



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO
POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS
INSTITUTO DE ECOLOGÍA
ECOLOGÍA

Necromasa en el bosque tropical caducifolio de Chamela
tras el paso del Huracán Patricia

TESIS

QUE PARA OPTAR POR EL GRADO DE:
MAESTRO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS

PRESENTA:

ONÉSIMO GALAZ GARCÍA

TUTOR PRINCIPAL DE TESIS: **DRA. ANGELINA MARTÍNEZ YRÍZAR**
INSTITUTO DE ECOLOGÍA, UNAM

COMITÉ TUTOR: **DR. VÍCTOR JOAQUÍN JARAMILLO LUQUE**
INSTITUTO DE INVESTIGACIONES EN ECOSISTEMAS Y SUSTENTABILIDAD, UNAM

DR. DIEGO RAFAEL PÉREZ SALICRUP
INSTITUTO DE INVESTIGACIONES EN ECOSISTEMAS Y SUSTENTABILIDAD, UNAM



Universidad Nacional
Autónoma de México



UNAM – Dirección General de Bibliotecas
Tesis Digitales
Restricciones de uso

DERECHOS RESERVADOS ©
PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL

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

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

COORDINACIÓN DEL POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS

ENTIDAD INSTITUTO DE ECOLOGÍA

OFICIO CPCB/831/2022

ASUNTO: Oficio de Jurado

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

P r e s e n t e

Me permito informar a usted que, que el Comité Académico, del Posgrado en Ciencias Biológicas, en su reunión ordinaria del día 25 de abril de 2022, aprobó el siguiente jurado para el examen de grado de **MAESTRO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS** en el campo de conocimiento de **Ecología**, del alumno **GALAZ GARCÍA ONÉSIMO**, con número de cuenta: **517007710** con la tesis titulada: **“NECROMASA EN EL BOSQUE TROPICAL CADUCIFOLIO DE CHAMELA TRAS EL PASO DEL HURACÁN PATRICIA”**, bajo la dirección de la **DRA. ANGELINA MARTÍNEZ YRÍZAR** Tutora Principal, quedando integrado de la siguiente manera:

Presidente: DRA. MAYRA ELENA GAVITO PARDO
Vocal: DR. LEOPOLDO GALICIA SARMIENTO
Vocal: DRA. JULIETA ALEJANDRA ROSELL GARCÍA
Vocal: DR. JUAN CARLOS ÁLVAREZ YÉPIZ
Secretario: DR. VICTOR JOAQUÍN JARAMILLO LUQUE

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

A T E N T A M E N T E
“POR MI RAZA HABLARÁ EL ESPÍRITU”
Ciudad Universitaria, Cd. Mx., a 09 de septiembre de 2022

COORDINADOR DEL PROGRAMA



DR. ADOLFO GERARDO NAVARRO SIGÜENZA



AGRADECIMIENTOS ACADÉMICOS

Al Posgrado en Ciencias Biológicas de la Universidad Nacional Autónoma de México (UNAM) por mi formación dentro de su plan de estudios.

Al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología por aceptarme en su Programa de Becas Nacionales, otorgándome la beca con CVU: 780435 para la realización de mis estudios de maestría. Al Posgrado en Ciencias Biológicas, UNAM, por otorgarme el apoyo financiero PAEP en su convocatoria de 2016. Al proyecto SEP/CONACYT #179045 ‘Respuesta del socioecosistema del bosque tropical seco de la región de Chamela al Huracán Jova: un evento catastrófico infrecuente’ y PAPIIT-UNAM #IN209117 ‘Resiliencia del bosque tropical seco al disturbio ocasionado por eventos climáticos extremos’ por el apoyo económico para la realización del estudio.

A mi tutora la Dra. Angelina Martínez Yrizar, por dirigir este proyecto, y al comité tutorial conformado por el Dr. Víctor J. Jaramillo Luque y el Dr. Diego R. Pérez Salicrup por participar en este proyecto, por todas sus críticas constructivas y comentarios que permitieron la culminación de este trabajo.

AGRADECIMIENTOS PERSONALES

A mis maestros de cursos Víctor J. Jaramillo Luque, Diego R. Pérez Salicrup, Angelina Martínez Yrizar, Francisco Mora Ardila, Ernesto Vega Peña, Manuel Maass Moreno, Guillermo Murray Tortarolo, Uxue Villanueva Amadoz y Alberto Búrquez Montijo.

