional y su interacción, respectivamente (valores en la Tabla 3.1), p_l representa las modificaciones a la pendiente del tamaño por el efecto de la parcela l .

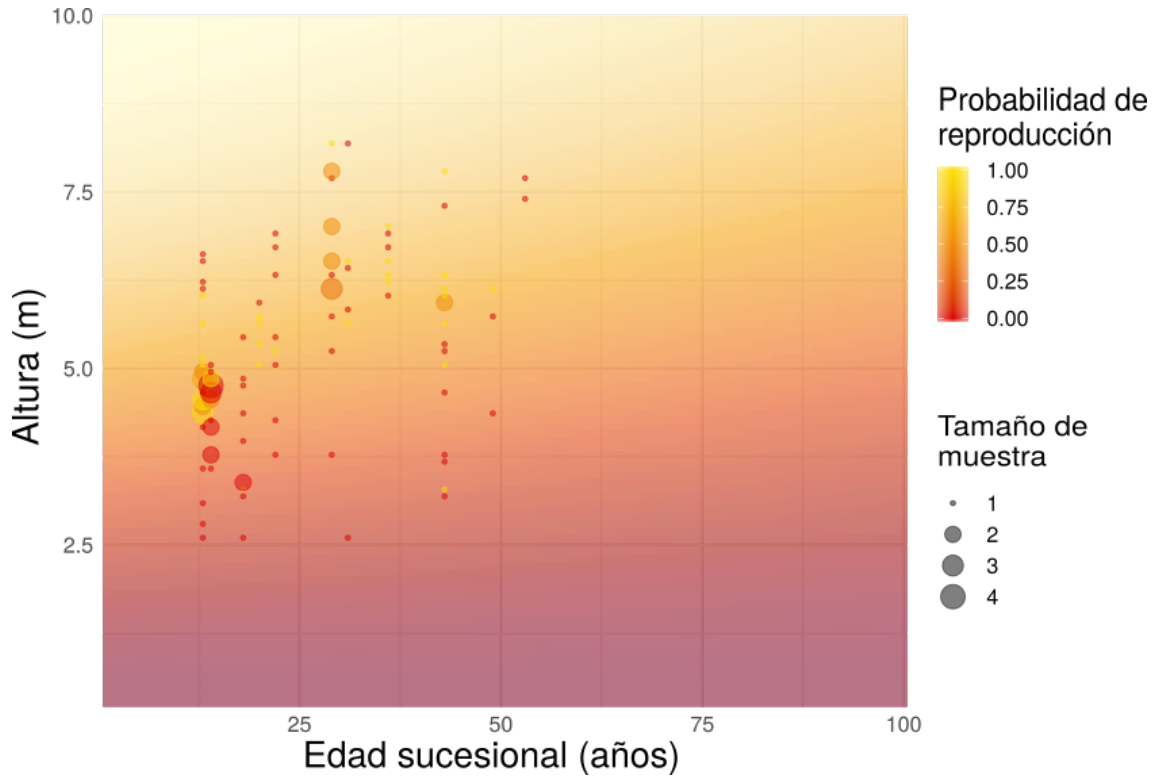


Figura 3.3: Probabilidad de reproducción para individuos de diferentes alturas. El color del fondo indica los valores predichos por el modelo para cada altura y cada edad sucesional.

De acuerdo con el modelo, los frutos de individuos medianos y grandes contienen ligeramente más semillas que los de los individuos más pequeños. Este patrón se va atenuando conforme avanza la sucesión (Fig. 3.5, Tabla 3.1).

Para la probabilidad de establecimiento, f_4 , la función ajustada fue la siguiente:

$$f_4(t) = \exp\left(\sum_i \beta_i c_i(t)\right), \quad (3.6)$$

con $i = 1, 2, 3$, donde c_i son funciones polinomiales de grado 3. Se utilizó una distribución gaussiana inversa para describir la distribución de f_4 . De acuerdo con la ecuación 3.6, la probabilidad de establecimiento es relativamente más alta en etapas sucesionales tempranas y disminuye conforme avanza la sucesión, siendo menor a 0.003 cuando alcanza su valor más alto (Fig. 3.6).

El tamaño de los reclutas, f_5 , se concentra principalmente alrededor de 1 m de altura, mientras que la dispersión es alta hacia individuos de mayores alturas (Fig. 3.7).

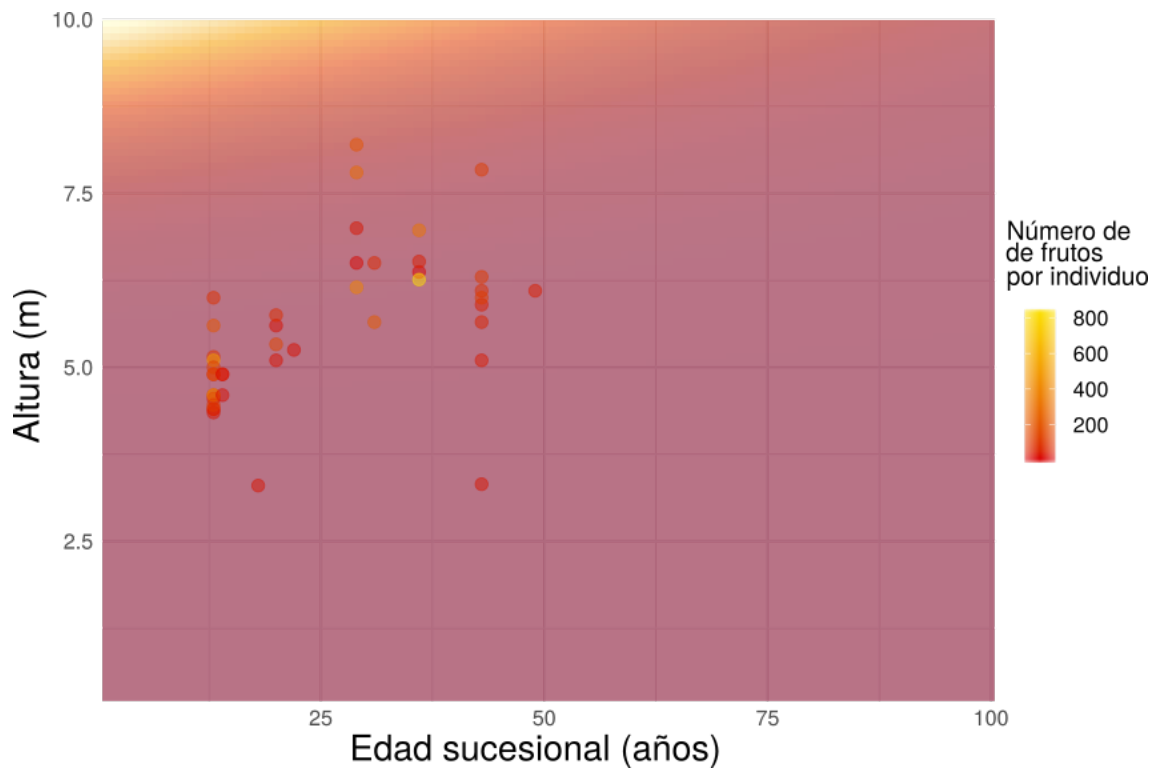


Figura 3.4: Número de frutos que producen individuos de diferentes alturas a lo largo de la sucesión. El color del fondo indica los valores predichos por el modelo para cada altura y cada edad sucesional.

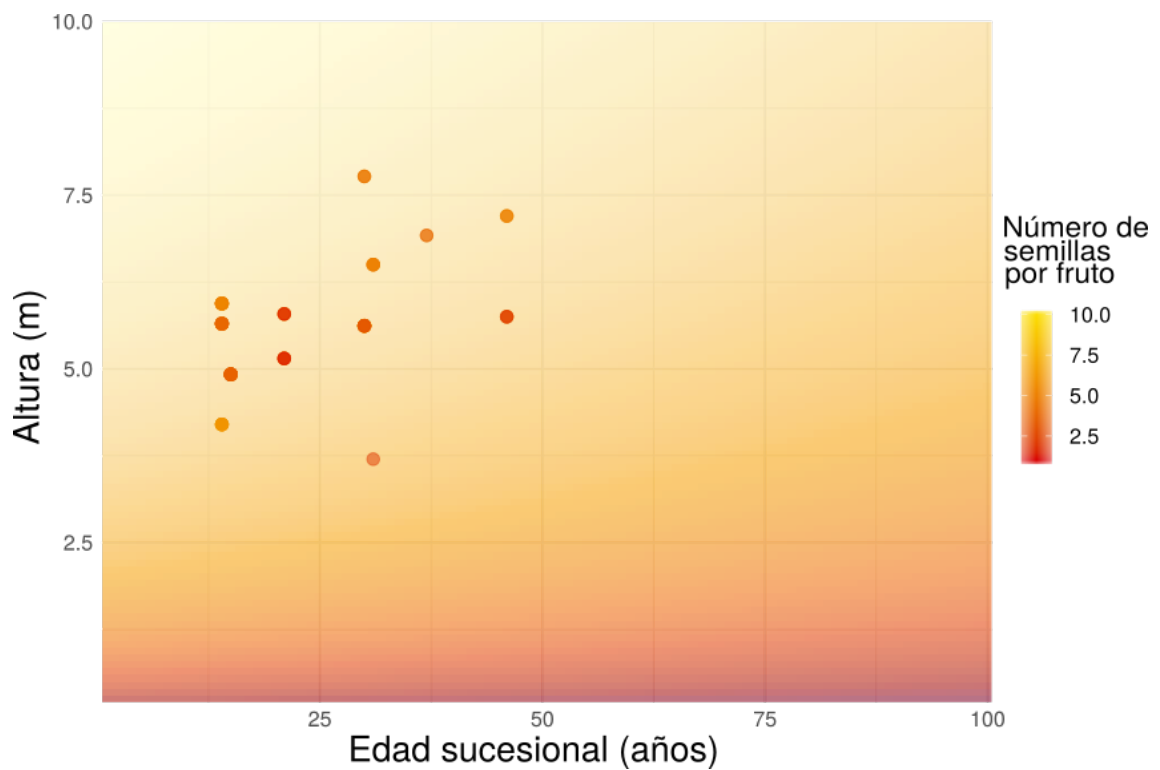


Figura 3.5: Número de semillas por fruto para individuos de diferentes tamaños a lo largo de la sucesión. El color del fondo indica los valores predichos por el modelo para cada altura y cada edad sucesional.