A la Estación de Biología Chamela-Cuixmala por facilitar sus instalaciones.

Agradezco a Enriquena Bustamante Ortega, Raúl Ahedo Hernández, Salvador Méndez Araiza, Abel Verduzco, Filiberto Novoa R. y Luis Castillo Hernández, por el apoyo técnico y logístico durante el trabajo de campo de este estudio.

A mi jurado de exámen Mayra E. Gavito Pardo, Leopoldo Galicia Sarmiento, Julieta A. Rosell García, Juan C. Álvarez Yépiz y Víctor J. Jaramillo Luque, cuyas observaciones enriquecieron este trabajo.

A la Estación Regional del Noroeste del Instituto de Geología (ERNO), UNAM, por facilitar sus instalaciones.

A mis compañeros del Laboratorio de Ecología de Zonas Áridas y Semiáridas (ERNO-UNAM) Jesús A. Bojórquez, Bárbara Larraín, Ricardo Félix, Yazmín Ramírez, Eugenio Larios, Ignacio Machado, y de igual manera a Cesar Hinojo, Martha Del Río y Christian Minjarez (UNISON), por aportar su experiencia y motivación en la construcción de este proyecto.

A mi familia.

ÍNDICE

Índice de Cuadros.....	vii
Índice de Figuras	viii
RESUMEN	xi
ABSTRACT	xii
I. INTRODUCCIÓN	1
I.1. Necromasa: el componente no vivo de la biomasa del ecosistema	2
I.2. Huracanes y sus consecuencias en los ecosistemas	4
I.3. El Huracán Patricia en el bosque tropical seco del pacífico mexicano	8
II. OBJETIVOS	11
II.1. Objetivo General.....	11
II.2. Objetivos Específicos	11
III. HIPÓTESIS	12
IV. MÉTODOLOGÍA	13
IV.1. Área de estudio.....	13
IV.1.1. Clima	13
IV.1.2. Vegetación.....	14
IV.1.3. Sitio de estudio.....	16
IV.2. Estimación de la necromasa.....	18
IV.3. Obtención de las variables topográficas.....	20
IV.4. Análisis de datos.....	20
IV.4.1. Cálculo de la necromasa gruesa (Ng).....	20
IV.4.2. Análisis estadísticos	21
IV.4.2.1. Construcción del modelo para la estimación de la necromasa a escala de cuenca y de paisaje	21

IV.4.2.2. Distribución espacial de la necromasa.....	22
V. RESULTADOS	23
V.1.1. Necromasa fina.....	23
V.1.2. Necromasa gruesa total.....	24
V.1.3. Necromasa gruesa por tipo de fragmentos	25
V.1.3.1. Por zona de elevación.....	25
V.1.3.2. Por ladera.....	26
V.1.3.3. Por disposición vertical.....	27
V.2. Modelos de predicción de la necromasa gruesa total en el paisaje.....	29
V.3. Estimación de la distribución espacial de la necromasa gruesa.....	31
V.3.1. Distribución a nivel de las cuencas	31
V.3.2. Distribución de la necromasa a nivel del paisaje.....	33
V.3.3. Distribución espacial de la necromasa gruesa total en el polígono de estudio	34
V.3.4. Magnitud del cambio en el almacén de la necromasa por el paso del Huracán Patricia	35
VI. DISCUSIÓN.....	36
VI.1. Efecto del Huracán Patricia sobre el almacén de necromasa fina en el bosque tropical caducifolio.....	36
VI.2. Efecto del Huracán Patricia sobre el almacén de necromasa gruesa en el bosque tropical caducifolio.....	37
VI.3. Efecto del Huracán Patricia en los componentes de la necromasa gruesa.....	38
VI.4. Predicción de la distribución espacial de la necromasa en el paisaje posterior al paso del Huracán Patricia	41

VI.5. Implicaciones ecológicas de la alteración del almacén de necromasa en el ecosistema.....	43
VII. CONCLUSIONES	47
VIII. LITERATURA CITADA	49
IX. ANEXO	61