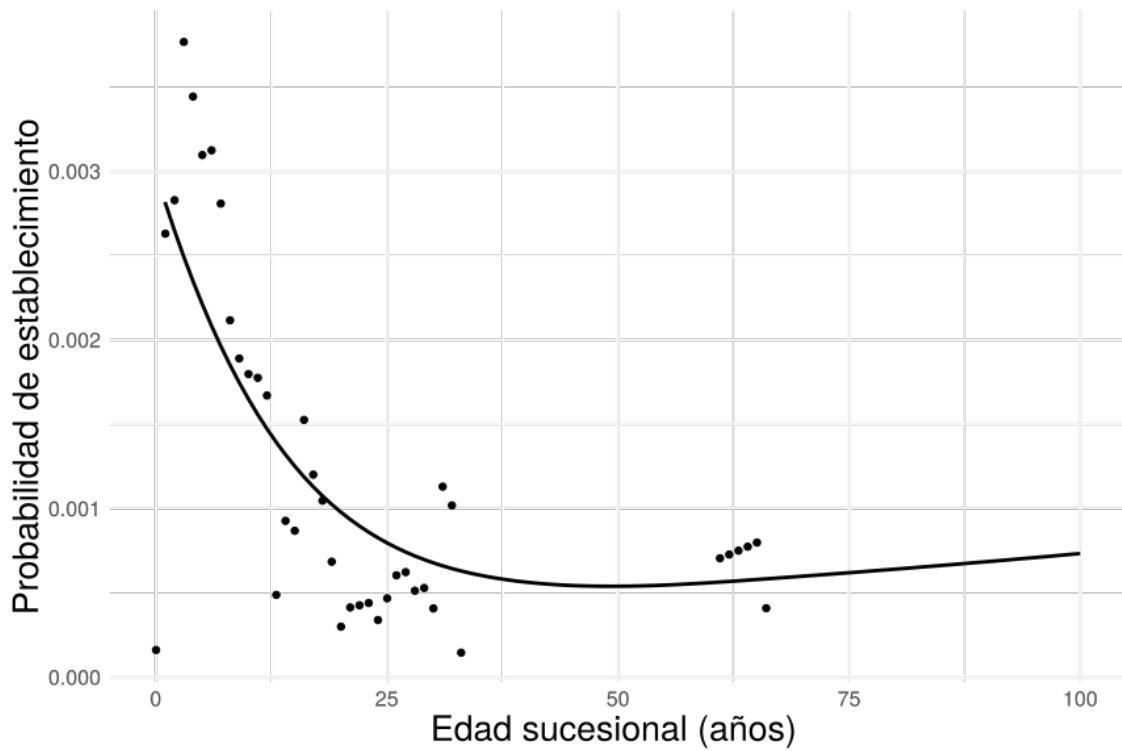


Figura 3.6: Probabilidad de establecimiento de un recluta dependiendo de la edad sucesional. Los puntos representan los valores calculados para los años observados de acuerdo al Método.

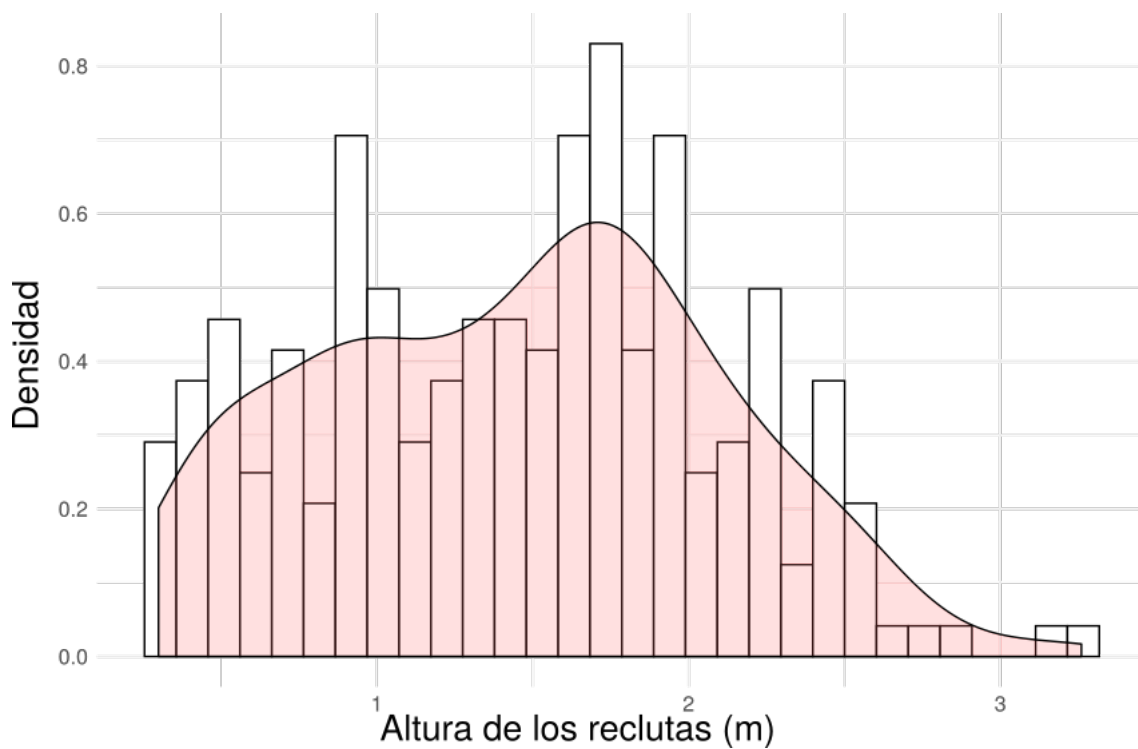


Figura 3.7: Estructura de tamaños observada en los reclutas. En blanco se presenta el histograma y en rojo la función de densidad de probabilidad ajustada.

3.2. Dinámica poblacional

Se obtuvieron 100 matrices correspondientes a las 100 edades sucesionales modeladas por la función \mathbf{K} , i.e. $\mathbf{K}_{t=1}, \mathbf{K}_{t=2}, \dots, \mathbf{K}_{t=100}$. Cada una de estas matrices es análoga a una matriz de proyección poblacional de dimensiones 100×100 , para la edad sucesional t . En la figura 3.8 se observan las matrices correspondientes a las edades sucesionales $t = 1, 10, 20, 30, 40, 50, 60, 80$ y 100 (bosque maduro). Se observa que el crecimiento va disminuyendo conforme avanza la edad sucesional (Fig. 3.8, diagonales amarillas). Las entradas de fecundidad (esquina superior izquierda de cada matriz) es muy alta en los primeros años de la sucesión en relación con edades sucesionales intermedias y avanzadas, donde prácticamente desaparece el reclutamiento de nuevos individuos (Fig. 3.8, zona amarilla en esquina superior izquierda). En la esquina superior derecha de cada matriz

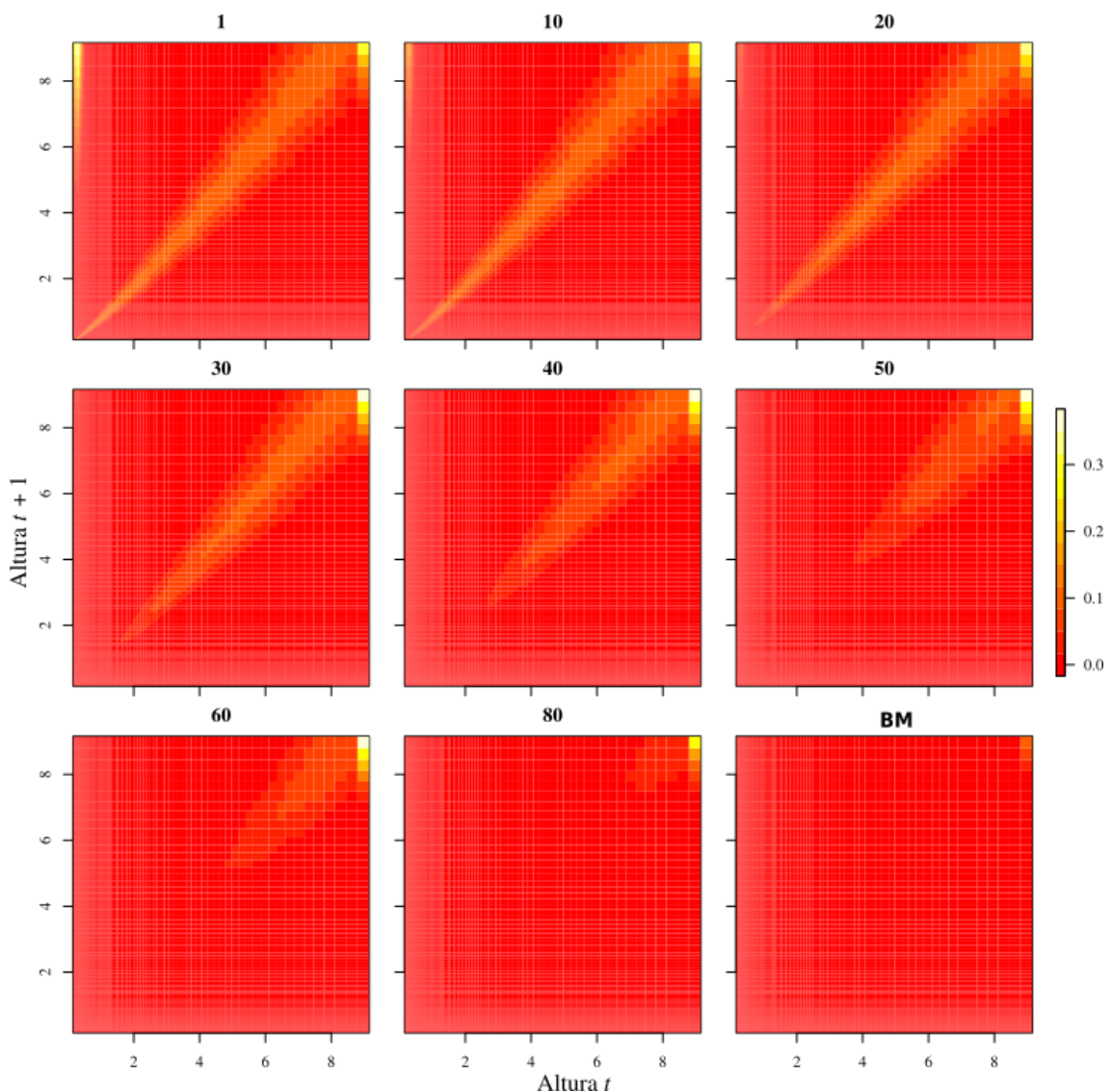


Figura 3.8: Cambio en la dinámica poblacional a lo largo de la sucesión. El número en la parte superior indica la edad sucesional. MF = bosque maduro. La escala de colores indica el valor que toma la función $k(x, y, t)$ para la edad sucesional t . En la esquina superior izquierda se aprecia la fecundidad. En la esquina superior derecha se observa la evasión del desalojo no intencional de probabilidad.

se observa la densidad de probabilidad colapsada en las últimas entradas de las matrices para evitar el desalojo no intencional.