Índice de Cuadros

Cuadro I	Escala de vientos de huracanes Saffir-Simpson.	5
Cuadro II	Características morfométricas de las cuencas de estudio. La delimitación de las cuencas y los parámetros de cada una se determinaron en este estudio con el programa IDRISI Selva 17.0 mediante el módulo de Gestión Integrada del Agua (Centro de Recursos Idrisi-México, 2010).	16
Cuadro III	Clasificación del material leñoso de la necromasa gruesa por categorías diamétricas y densidad de la madera de acuerdo con Kauffman et al. (2003) basado en fragmentos leñosos muertos del bosque tropical caducifolio en la EBCH.	18
Cuadro IV	Valores promedio del almacén de necromasa (Mg ha^{-1}) por zona de elevación, por ladera y por disposición vertical en las cuencas de estudio tras el paso del Huracán Patricia en la reserva de Chamela.	25
Cuadro V	Necromasa gruesa superficial y suspendida por tamaño de partícula y total (Mg ha^{-1}) del bosque tropical caducifolio de Chamela posterior al paso del Huracán Patricia. Sus = necromasa suspendida, Sup = necromasa superficial. Total = Suspendida + Superficial.	28
Cuadro VI	Modelos para la estimación de necromasa gruesa total, superficial, suspendida y para de cada uno de sus componentes por tiempo de retardo en función de las variables topográficas.	30
Cuadro VII	Almacén de necromasa gruesa estimada con la ecuación $N_{g_{\text{total}}}$ (ver Cuadro VI) por cota de elevación en las cuencas de estudio. El porcentaje indica la contribución relativa por cota de elevación a la necromasa gruesa total.	32

Índice de Figuras

Figura 1	Izquierda: localización de la Reserva de la Biósfera Chamela-Cuixmala en la costa de Jalisco, México. Derecha: trayectoria y evolución de la intensidad de los vientos del Huracán Patricia.	14
Figura 2	Diagrama ombrotérmico de Gaussen de la Estación de Biología Chamela UNAM del periodo 1983–2015. Elaborado con datos de precipitación de Maass et al. (2018) y datos de temperatura de la Red Universitaria de Observatorios Atmosféricos de la UNAM (https://www.ruoa.unam.mx).	15
Figura 3	Ubicación del sitio de estudio. Las cinco cuencas están delineadas perimetralmente y el círculo naranja representa el punto central de cada parcela de muestreo ($n = 30$) de necromasa (modificada de Martínez-Yrizar et al., 2018).	17
Figura 4	Necromasa fina en la Cuenca I en las zonas de elevación Alta, Media y Baja, y por ladera norte (verde) y sur (marrón) colectada en octubre del 2015 una semana después del paso del huracán sobre el BTC de Chamela. Los puntos negros ubican el promedio de la $N_f \text{ Mg ha}^{-1} \pm$ error estándar, los puntos verdes refieren a los valores de N_f de la ladera norte y los puntos color marrón de la ladera sur.	23
Figura 5	Necromasa gruesa total en las cinco cuencas de estudio. Los puntos de color negro ubican los valores en la parte superior de cada violín, indican el promedio \pm error estándar de los interceptos planares por cuenca ($n = 24$). NS: no significativo. Estimaciones post-huracán del muestreo realizado en la reserva de Chamela. Los puntos de color gris claro indican los valores de cada uno de los interceptos planares en cada cuenca (ver Métodos).	24