Las estructuras de tamaños de la población sin reclutamiento indirecto muestran una distribución gaussiana de los tamaños y un desplazamiento del promedio hacia tallas más grandes conforme avanza la edad sucesional. Se pueden observar tres clases de tamaño sobresalientes al inicio de la sucesión que corresponden con la estructura inicial observada (Fig. 3.9). Por otra parte las estructuras de tamaño de la población que considera reclutamiento indirecto muestran una mayor densidad en tallas pequeñas (Fig. 3.10).

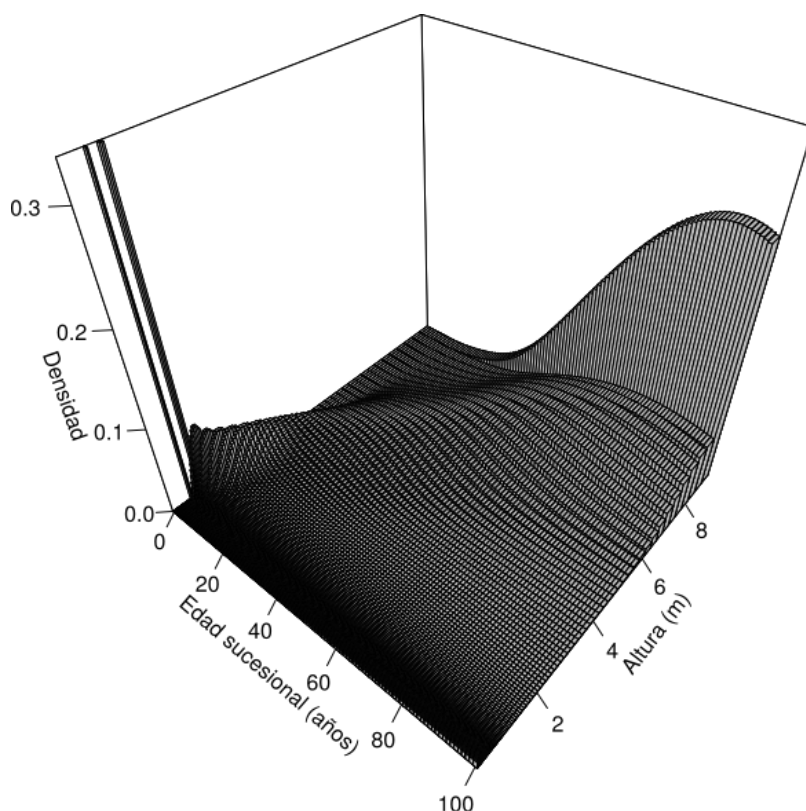


Figura 3.9: Cambio de las estructuras de tamaño calculadas para diferentes edades sucesionales (sin reclutamiento indirecto). Un corte a través de la edad sucesional t representa la estructura de tamaños para esa edad (ver ecuación 2.16).

El tamaño poblacional proyectado sin considerar el reclutamiento indirecto permanece relativamente constante hasta la edad sucesional de alrededor de 10 años, cuando comienza a decrecer, alcanzando valores muy cercanos a 0 alrededor de la edad sucesional de 30 años (Fig. 3.11, línea roja). Por otro lado, cuando se considera el reclutamiento indirecto la población crece rápidamente en un inicio, alcanzando su pico alrededor de la edad sucesional de 10 años. A partir de este punto decrece y se estabiliza en 9 individuos (Fig. 3.11, línea azul). Sin embargo, el tamaño poblacional observado alcanza valores mucho mayores.

Sin considerar el efecto del reclutamiento indirecto, la tasa de crecimiento poblacional, λ , es muy cercana a uno durante las primeras etapas de la sucesión secundaria. Conforme avanza la sucesión este valor disminuye, alcanzando su valor más bajo en el

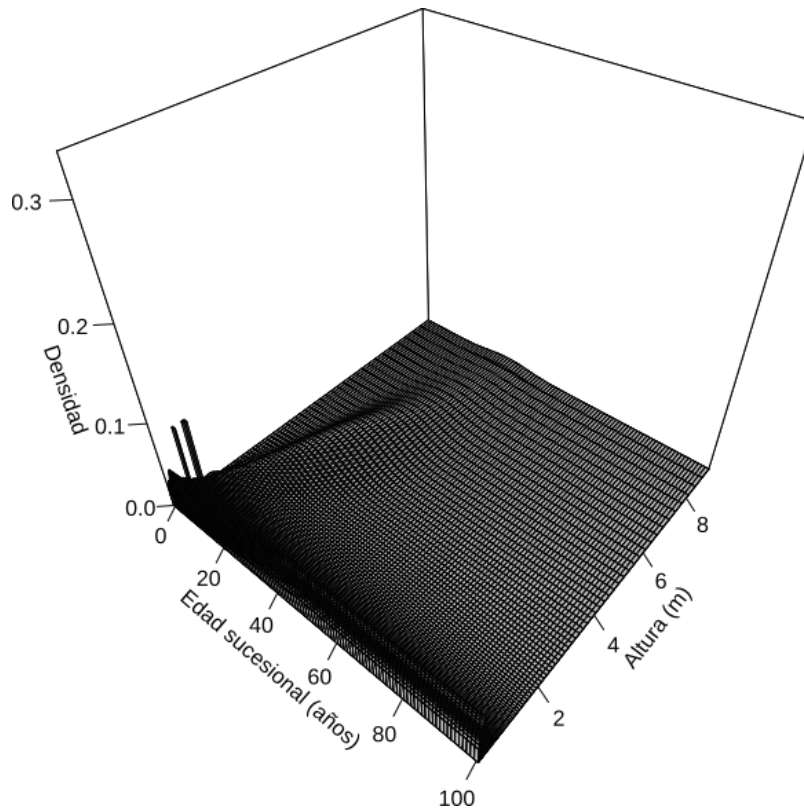


Figura 3.10: Cambio de las estructuras de tamaño calculadas para diferentes edades sucesionales (con reclutamiento indirecto). Un corte a través de la edad sucesional t representa la estructura de tamaños para esa edad (ver ecuación 2.16).

bosque maduro (Fig. 3.12, línea roja). Este patrón difiere de la tasa observada, la cual muestra valores mucho más altos (Fig. 3.12, línea gris).

El valor del parámetro c , que representa el número de árboles provenientes de reclutamiento indirecto que se integró al modelo para minimizar la diferencia entre la tasa de crecimiento poblacional calculada por el modelo y la tasa de crecimiento poblacional observada para cada parcela fue de 9.34 individuos por año. Al agregar esta entrada de individuos se observa que aumenta rápidamente en las primeras edades sucesionales y posteriormente se estabiliza con valores cercanos a 1 (Fig. 3.12, línea azul).

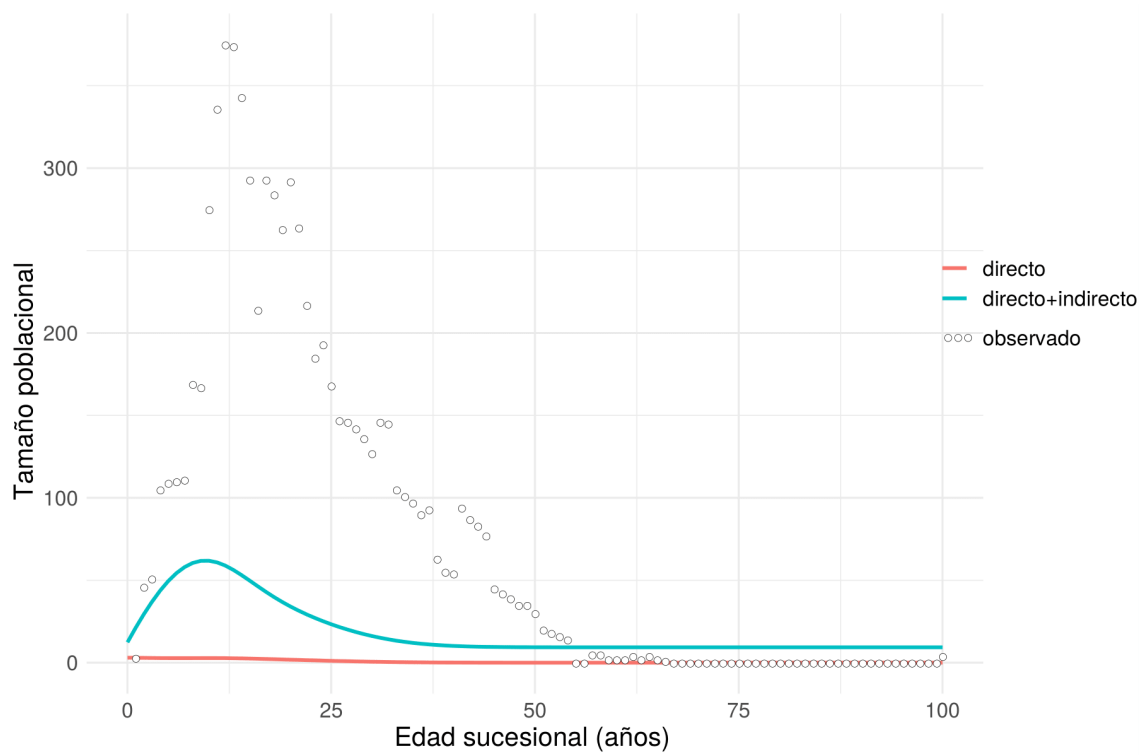


Figura 3.11: Tamaño poblacional proyectado a lo largo de la escala de tiempo representada por las edades sucesionales, sin reclutamiento indirecto (línea roja), con reclutamiento indirecto (línea azul) y valores observados (puntos).

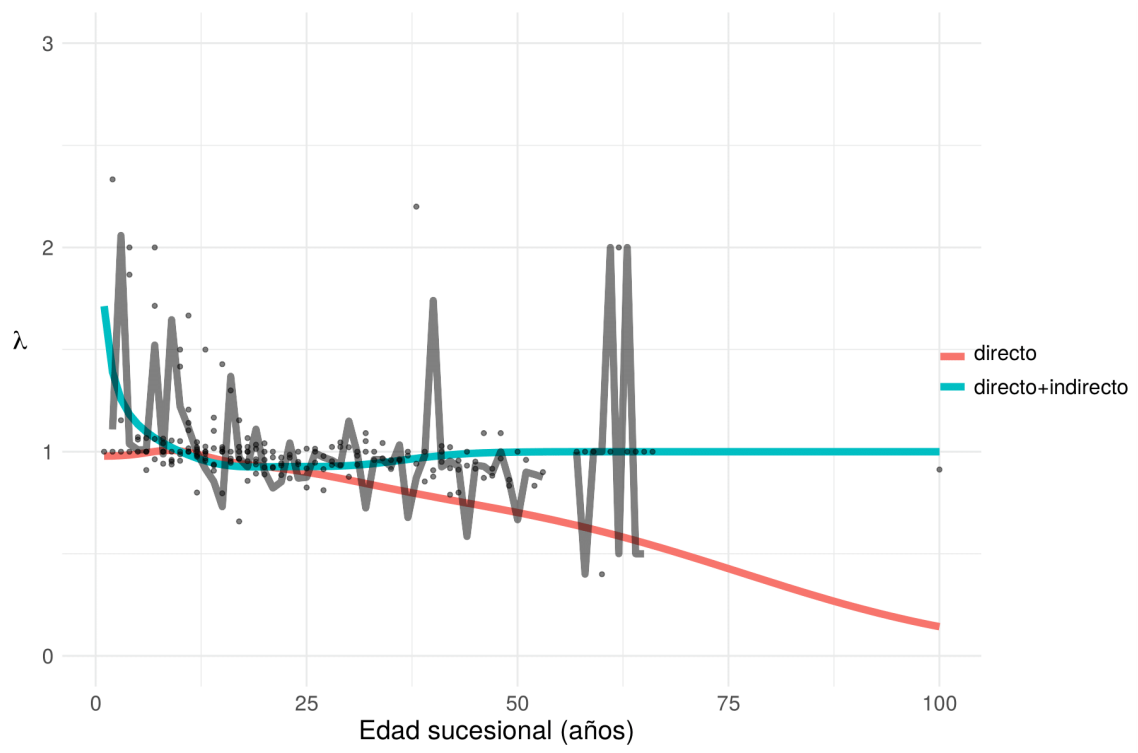


Figura 3.12: Tasa finita de crecimiento poblacional (λ) obtenida con el modelo sin reclutamiento indirecto (línea roja), con reclutamiento indirecto (línea azul) y valores promedio observados (línea gris). También se presentan los valores observados por parcela (puntos negros).

4. Discusión

Este estudio sobre la dinámica poblacional de *Mimosa acantholoba* sugiere que esta población experimenta una disminución en los valores de sus procesos demográficos conforme avanza la sucesión, el cual puede estar relacionado con la disminución en la disponibilidad de luz en etapas tardías de la sucesión. La supervivencia es el proceso que presentó un patrón de cambio más claro con el avance de la sucesión secundaria, disminuyendo hacia etapas tardías, lo cual tuvo repercusiones importantes en la dinámica poblacional general. Se observaron cambios importantes en la dinámica poblacional sin la necesidad de considerar reclutamiento indirecto. Sin embargo, no considerar el efecto del reclutamiento indirecto resulta insuficiente para comprender el comportamiento poblacional observado en los datos. El modelo que sólo contempla reclutamiento directo proyectó un tamaño poblacional que comienza a decrecer desde etapas tempranas. En contraste, en el modelo que también contempla reclutamiento indirecto, se observa una dinámica que concuerda más con el tamaño poblacional, la tasa finita de crecimiento y la estructura de tamaños observados en el campo (Fig. 3.12), ya que la población crece aceleradamente en las etapas tempranas de la sucesión y decrece hacia etapas más avanzadas. Por lo tanto, la entrada de reclutas a través de rebrotes o de dispersión parece ser un factor muy importante que tiene sobre la dinámica poblacional de *M. acantholoba*, especialmente en edades tempranas de la sucesión, al tener un efecto más grande que los otros procesos demográficos. Sin embargo, es necesario considerar el efecto que pueden tener otros procesos en la entrada de reclutas y por lo tanto en la dinámica poblacional, tales como la germinación, el establecimiento de plantas, la dispersión de semillas o la producción de rebrotes (ver sección 4.3). Estos otros procesos no observados también podrían ayudar a explicar la diferencia observada entre el tamaño poblacional calculado y el tamaño poblacional observado.

4.1. Comportamiento de la supervivencia, crecimiento y fecundidad a lo largo de la sucesión

Todas las tasas vitales muestran una relación positiva con la altura de los individuos y negativa con el avance de la edad sucesional. Sin embargo, esta última variable únicamente en la supervivencia parece haber tenido un efecto importante (Tabla 3.1). Además, el número de frutos producidos por individuo y la probabilidad de establecimiento muestran también una disminución con la edad de sucesión (Figs. 3.4 y 3.6). Esto significa que los cambios en las condiciones ambientales que se producen con el avance de la sucesión afectan negativamente a *M. acantholoba* en todos sus procesos demográficos, aunque no

en todos con la misma magnitud, lo que concuerda con trabajos anteriores en los que se ha observado el desempeño de esta especie (Lebrija-Trejos *et al.* 2008; Romero-Pérez, 2014). Por otra parte, todas las tasas vitales mostraron una relación positiva con la altura, la cual tuvo un mayor efecto sobre las tasas vitales que la edad sucesional. Por lo tanto, el efecto individual de la altura se mantiene a pesar de los cambios ambientales provocados por el avance de la sucesión. Esto puede indicar que la capacidad de llevar a cabo los procesos demográficos está fuertemente relacionada con el tamaño del individuo a pesar de las condiciones ambientales.

De todos los procesos demográficos, la supervivencia presenta el cambio más claro conforme avanza la sucesión. Al inicio, la probabilidad de supervivencia es cercana a uno para todos los tamaños, pero al avanzar la sucesión esta probabilidad disminuye, en especial para los individuos de menor talla. La disminución en la capacidad de supervivencia puede estar relacionada con el cambio en las condiciones ambientales, como la disminución en la disponibilidad de luz, particularmente al nivel del sotobosque (Lebrija-Trejos *et al.* 2010) y, por lo tanto, con la presencia de especies que compiten mejor por este recurso en etapas tardías de la sucesión (Maza-Villalobos *et al.* 2011). Esto también puede explicar la reducción en la probabilidad de establecimiento (Fig. 3.6), y posiblemente afecte también a la producción de rebrotes. Además, conforme avanza la sucesión, la supervivencia disminuye incluso para organismos de tallas medianas y grandes. Esto apoya la idea de que los mecanismos que afectan la supervivencia están relacionados con la altura de los individuos, ya que los individuos más grandes son los últimos en reducir su probabilidad de supervivencia, por lo que la competencia por la luz podría ser un factor muy relevante.

Por otro lado, la tasa de crecimiento a lo largo de la sucesión permaneció relativamente constante, aunque existió una tendencia a que fuese mayor para individuos pequeños y menor para individuos grandes (Fig. 3.2). Esto contrasta con otros estudios donde se ha observado que especies pioneras tienen altas tasas de crecimiento en los primeros años de la sucesión (Galia Selaya *et al.* 2008). Incluso, este crecimiento, reflejado en el área basal, puede ser el principal causante del aumento de biomasa en especies pioneras, por sobre la fecundidad (Rozendaal y Chazdon, 2015). Además se ha observado, en otros sistemas en sucesión, como en manglares, que la tasa de crecimiento disminuye al avanzar la sucesión, debido al cambio en la disponibilidad de nutrientes (Berger *et al.* 2006). El hecho de que en los resultados descritos aquí no se observe una diferencia grande en la tasa de crecimiento a lo largo de la sucesión, puede estar relacionado con un efecto limitado de la altura en la competencia por la luz, es decir, que individuos más grandes no compiten mucho mejor por la luz que los individuos más pequeños, es decir, la competencia es simétrica (Van Kuijk *et al.* 2008). Sin embargo, como se mencionó anteriormente, la disminución en la cantidad de luz sí parece tener efectos importantes en la supervivencia. Esto puede sugerir que estos dos procesos demográficos necesitan de recursos diferentes. En particular, este patrón puede ocurrir si la capacidad de crecimiento no depende fuertemente de la disponibilidad de luz, sino de algún otro recurso cuya disponibilidad no varíe mucho a lo largo de la sucesión.