Figura 6	Necromasa gruesa de los fragmentos por tiempo de retardo en las tres zonas de elevación de las cuencas de Chamela. Valores promedio de las cinco cuencas \pm error estándar, $n = 5$. En cada categoría de tamaño por tiempo de retardo de las partículas (10h, 100h, 1000h) letras iguales indican que las diferencias entre las tres zonas de elevación no son significativas ($p > 0.05$).	26
Figura 7	Necromasa gruesa total promedio $\text{Mg ha}^{-1} \pm$ error estándar por ladera y de sus componentes de 10h, 100h y 1000h en las cuencas de estudio de Chamela, estimada con el método del intercepto planar. Valores promedio de las cinco cuencas ($n = 5$).	27
Figura 8	Valores promedio (Mg ha^{-1}) de necromasa gruesa total y por tiempo de retardo (1000h, 100h y 10h) en las parcelas de estudio en función de la elevación y el northness.	28
Figura 9	Necromasa gruesa total y por tiempo de retardo en las tres zonas de elevación de las cuencas de Chamela. Valores promedio \pm error estándar. En cada categoría de tamaño por tiempo de retardo de las partículas (10h, 100h, 1000h) y en la necromasa gruesa total, letras iguales indican que las diferencias entre las tres zonas de elevación no son significativas ($p > 0.05$).	33
Figura 10	Distribución espacial de la necromasa gruesa total promedio de <50 , ≥ 50 a <100 , ≥ 100 a <150 , y $\geq 150 \text{ Mg ha}^{-1}$, superior izquierdo, superior derecho, inferior izquierdo e inferior derecho, respectivamente, estimada a partir del mejor modelo predictivo de la relación entre la necromasa y variables topográficas, dentro del polígono de estudio en el bosque tropical caducifolio en la reserva de la Estación de Biología Chamela.	34
Figura 11	Necromasa gruesa pre- y post-huracán (Mg ha^{-1}) por tamaño de fragmentos leñosos, ramas (de 2 a 6.4 cm de diámetro) y troncos (>6.4 cm de diámetro). Valores de necromasa pre-disturbio de Maass et al. (2002) reportados para la Cuenca I.	35

- Figura 12 Valores de biomasa promedio (Mg ha^{-1}) por ladera en las parcelas de la zona media de las cuencas de estudio. Los puntos pequeños son los valores de biomasa de cada subcuadro dentro de cada parcela ($n=12$). Fuente de datos: Raúl Ahedo y Manuel Maass. Cálculos por A. Martínez-Yrizar. 42
- Figura 13 Porcentaje de biomasa (a) y porcentaje de tallos (b) por estado de los tallos registrado en los censos de vegetación en las cuencas de estudio. Los valores de proporción fueron calculados a partir de la biomasa y número de tallos registrados en el censo del 2011 (antes del Huracán Jova) comparando con el estado de dichos tallos tomando en cuenta los registros del censo de 2016 (seis meses después del Huracán Patricia). Fuente de datos: Raúl Ahedo y Manuel Maass. Cálculos por Angelina Martínez-Yrizar. 42

RESUMEN

La dinámica de la necromasa, un componente clave en el ciclo del carbono (C) del ecosistema, fue alterada por el Huracán Patricia en octubre de 2015, el primer huracán de categoría 4, en al menos los últimos 50 años, en tocar tierra hacia el bosque tropical caducifolio (BTC) en la costa de Chamela, Jalisco, México. Uno de los efectos más próximos fue la alteración del dosel por la caída de numerosos árboles o sus partes, quedando toda esta biomasa en el suelo. El aporte extraordinario de madera muerta podría promover otras alteraciones de los procesos del ecosistema, como en la dinámica del mantillo, pero también propiciar el ataque por plagas o aumentar el riesgo de incendios. El objetivo de este trabajo es evaluar el almacén de la necromasa y su variación espacial posterior al disturbio ocasionado por el Huracán Patricia en la región de estudio. Se cuantificó la necromasa y sus componentes (fracción gruesa leñosa por categoría de tamaño o timelag 10h, 100h, 1000h) y su disposición vertical (suspendida y superficial), utilizando el método del intercepto planar. Se midieron los diámetros del material leñoso interceptado por 120 transectos lineales de 15 m con dirección aleatoria, distribuidos en 30 parcelas dentro de cinco cuencas hidrográficas contiguas (12-27 ha) localizadas en la Reserva de la Biósfera Chamela-Cuixmala. El ingreso de necromasa fina se cuantificó por medio de la hojarasca colectada en 168 trampas distribuidas en las parcelas de estudio una semana posterior al paso del huracán. La elevación fue el factor principal de la topografía que explicó la variación de la distribución de la necromasa gruesa en las cuencas, encontrando mayor acumulación de necromasa en las partes bajas. La orientación de la ladera (northness) también explicó una fracción de la variación espacial, teniendo laderas orientadas hacia el norte mayor cantidad de necromasa que las que se orientan al sur. En su mayoría la necromasa gruesa comprendió troncos y ramas (51% 1000h y 26% 100h, respectivamente), además de que una gran proporción (44%) se encontró suspendida, ya sea colgando o atrapada entre ramas y lianas del dosel. Esta necromasa gruesa total aumentó hasta cuatro veces en comparación con la condición predisturbio. La necromasa fina representó un ingreso inmediato de 4.1 Mg ha^{-1} posterior al paso del huracán. Esta entrada masiva de residuos leñosos y no leñosos probablemente tendrá implicaciones en la dinámica de largo plazo del carbono en el ecosistema del BTC y su resistencia ante eventos futuros de disturbio extremo.