De acuerdo con la figura 3.2, en edades sucesionales tempranas y para individuos de tallas grandes la probabilidad de crecimiento promedio toma valores negativos. Esto puede deberse a la caída de ramas o troncos en individuos muy grandes, la cuales son menos evidentes en árboles grandes, lo que explicaría que este patrón se desvanezca

al avanzar la sucesión. Es importante señalar, sin embargo, que para la parte del modelo que predice este fenómeno, i.e. para edades sucesionales tempranas y alturas grandes, no se cuenta con datos observados para evaluar el modelo. Estos resultados muestran que la capacidad de crecimiento de *M. acantholoba* es relativamente independiente de las condiciones ambientales cambiantes. Independientemente de la causa de que la tasa de crecimiento no varíe mucho a lo largo del tiempo, el crecimiento no parece ser el causante de los cambios en el área basal a lo largo de la sucesión. Un aumento en el número de individuos debe explicar estos cambios, lo cual concuerda con el aumento en la densidad de individuos que se observó en otros estudios (Romero-Pérez, 2014). Así, es difícil que la tasa de crecimiento sea un componente importante para dirigir cambios en la dinámica poblacional.

Al igual que las otras tasas vitales, la fecundidad fue mayor para individuos de mayor talla y disminuyó con el avance de la sucesión secundaria. Los diferentes procesos que comprenden la fecundidad mostraron un patrón similar, al disminuir ligeramente con el avance de la sucesión y tener valores más altos en individuos de talla grande (Figs. 3.3 y 3.5). En el caso de la producción de frutos, la disminución con respecto a la edad sucesional parece tener un patrón más claro (Fig. 3.5). Estos resultados concuerdan con lo planteado en la hipótesis del trabajo, así como con patrones observados en otros estudios (Kamakrishnan y Mishra, 1982). Sin embargo, al considerar en conjunto todos los componentes que comprenden la tasa de fecundidad a través del reclutamiento directo, no se producen suficientes reclutas para contrarrestar la tasa de mortalidad (ver sección 4.3). Dentro de los procesos comprendidos en la fecundidad, la probabilidad de establecimiento de los nuevos individuos fue particularmente baja, pues la proporción de semillas que logran germinar y establecerse es menor que 0.0001 (Fig. 3.6). En otras especies pioneras ya se ha identificado que esta etapa del ciclo de vida es el cuello de botella de sus poblaciones (Álvarez-Buylla y Martínez-Ramos, 1992). Esto puede deberse a la disminución de la disponibilidad de luz al nivel del sotobosque (Maza-Villalobos *et al.* 2011) o a otro tipo de factores como el aumento en la depredación de semillas en etapas sucesionales tardías (Dahlgren y Ehrlén, 2009, 2011).

En general los cambios observados en la fecundidad no explican el incremento en la biomasa observado. En otros estudios se ha encontrado que el reclutamiento no es tan importante para explicar los cambios en la biomasa, como sí puede serlo la supervivencia (Rozendaal y Chazdon, 2015). No obstante, en este caso, debido a la incertidumbre acerca del proceso de registro de los datos usados para la modelación de la fecundidad, no es posible tener certeza sobre las implicaciones de estos resultados (ver sección 4.3). En el caso de que estas mediciones se acerquen a los valores reales, esto sugeriría que la fecundidad asociada a las semillas producidas dentro de la población difícilmente puede ser el factor determinante del crecimiento poblacional o el aumento de biomasa que ocurre en las poblaciones de *M. acantholoba*. Además, es importante señalar que, al comienzo de la sucesión, no es posible que el reclutamiento directo tenga un efecto debido a que no hay individuos adultos que produzcan semillas, por lo que a pesar de que la fecundidad pueda estar subestimada no podría ser la explicación del aumento poblacional en los primeros años. Esto sugiere que es importante considerar otros procesos para entender mejor el aumento poblacional de *M. acantholoba*, particularmente al inicio de la sucesión.

4.2. Cambio en los atributos poblacionales a lo largo de la sucesión

De manera general, la función k muestra que existe una disminución generalizada en la producción de nuevos individuos conforme avanza la sucesión, que parece dejar de contribuir a la dinámica poblacional en edades relativamente tempranas (Fig. 3.8, franja amarilla a la izquierda). Por otra parte, se observa que la probabilidad de transición entre tamaños disminuye en edades avanzadas de la sucesión debido a la disminución en la supervivencia (Fig. 3.8, valores más altos en amarillo en edades tempranas y más bajos, en rojo, en edades avanzadas). Estos patrones concuerdan con lo planteado en la hipótesis; sin embargo, se esperaba una mayor contribución por parte de la fecundidad. Es importante mencionar que, debido a que se trata de un análisis de la dinámica transitoria, i.e. una dinámica que ocurre en condiciones cambiantes, no fue posible realizar análisis prospectivos, los cuales permitirían explorar con mayor detalle la contribución de cada tasa vital.

El tamaño poblacional N_t proyectado sin y con reclutamiento indirecto muestra una forma contrastante. En el primer caso este valor prácticamente no crece en ningún momento de la sucesión, mientras que en etapas intermedias decrece hasta llegar a cero (Fig. 3.11, línea roja). Por otro lado, al considerar el reclutamiento indirecto, se proyecta un aumento en N_t en las primeras etapas de la sucesión, alcanzando su punto más alto alrededor de los 10 años de edad sucesional. Posteriormente la población decrece nuevamente; no obstante, no llega a desaparecer en las edades de sucesión más avanzadas consideradas en este estudio (Fig. 3.11, línea azul). Este último patrón muestra la forma esperada para una especie pionera y coincide con los patrones observados en términos de biomasa. A pesar de esto, como se puede ver en los datos observados en campo, la escala de la curva bajo el escenario con reclutamiento indirecto es mucho menor a la observada, sobre todo en edades sucesionales menores a 50 años (Fig. 3.11, puntos negros). Además, la edad sucesional a la cual la población logra alcanzar su tamaño más grande es notablemente mayor en los datos observados que en la curva proyectada por los modelos. Evidentemente, esto sugiere que existe una subestimación del proceso de fecundidad, ya sea con o sin reclutamiento indirecto (ver sección 4.3). El hecho de que en la realidad puedan estar entrando más reclutas a la población puede tener un efecto en la tasa de crecimiento poblacional y, por lo tanto, en la estimación de la del reclutamiento originado por dispersión de semillas o por producción de rebrotes (ver sección 4.3). Además, al analizarse la dinámica transitoria, el tamaño inicial considerado para la proyección puede afectar en el tamaño poblacional.

Igualmente, la tasa finita de crecimiento poblacional, λ , mostró comportamientos distintos al considerar o no considerar el reclutamiento indirecto de individuos a la parcela. En el modelo de población cerrada λ comienza con un valor de 0.978 y crece ligeramente alcanzando su punto más alto, 1.006, a los 9 años de edad sucesional; sin embargo, a partir de entonces decrece constantemente hasta llegar a 0.143 en el bosque maduro (Fig. 3.12, línea roja). Esto concuerda con lo planteado en la hipótesis, donde se esperaba un aumento en el tamaño poblacional en edades tempranas y un decremento en etapas tardías, así como con las observaciones de otros trabajos en términos de biomasa (Lebrija-Trejos *et al.* 2008; Romero-Pérez, 2014); no obstante, la tasa de crecimiento poblacional más alta es relativamente baja y queda muy lejos de los valores observados, por

lo que no explica el aumento en el tamaño de la población ni el aumento en la biomasa que evidentemente ocurren en la realidad. Considerar el reclutamiento indirecto como la única vía de entrada de reclutas a la población es insuficiente para contrarrestar el efecto de la mortalidad, es decir, mueren más individuos de los que nacen. Así, considerar únicamente el reclutamiento directo no permite explicar los cambios en la dinámica poblacional de *M. acantholoba* en las parcelas en sucesión.

El modelo que considera una entrada de individuos por reclutamiento indirecto, c , muestra un patrón contrastante, comenzando con un valor de 1.712, decreciendo posteriormente hasta su punto más bajo a los 19 años con 0.925 y por último estabilizándose con un valor de uno en etapas tardías de la sucesión (Fig. 3.12, línea azul). Esta entrada simulada de individuos es, al inicio de la sucesión, mayor que la cantidad de individuos dentro de la población, por lo que λ_t toma valores muy altos. Esto coincide con lo planteado en la hipótesis; sin embargo, de acuerdo con el modelo, la población nunca llega a valores de λ cercanos a 0, es decir, no desaparece completamente. Esto puede deberse a que, en edades sucesionales tempranas, las condiciones ambientales le permiten a estos nuevos individuos sobrevivir y crecer, llevando a que la población aumente de tamaño rápidamente. En contraste, en las etapas sucesionales tardías, las condiciones ambientales son distintas y es menos probable que los reclutas logren sobrevivir por mucho tiempo. Un estudio realizado por Van Breugel *et al.* (2007) observó que están presentes reclutas de especies pioneras durante etapas tardías de la sucesión, representando casi 50% del total de los reclutamientos, lo cual apoya la idea de que existe una entrada de individuos constante que, por otro lado, en su gran mayoría no logran sobrevivir de un año al siguiente. En el caso de *M. acantholoba* de acuerdo a los datos observados, únicamente se registraron 6 individuos adultos en el bosque maduro a lo largo de los 13 años de seguimiento, los cuales estaban presentes desde el comienzo del estudio. No obstante, en este sitio de estudio no se tienen muchos datos del sotobosque, en particular no se tienen datos de las parcelas del bosque maduro, por lo que es difícil saber cómo es la cantidad de reclutas en estas etapas (ver sección 4.3). No obstante, al analizar las estructuras de tamaños calculadas sin y con reclutamiento indirecto, puede observarse que en estas últimas, en etapas tardías, los individuos de tallas más pequeñas representarían la mayor parte de la población (Fig. 3.10), ya que la mayor parte de los individuos grandes habrían muerto. En contraste, de acuerdo con el modelo sin reclutamiento indirecto, en etapas tardías de la sucesión son los individuos más grandes los que constituyen la mayor parte de la población (Fig. 3.9) debido a que ya no existen reclutas provenientes de dispersión de semillas o de rebrotes, y a que los individuos que permanecerían vivos tendrían tallas grandes.

Lo anterior puede permitir que la población mantenga una tasa de crecimiento poblacional cercana a uno hasta etapas tardías de la sucesión. A pesar de esto, el tamaño poblacional sería muy bajo, pues la población estaría constituida prácticamente por los reclutas de ese año. Esto no contradice el decremento en la biomasa o la densidad de individuos, ya que estos valores pueden ser muy bajos a pesar de que λ sea igual a uno. Por lo tanto, estos resultados sugieren que el rebrote o la dispersión de semillas, puede ayudar a explicar de λ , tanto en etapas tempranas como en etapas tardías de la sucesión. Es importante, sin embargo, contar con mayor información del proceso de fecundidad para tener mayor certeza de la magnitud del reclutamiento indirecto.

Por lo tanto, la presencia de *M. acantholoba* en etapas tardías parece estar ligada a la de otros individuos cuyos frutos puedan dispersarse y proveer reclutas en el bosque

maduro. En muchos estudios se ha observado que las especies presentes en el bosque secundario, así como sus abundancias, están fuertemente relacionadas con aquellas de la matriz de vegetación que lo rodea (Bartha *et al.* 2003; Guevara y Laborde, 1993; Purata, 1986). Es importante considerar que *M. acantholoba* se encuentra también en caminos y acahuales cercanos a las parcelas bajo estudio. A pesar de que no se conocen estudios acerca de la capacidad de dispersión de esta especie, sí se han encontrado frutos en lugares alejados de individuos adultos (obs. pers.). Es posible que sin la presencia de individuos adultos cercanos a las parcelas, y con la ausencia de disturbios que generen claros, la población desaparezca en el bosque maduro.

4.3. Consideraciones metodológicas

Para la realización de este estudio fue necesario realizar inferencias importantes que pueden limitar la robustez de los resultados. A continuación se mencionan algunos de los aspectos más relevantes que deben tomarse en cuenta:

- **Uso de dos bases de datos distintas**

Las parcelas de las cuales se obtuvieron los datos que fueron utilizados para modelar la supervivencia y el crecimiento fueron censadas desde el año 2003 hasta el 2016. Para este estudio fue necesario obtener datos acerca de la presencia y cantidad de estructuras reproductivas, para modelar la fecundidad. Estos datos no habían sido registrados previamente, por lo que en el año 2017 se midió la fecundidad a partir de un muestreo en campo. Ese año de muestreo coincidió con una temporada lluviosa después de dos años de sequía. Además, se observó una gran cantidad de individuos muertos de *M. acantholoba*, los cuales presentaban un desgarramiento de la madera. Este fenómeno no está considerado en el modelo de supervivencia al estar basado en datos registrados solamente hasta el año 2016. Por lo tanto, es importante notar que las condiciones ambientales pudieron haber sido muy distintas entre los dos conjuntos de datos que alimentaron a los distintos modelos. Es posible que la alta mortalidad inusual del año 2017 haya disminuido el número de individuos que llegaron a producir estructuras reproductivas. Esto puede implicar una subestimación de la probabilidad de reproducción modelada y por lo tanto de la fecundidad en general.

- **Fechas de muestreo**

El conteo y muestreo de frutos se realizó en noviembre, basándose en el comportamiento fenológico de la especie en el sitio de estudio (Maldonado, 2014). Durante el trabajo en campo se pudieron observar frutos maduros y algunos frutos en el suelo. Por lo tanto es muy factible que la cantidad de frutos contados difiera de la cantidad de frutos que realmente se produjeron. Esto podría haber reducido la cantidad de frutos registrados para construir el modelo de producción de frutos.

- **Procesos no observados**

Existen procesos, particularmente para la fecundidad, que son difíciles de observar, entre ellos la germinación, la depredación, la dispersión, la competencia, la formación de banco de semillas, o la producción de rebrotes, que pueden afectar de manera importante la dinámica de las poblaciones. Por lo tanto, algunos procesos como la germinación o el reclutamiento indirecto se calcularon usando el méto-

do de estimación inversa (González *et al.* 2016). Es posible que la inclusión en un estudio de estos procesos cuente con una mayor precisión para modelar el proceso reproductivo en su totalidad. A pesar de esto, el método de estimación inversa evita lidiar con una posible diferencia entre la probabilidad de germinación obtenida mediante un experimento en laboratorio y la que ocurre en campo.

■ Limitación de datos

En este estudio se utilizó una base de datos muy amplia para analizar la supervivencia y el crecimiento; no obstante, existen algunos procesos para los que no se cuenta con suficiente información. Como se mencionó anteriormente, los datos disponibles sobre reproducción son más limitados. Además, el seguimiento de los procesos de supervivencia y crecimiento en los individuos del sotobosque se ha realizado en menos parcelas que el seguimiento de los individuos adultos y, por lo tanto, en menos edades. Además, como se describe en el método, los registros se hacen en áreas más pequeñas por lo que la cantidad de datos disponibles disminuye aún más. Para comprender lo que ocurre en el proceso de fecundidad es importante contar con una mayor base de datos, y contemplar distintos años de muestreo para tener un mayor control sobre la variación interanual.

A pesar de lo anterior, es necesario notar que el crecimiento poblacional, en los primeros años de la sucesión, no puede deberse a la fecundidad por vía de las semillas producidas por los individuos internos de la población, debido a que no existen árboles adultos en los primeros años. Por lo tanto, este crecimiento debe recaer en la dispersión de semillas desde fuera de la población o en la producción de rebrotes. Esto sugiere que la posible subestimación de la fecundidad no debería restar importancia al aporte del reclutamiento indirecto encontrado en este estudio, por lo menos en los primeros años de la sucesión, que es cuando se produce el mayor crecimiento poblacional.

Además, es importante señalar que se trata de un modelo de dinámica poblacional mecanicista que integra los procesos demográficos subyacentes a ella (Clark y Gelfand, 2006). En contraste con otros estudios poblacionales realizados en un contexto sucesional, donde se utilizan variables ambientales medidas a lo largo de la sucesión y se relacionan con la dinámica poblacional (Dahlgren y Ehrlén, 2009, 2011), este trabajo utiliza la edad sucesional como una variable *proxy* que integra todos los cambios ambientales para ver su efecto sobre la dinámica poblacional. Por lo tanto, el uso de este enfoque puede permitir un mejor entendimiento de la sucesión secundaria desde una perspectiva poblacional.

5. Conclusión

El estudio de los procesos demográficos de *Mimosa acantholoba* reveló que éstos cambian de manera importante a lo largo de la sucesión secundaria. La supervivencia es el proceso vital que cambia de manera más marcada, disminuyendo a lo largo de la sucesión, lo cual puede estar relacionado con la disminución en la disponibilidad de luz que se da a lo largo del proceso sucesional. La tasa de crecimiento de los individuos permaneció sin cambios importantes a lo largo de la sucesión secundaria. Por otro lado, la fecundidad, a pesar de ser relativamente alta en etapas sucesionales tempranas, no fue lo suficientemente elevada como para dirigir un aumento importante en el tamaño poblacional. El modelo poblacional que considera únicamente la fecundidad a través de la producción de semillas de los individuos de la población, proyectó una disminución del tamaño poblacional prácticamente desde un inicio de la sucesión, llegando a desaparecer la población en edades sucesionales tardías. En contraste, al incorporar el reclutamiento indirecto, se observó un aumento rápido del tamaño poblacional al inicio, seguido por una disminución en etapas sucesionales posteriores, lo cual concuerda con la información previa sobre el comportamiento de esta especie en términos de biomasa. Esto sugiere que, para la población de *M. acantholoba*, el reclutamiento a través de la dispersión de semillas desde fuera de la población o de la producción de rebrotes es un factor que tiene un peso mayor que los procesos vitales internos sobre el desempeño poblacional, especialmente en los primeros años de la sucesión secundaria. Sin embargo, es importante poder contar con más información y considerar otros procesos del ciclo de vida, en particular del proceso reproductivo como el establecimiento, la dispersión o la producción de rebrotes, para tener una mayor certeza sobre los factores que dirigen el comportamiento poblacional de *M. acantholoba*.

6. Referencias

- Aide, M. T., Zimmerman, J. K., Pascarella, J. B., Rivera, L. & Marcano-Vega, H. (2000). Forest regeneration in a chronosequence of tropical abandoned pastures: implications for restoration ecology. *Restoration Ecology*, 8(4), 328-338.
- Álvarez-Buylla, E. R. & Martínez-Ramos, M. (1992). Demography and allometry of *Cecropia obtusifolia*, a neotropical pioneer tree - an evaluation of the climax-pioneer paradigm for tropical rain forests. *The Journal of Ecology*, 80(2), 275-290.
- Bartha, S., Meiners, S. J., Pickett, S. T. & Cadenasso, M. L. (2003). Plant colonization windows in a mesic old field succession. *Applied Vegetation Science*, 6(2), 205-212.
- Bates, D., Mächler, M., Bolker, B. M. & Walker, S. C. (2015). Fitting linear mixed-effects models using lme4. *Journal of Statistical Software*, 67(1), 1-48.
- Becknell, J. M., Kissing Kucek, L. & Powers, J. S. (2012). Aboveground biomass in mature and secondary seasonally dry tropical forests: a literature review and global synthesis. *Forest Ecology and Management*, 276, 88-95.
- Becknell, J. M., Porder, S., Hancock, S., Chazdon, R. L., Hofton, M. A., Blair, J. B. & Kellner, J. R. (2018). Chronosequence predictions are robust in a Neotropical secondary forest, but plots miss the mark. *Global Change Biology*, 24(3), 933-943.
- Berger, U., Adams, M., Grimm, V. & Hildenbrandt, H. (2006). Modelling secondary succession of neotropical mangroves: Causes and consequences of growth reduction in pioneer species. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics*, 7(4), 243-252.
- Brienen, R. J. W., Lebrija-Trejos, E., Van Breugel, M., Pérez-García, E. A., Bongers, F., Meave, J. A. & Martínez-Ramos, M. (2009). The Potential of Tree Rings for the Study of Forest Succession in Southern Mexico. *Biotropica*, 41(2), 186-195.
- Brienen, R. J., Lebrija-Trejos, E., Zuidema, P. A. & Martínez-Ramos, M. (2010). Climate-growth analysis for a Mexican dry forest tree shows strong impact of sea surface temperatures and predicts future growth declines. *Global Change Biology*, 16(7), 2001-2012.
- Cervantes, L. G. (2018). *Caracterización de la lluvia de semillas durante la sucesión secundaria en una selva baja caducifolia* (Tesis de maestría, Universidad Nacional Autónoma de México).
- Clark, J. S. & Gelfand, A. E. (2006). A future for models and data in environmental science. *Trends in Ecology and Evolution*, 21(7), 375-380.
- Dahlgren, J. P. & Ehrlén, J. (2009). Linking environmental variation to population dynamics of a forest herb. *Journal of Ecology*, 97(4), 666-674.
- Dahlgren, J. P. & Ehrlén, J. (2011). Incorporating environmental change over succession in an integral projection model of population dynamics of a forest herb. *Oikos*, 120(8), 1183-1190.