ABSTRACT

The dynamics of necromass, a key component of ecosystem carbon (C) cycling, was significantly modified by Hurricane Patricia (2015), the first Category 4 storm to hit, in at least half a century, the tropical dry forests (TDF) in western Mexico. Hurricane-induced disturbance resulted in unprecedented complete defoliation, branch breakage and tree uprooting. After hurricane landfall in October 2015, the total coarse woody debris, woody debris fractions (time-lags 10h, 100h, 1000h), and necromass vertical distribution (suspended and superficial) were measured with the planar-intercept method in five small contiguous watersheds (range 12-27 ha) located in the Chamela-Cuixmala Biosphere Reserve. Fine debris (woody and non-woody) was estimated as litterfall one week after the landing of the hurricane, using 168 litter traps distributed in the study plots. Elevation was the main topographic factor explaining variation in necromass distribution across the landscape, with higher accumulation in the lowlands. Slope aspect (northness) also explained a fraction of variance, with north-facing sites contributing more necromass than south-facing sites. Most of the total coarse woody debris comprised trunks and branches (51% 1000h and 26% 100h, respectively) and a large fraction (44%) hanged or was trapped within the canopy. This coarse necromass was four times higher than the pre-disturbance condition. Fine necromass represented an immediate input of 4.1 Mg ha⁻¹ after the hurricane strike. Such a massive transfer of fine and woody debris will likely have implications for ecosystem C dynamics in the long-term and for TDF resilience to future extreme disturbance events.

I. INTRODUCCIÓN

El almacén total de carbono en la biomasa viva (aérea y subterránea) de los bosques del mundo se ha estimado en 363 ± 28 Pg, de los cuales 262.1 Pg C (72%) se encuentra en los bosques tropicales (Pan et al., 2011). En particular, se estima que el almacén global de C en los bosques tropicales secos es de aproximadamente 8.7 Pg (Becknell et al., 2012). La captura y almacén de C en los ecosistemas tropicales son procesos dinámicos de gran variación espacio-temporal en el paisaje, en función de factores bióticos como la composición de especies y la estructura de la vegetación, y de factores abióticos como la topografía, la fertilidad del suelo, la luz y la disponibilidad de agua (Baraloto et al., 2014).

Los disturbios naturales afectan la dinámica de flujo del C, ya que interrumpen, alteran y/o modifican directamente el almacén de biomasa de los ecosistemas. Este efecto puede ser más acentuado cuando los disturbios son de magnitudes extraordinarias como los causados por huracanes y sequías extremas, aumentando la vulnerabilidad de los ecosistemas a eventos extremos futuros (Álvarez-Yépiz, 2020; Álvarez-Yépiz y Martínez-Yrizar, 2015; Negrón-Juárez et al., 2010).

El 23 de octubre de 2015, la costa central del Pacífico Mexicano, donde se ubica la Reserva de la Biósfera Chamela-Cuixmala (<http://www.ib.unam.mx/chamela>), una de las pocas áreas protegidas del tipo de bosque tropical caducifolio que originalmente ocupaba una gran parte de la costa del Pacífico Tropical Mexicano, fue directamente impactada por el Huracán Patricia, uno de los huracanes de mayor intensidad que ha llegado a tierra firme en los últimos 50 años (Rogers et al., 2017).

Uno de los efectos más próximos del Huracán Patricia en la reserva fue la rápida alteración del dosel de la vegetación por la caída masiva de hojas, estructuras reproductivas, ramillas, ramas y troncos y el desprendimiento de árboles enteros, quedando gran parte de esta biomasa depositada sobre la superficie del suelo o colgando entre las ramas de otros árboles (Martínez-Yrizar et al., 2018; Paz et al., 2018). Esta caída extraordinaria de residuos orgánicos, principalmente leñosos, condujo a una modificación significativa, sin precedente, del almacén de necromasa del bosque tropical caducifolio, el tipo de vegetación dominante en la región de

Chamela, respecto a su condición pre-disturbio. En este trabajo se analizó la alteración de dicho almacén tras el paso del huracán, tomando en cuenta que la variación espacial de la necromasa en el paisaje de la EBCH no fue homogénea. Estudios previos en el bosque de Chamela (Parker et al., 2018) indican que por la trayectoria del huracán en la región de estudio, desplazándose predominantemente del norte hacia el este, la fuerza de los vientos estuvo modulada por la topografía, afectando diferencialmente el dosel del bosque, en función de la orientación de las laderas y la elevación.