- Dupuy, J. M., Hernández-Stefanoni, J. L., Hernández-Juárez, R. A., Tetetla-Rangel, E., López-Martínez, J. O., Leyequién-Abarca, E., ... May-Pat, F. (2012). Patterns and correlates of tropical dry forest structure and composition in a highly replicated chronosequence in Yucatan, Mexico. *Biotropica*, 44(2), 151-162.
- Easterling, M. R., Ellner, S. P. & Dixon, P. M. (2000). Size-specific sensitivity: applying a new structured population model. *Ecology*, 81(3), 694-708.
- Finegan, B. (1996). Pattern and process in neotropical secondary rain forest: the first 100 years of succession. *Trends in Ecology and Evolution*, 11(3), 119-124.
- Foster, B. L. & Tilman, D. (2000). Dynamic and static views of succession: testing the descriptive power of the chronosequence approach. *Plant Ecology*, 146(1), 1-10.
- Galia Selaya, N., Oomen, R. J., Netten, J. J., Werger, M. J. & Anten, N. P. (2008). Biomass allocation and leaf life span in relation to light interception by tropical forest plants during the first years of secondary succession. *Journal of Ecology*, 96(6), 1211-1221.
- Gillman, M. (2005). Population Dynamics: Introduction. *Encyclopedia of Life Sciences*, 1-12.
- González, E. J., Martorell, C. & Bolker, B. M. (2016). Inverse estimation of integral projection model parameters using time series of population-level data. *Methods in Ecology and Evolution*, 7(2), 147-156.
- Grether, R. (2000). Nomenclatural changes in the genus *Mimosa* (Fabaceae, Mimosoideae) in southern Mexico and Central America. *Novon*, 10(1), 29-37.
- Guevara, S. & Laborde, J. (1993). Monitoring seed dispersal at isolated standing trees in tropical pastures consequences for local species availability. En T. H. Fleming y A. Estrada (Eds.), *Frugivory and seed dispersal: ecological and evolutionary aspects* (pp. 319-338).
- Gutierrez, L. T. & Fey, W. R. (1975). Feedback dynamics analysis of secondary successional transients in ecosystems. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 72(7), 2733-2737.
- Horn, H. S. (1974). The Ecology of Secondary Succession. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 5(1), 25-37.
- Johnson, E. A. & Miyanishi, K. (2008). Testing the assumptions of chronosequences in succession. *Ecology Letters*, 11(5), 419-431.
- Kamakrishnan, P. S. & Mishra, B. K. (1982). Population dynamics of *Eupatorium adenophorum* Spreng. during secondary succession after slash and burn agriculture (jhum) in north eastern India. *Weed Research*, 22(2), 77-84.
- Lambin, E. F. & Meyfroidt, P. (2011). Global land use change, economic globalization, and the looming land scarcity. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 108(9), 3465-3472.
- Lebrija-Trejos, E. (2004). *Secondary Succession in a Tropical Dry Forest of Southern Mexico* (Tesis de maestría, Wageningen University).
- 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., 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., 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.
- Leemans, R. (Ed.). (2012). *Ecological systems* (1.^a ed.).
- Letcher, S. G., Lasky, J. R., Chazdon, R. L., Norden, N., Wright, S. J., Meave, J. A., ... Williamson, G. B. (2015). Environmental gradients and the evolution of successional habitat specialization: A test case with 14 Neotropical forest sites. *Journal of Ecology*, 103(5), 1276-1290.
- Malanson, G. P. & Cairns, D. M. (1997). Effects of dispersal, population delays, and forest fragmentation on tree migration rates. *Plant Ecology*, 131, 67-79.
- Maldonado, A. F. (2014). *Fenología Foliar y Reproductiva de la Comunidad Arbórea del Bosque Tropical Caducifolio en Nizanda, Oaxaca, México*. (Licenciatura, Universidad Nacional Autónoma de México).
- Markesteyn, L., Poorter, L., Paz, H., Sack, L. & Bongers, F. (2011). Ecological differentiation in xylem cavitation resistance is associated with stem and leaf structural traits. *Plant, Cell and Environment*, 34(1), 137-148.
- Maza-Villalobos, S., Balvanera, P. & Martínez-Ramos, M. (2011). Early regeneration of tropical dry forest from abandoned pastures: contrasting chronosequence and dynamic approaches. *Biotropica*, 43(6), 666-675.
- Mazerolle, M. J. (2019). *AICcmodavg: Model selection and multimodel inference based on (Q)AIC(c)*. R package version 2.2-2.
- Meave, J. A., Flores-Rodríguez, C., Pérez-García, E. A. & Romero-Romero, M. A. (2012). Edaphic and seasonal heterogeneity of seed banks in agricultural fields of a tropical dry forest region in southern Mexico. *Botanical Sciences*, 90(3), 313-329.
- Mena, A. (2009). *Variación del banco de semillas a lo largo de la sucesión secundaria en un bosque tropical caducifolio del sur de México* (Licenciatura, Universidad Nacional Autónoma de México).
- Meyfroidt, P. & Lambin, E. F. (2011). *Global Forest Transition: Prospects for an End to Deforestation*.
- 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.
- Muir, M. & Yamamoto, S.-I. (2003). Structure and dynamics of a *Castanopsis cuspidata* var. *sieboldii* population in an old-growth, evergreen, broad-leaved forest: The importance of sprout regeneration. *Ecological Research*, 18(2), 115-129.
- 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-García, E. A., Meave, J. & Gallardo, C. (2001). Vegetación y flora de la región de Nizanda, istmo de Tehuantepec, Oaxaca, México. *Acta Botánica Mexicana*, (56), 19-88.
- Pickett, S. T. A. (1989). Space-for-time substitution as an alternative to long-term studies. En *Long-Term Studies in Ecology* (Cap. 5, pp. 110-135).
- 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 and Environment*, 36(2), 405-418.

- Purata, S. E. (1986). Floristic and structural changes during old-field succession in the Mexican tropics in relation to site history and species availability. *Journal of Tropical Ecology*, 2(3), 257-276.
- R Core Team. (2018). *R: A Language and Environment for Statistical Computing*. R Foundation for Statistical Computing. Vienna, Austria.
- Ramula, S., Dinnétz, P. & Lehtilä, K. (2009). Spatial data replacing temporal data in population viability analyses: An empirical investigation for plants. *Basic and Applied Ecology*, 10(5), 401-410.
- Robinson, S. J., van den Berg, E., Meirelles, G. S. & Ostle, N. (2015). Factors influencing early secondary succession and ecosystem carbon stocks in Brazilian Atlantic Forest. *Biodiversity and Conservation*, 24(9), 2273-2291.
- Romero-Pérez, I. E. (2014). *Atributos Funcionales y Desempeño de Especies Arbóreas Durante la Sucesión Secundaria de un Bosque Tropical Caducifolio* (Tesis de maestría, Universidad Nacional Autónoma de México).
- Romero, E., Dávalos-Sotelo, R., Meave, J. A. & Terrazas, T. (2019). Wood density, deposits and mineral inclusions of successional tropical dry forest species. *European Journal of Forest Research*, 1-13.
- Rozendaal, D. M. & Chazdon, R. L. (2015). Demographic drivers of tree biomass change during secondary succession in northeastern Costa Rica. *Ecological Applications*, 25(2), 506-516.
- Rozendaal, D. M., Chazdon, R. L., Arreola-Villa, F., Balvanera, P., Bentos, T. V., Dupuy, J. M., ... Bongers, F. (2016). Demographic drivers of aboveground biomass dynamics during secondary succession in neotropical dry and wet forests. *Ecosystems*, 20(2), 340-353.
- Sasaki, T. & Lauenroth, W. K. (2011). Dominant species, rather than diversity, regulates temporal stability of plant communities. *Oecologia*, 166(3), 761-768.
- Shugart, H. H. (2004). Secondary Succession. En *Nature Encyclopedia of Life Sciences* (pp. 1-7).
- Shugart, H. H. (2012). Ecological Succession and Community Dynamics. En *Encyclopedia of Sustainability Science and Technology* (pp. 3278-3296).
- Smith, M. D. & Knapp, A. K. (2003). Dominant species maintain ecosystem function. *Ecology Letters*, 6, 509-517.
- Tuljapurkar, S. & Caswell, H. (Eds.). (1997). *Structured-Population Models in Marine, Terrestrial, and Freshwater Systems* (1.^a ed.).
- Van Breugel, M., Bongers, F. & Martínez-Ramos, M. (2007). Species dynamics during early secondary forest succession: Recruitment, mortality and species turnover. *Biotropica*, 39(5), 610-619.
- Van Breugel, M., Martínez-Ramos, M. & Bongers, F. (2006). Community dynamics during early secondary succession in Mexican tropical rain forests. *Journal of Tropical Ecology*, 22(6), 663-674.
- Van Kuijk, M., Anten, N. P., Oomen, R. J., Van Bentum, D. W. & Werger, M. J. (2008). The limited importance of size-asymmetric light competition and growth of pioneer species in early secondary forest succession in Vietnam. *Oecologia*, 157(1), 1-12.
- Wallace, A. & Romney, E. M. (1980). The role of pioneer species in revegetation of disturbed desert areas. *Great Basin Naturalist Memoirs*, (4), 31-33.
- Williams, J. L., Miller, T. E. X. & Ellner, S. P. (2012). Avoiding unintentional eviction from integral projection models. *Ecology*, 93(9), 2008-2014.

- Wood, S. & Scheipl, F. (2017). *gamm4: Generalized Additive Mixed Models using 'mgcv' and 'lme4'*. R package version 0.2-5.
- Zuidema, P. A., Jongejans, E., Chien, P. D., During, H. J. & Schieving, F. (2010). Integral projection models for trees: A new parameterization method and a validation of model output. *Journal of Ecology*, 98(2), 345-355.