I.1. Necromasa: el componente no vivo de la biomasa del ecosistema

La necromasa se define como la cantidad de biomasa muerta ya sea de organismos autótrofos y/o heterótrofos (Benbow et al., 2019). Generalmente, el término necromasa aérea en los ecosistemas forestales hace referencia al material de origen vegetal, leñoso y no leñoso, que se compone por todas las partes muertas de las plantas como hojas, ramillas, ramas, troncos, cortezas y estructuras reproductivas (flores, frutos y semillas). Al caer, dichos componentes se pueden encontrar depositados sobre la superficie del suelo, o atrapados entre las ramas del dosel. En el caso del componente leñoso, las ramas y tallos muertos también pueden encontrarse unidos aún al troco del árbol vivo o como individuos muertos en pie (Palace et al., 2012).

En los bosques tropicales, la necromasa representa del 20 al 40% del almacén de C total y el 12% de la respiración aérea total (Harmon y Sexton, 1996; Palace et al., 2007). La necromasa del ecosistema provee de hábitat y recursos para numerosas especies de plantas y animales al generar condiciones microclimáticas favorables para su desarrollo; la necromasa es fundamental para la comunidad de los organismos del suelo y es una fuente importante de nutrimentos que se liberan al suelo mediante el proceso de descomposición para reincorporarse nuevamente a la vegetación.

La producción de necromasa en los ecosistemas es resultado de los procesos naturales de senescencia y mortalidad de las plantas, de las condiciones abióticas, inducida por disturbios naturales o antropogénicos y/o por la interacción entre estos factores. La composición y

diversidad de especies y el estado sucesional son atributos de la vegetación que también influyen en la producción y caída de necromasa en los ecosistemas forestales (Palace et al., 2012). Las características topográficas como la elevación, la pendiente y la orientación de ladera que modulan la temperatura, humedad y exposición directa a la radiación (Gale, 2006), generan condiciones que pueden promover o no la muerte total (“die-off”) o parcial (“die-back”) de las plantas y en consecuencia determinar el almacén de necromasa en los bosques. Los disturbios naturales, tales como huracanes y sequías extremas, son agentes externos de perturbación que generalmente inducen una alta mortandad de árboles, afectando la estructura de la vegetación y los procesos del ecosistema (Allen et al., 2010). Dado que estos disturbios son episódicos y pueden causar daños a pocos individuos o hasta llegar a afectar grandes extensiones del paisaje, su influencia en la producción de necromasa funciona a diferentes escalas espaciales y temporales, y el impacto en los ecosistemas de estos disturbios es muy variado (Chambers et al., 2007; Frolking et al., 2009). Todos estos factores que determinan la proporción con la que se producen en un año los componentes de la necromasa (gruesa—troncos/ramas y fina—caída de hojarasca) tendrá implicaciones en el ciclo del carbono del ecosistema en el corto y en el largo plazo (Palace et al., 2012).

Para su cuantificación (almacenes y flujos) en la mayoría de los estudios se distingue entre la fracción fina de la necromasa (hojarasca y ramillas) de rápida descomposición y la fracción gruesa (fragmentos leñosos > 0.6 cm de diámetro) de lenta descomposición. Comparado con otros métodos que se utilizan en la cuantificación de la necromasa gruesa (método destructivo y/o fotografías de registro), el método del intercepto planar es considerado como uno de los más precisos. Incorpora la variabilidad de la necromasa tomando en cuenta el material leñoso que se intercepta a lo largo de múltiples líneas de muestreo y deja a un lado el error de los métodos que dependen del juicio de herramientas de percepción fotográfica (Keane y Gray, 2013). Además, el método del intercepto planar incluye la densidad de la madera, una variable importante en el cálculo de la necromasa gruesa pues es una medida relativa de la dureza del xilema que se relaciona con la densidad del carbono por unidad de volumen y por lo tanto con la masa y la tasa de descomposición de los fragmentos (Muller-Landau, 2004; Phillips et al., 2019; Poorter et al., 2019). Este método no sólo permite una caracterización más adecuada de los residuos leñosos en términos del almacén, sino de su

relación con el riesgo potencial de incendio (Keane, 2013). El uso de trampas de hojarasca para su colecta a través del año el método comúnmente utilizado para la estimación de la necromasa fina (Martínez-Yrizar y Sarukhán, 1990). Dada la marcada estacionalidad del BTC este es el componente más dinámico de la necromasa, con implicaciones directas en el ciclaje de C y nutrientes, la productividad primaria del ecosistema y el mantenimiento de la fertilidad del suelo. Es por ello que su cuantificación se vuelve particularmente relevante en el contexto de su alteración por disturbios naturales y antropogénicos.

I.2. Huracanes y sus consecuencias en los ecosistemas

Los huracanes son uno de los disturbios naturales que más afectan los ecosistemas tropicales. Son eventos hidrometeorológicos discretos, con el potencial de afectar grandes extensiones en las zonas tropicales y subtropicales del mundo, e incluso en zonas de clima templado (Shiels y González, 2014). Por lo general se forman sobre aguas oceánicas entre las latitudes 8° y 15° N y S, se desplazan hacia el oeste debido a la influencia de los vientos alisios que guían su trayectoria en esa dirección.

Para clasificar la fuerza o intensidad de los huracanes, se utiliza la escala de Saffir-Simpson que consta de cinco niveles en función de la velocidad de los vientos sostenidos y la presión del aire dentro del ojo del huracán, con lo cual se estima su potencial destructivo (Cuadro I). Esta clasificación es una referencia para tomar acciones de intervención en las localidades que serán afectadas por el huracán y reducir así el potencial de desastre (National Oceanic and Atmospheric Administration, 2019).

Cuadro I. Escala de vientos de huracanes Saffir-Simpson.

Categoría	Velocidad de vientos sostenidos	Presión del ojo del huracán	Potencial destructivo
1	119 – 153 km/h	> 980 mb	Daños Mínimos
2	154 – 177 km/h	965 – 979 mb	Daños Moderados
3	178 – 208 km/h	945 – 964 mb	Daños Extensos
4	209 – 251 km/h	920 – 944 mb	Daños Extremos
5	≥ 252 km/h	< 920 mb	Daños Catastróficos

El potencial destructivo se refiere al daño potencial sobre la infraestructura de las propiedades, redes de comunicación y transporte, debido a los efectos de inundaciones inesperadas, caída de árboles, vientos y lluvia extrema, cuyos efectos repercuten en términos económicos a la población afectada. Fuente: <https://www.nhc.noaa.gov/aboutshws.php>

La temperatura del mar y de la atmósfera son los factores ambientales más importantes que condicionan la evolución de una tormenta tropical en formación. En el contexto de cambio climático, el calentamiento global del océano y la atmósfera han ido en aumento (Cai et al., 2014; Walsh et al., 2016). Bajo estas condiciones los modelos climáticos predicen una mayor frecuencia de huracanes de alta intensidad (Royer et al., 1998; Walsh y Pittock, 1998; Goldenberg et al., 2001; Webster et al., 2005; Lin y Emanuel, 2016) con trayectorias de su máxima intensidad más allá de los límites tropicales comunes (Kossin et al., 2014, 2020). De hecho, se ha documentado que en las últimas décadas han aumentado el número y la proporción de huracanes en el mundo que han alcanzado las categorías 4 y 5, principalmente en el Océano Pacífico Nororiental (Kossin et al., 2020).

Como ya se mencionó, los huracanes son considerados como agentes de disturbio que afectan significativamente la estructura de la vegetación y los procesos de los ecosistemas e impactan directamente la dinámica relacionada con la captura y el almacén de C (Everham y Brokaw, 1996; Lugo, 2008). Los efectos más estudiados han sido los visibles e inmediatos, como la defoliación (caída de hojarasca), el pulso de entrada de nutrientes al suelo por esta vía, la caída de árboles, y la apertura del dosel (Lugo, 2008; Shiels et al., 2015; Jaramillo et al., 2018; Parker et al., 2018), pero aquellos relacionados con la dinámica del ecosistema en el largo plazo, como la productividad primaria y los flujos de nutrientes, no han sido igualmente documentados. Al respecto, un estudio reciente muestra cómo las concentraciones de fósforo y carbono orgánico disuelto en el mes del paso de un huracán categoría 2 (Huracán Jova 2011) en el bosque tropical seco fue 96% y 33% mayor, respectivamente, que el promedio de los meses

de lluvias previos al evento, confirmando el efecto acelerado de las tasas de exportación de nutrientes del ecosistema (Jaramillo et al., 2018).