A. Apéndice

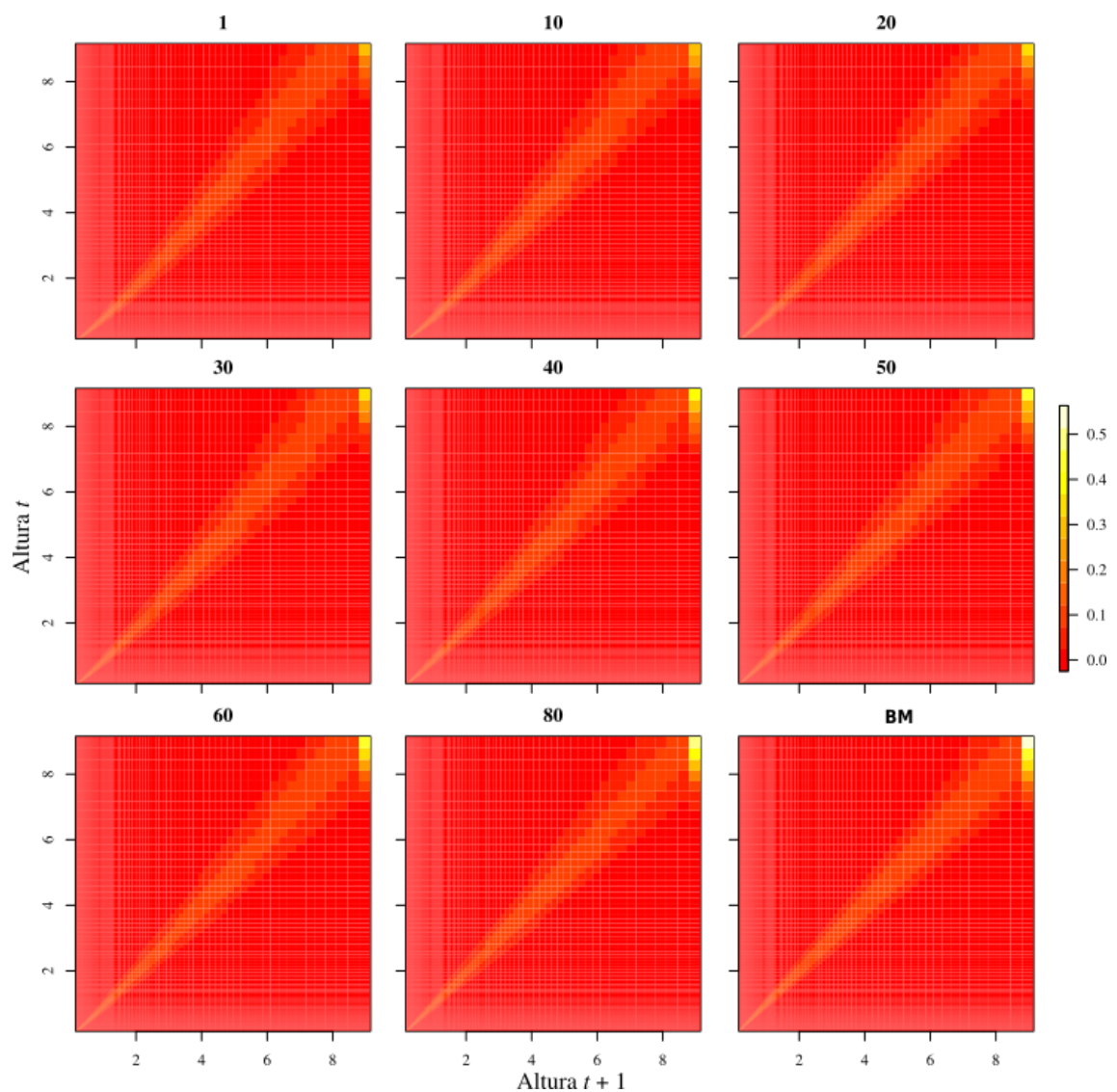


Figura A.1: Función de crecimiento, g , en su forma discreta. La probabilidad de crecimiento permanece prácticamente constante a lo largo de la sucesión. Los números arriba de cada matriz indican la edad sucesional en la cual está evaluada g . MF = bosque maduro.

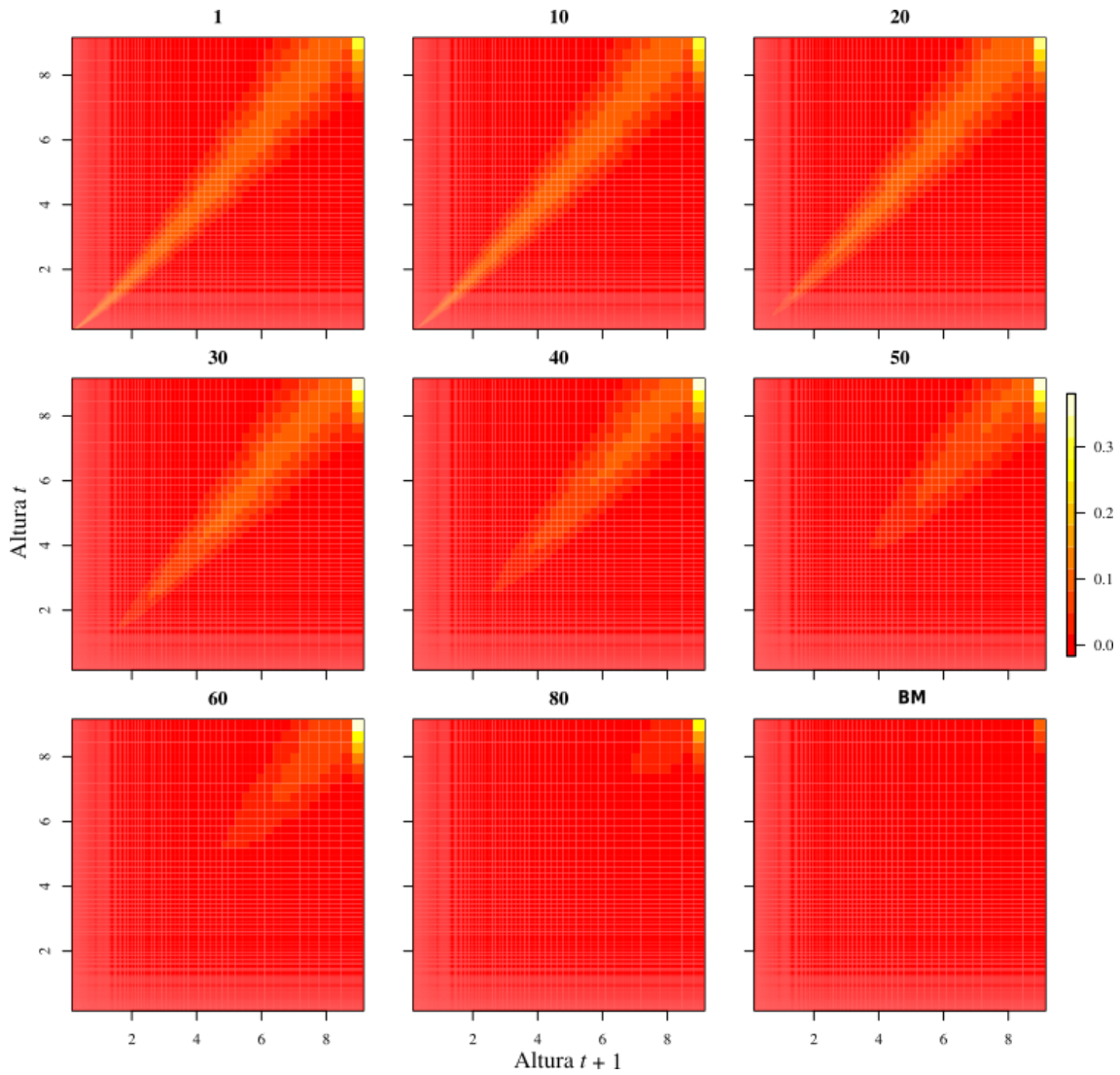


Figura A.2: Función p en su forma discreta. La probabilidad de transición se ve afectada por la incorporación de la supervivencia, de manera que conforme avanza la sucesión únicamente los individuos grandes tienen probabilidades altas de transitar a un tamaño mayor. Los números arriba de cada matriz indican la edad sucesional en la cual está evaluada g . MF = bosque maduro.

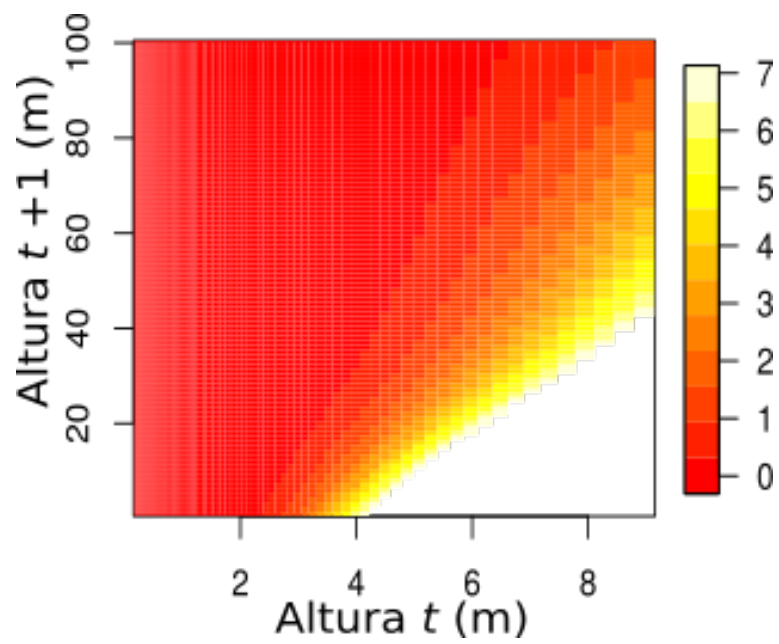


Figura A.3: Función f en su forma discreta. La mayor cantidad de reclutas es producida por individuos de tallas más grandes y en edades sucesionales tempranas.