El viento y lluvia son los principales factores que ejercen un fuerte e independiente impacto sobre los bosques (Lugo, 2008). Los intensos vientos que caracterizan a los huracanes y que inciden sobre la vegetación, generalmente modifican la altura media y densidad foliar del dosel, reducen el área basal y aumentan la fracción de claros alterando el perfil vertical de radiación solar incidente (Parker et al., 2018) y con ello las condiciones a nivel del suelo para la germinación de semillas y el reclutamiento de nuevos individuos (Zimmerman et al., 1994). En algunas localidades tropicales y subtropicales, como en las Islas del Caribe, la elevada incidencia de huracanes no permite la recuperación de la estructura original del bosque, manteniéndose un dosel abierto y con una alta tasa de regeneración, lo que significa que los huracanes (de al menos uno por década) mantienen el bosque en un estado sucesional, que difiere del bosque maduro por presentar una menor altura y una alta densidad de tallos por unidad de área (Ibanez et al., 2019). En muchos casos, la lluvia puede ser el principal factor de alteración por vía de la pérdida del suelo y nutrientes por erosión, causando deslaves o la inundación de extensas áreas en las zonas de menor elevación (Larsen y Torres-Sánchez, 1998; Hall et al., 2020).

Es importante señalar que el grado de la alteración de la vegetación causado por los huracanes depende no únicamente de la intensidad de los vientos y de la intensidad de la lluvia, sino también de una combinación de factores locales como la ubicación topográfica en relación con la dirección de los vientos, el tipo de suelo, las características de la vegetación, y la historia de disturbios previos (Tanner et al., 1991; Boose et al., 1994). Entre las características de la vegetación destacan la densidad de individuos, la altura de los árboles, la estructura del dosel (profundidad, densidad y rugosidad de la copa; Parker et al., 2018) y la composición de especies (Brokaw y Walker, 1991; Gresham et al., 1991; Everham y Brokaw, 1996; Peterson, 2004; Kupfer et al., 2008). Por ejemplo, en la región de bosque tropical lluvioso en Madagascar, De Gouvenain y Silander (2003) encontraron una relación negativa entre la altura del dosel y la frecuencia de huracanes. En Puerto Rico, continuamente afectado por el paso de huracanes sobre la isla, se ha propuesto la hipótesis de que la frecuencia de huracanes actúa en el largo plazo como una fuerza selectiva sobre la flora de los bosques tropicales hacia especies de menor

altura y troncos más delgados, atributos que le otorgan mayor resistencia al disturbio causado por los fuertes vientos (Van Bloem et al., 2006). Sin embargo, también se ha observado que la resistencia de las especies depende de una serie de atributos morfológicos como el tamaño de los individuos (altura, forma de la copa y grosor de los troncos y/o combinación entre estos atributos), y de sus rasgos funcionales como la densidad de la madera (Paz et al., 2018). Al respecto, se ha reportado que la densidad de la madera determina la flexibilidad o resistencia de los tallos al paso del viento, siendo más vulnerables al rompimiento los árboles de especies cuya madera tiene mayor dureza. Otro efecto del paso frecuente de huracanes fue documentado por Van Bloem et al. (2006) quienes reportan que la baja altura y la densa estructura del dosel del bosque tropical caducifolio de la región de Guánica en el Caribe se mantiene así debido al daño preferente de los individuos más grandes, reduciendo el área basal y el tamaño promedio de los tallos, además de que la recuperación por rebrote es un mecanismo que conduce a la generación y mantenimiento de árboles multi-troncales y bosques con alta densidad de tallos delgados.

En un estudio reciente en el que simularon para un periodo de 600 años un aumento en la frecuencia y la intensidad de eventos de huracán en bosques subtropicales secos de Puerto Rico, Holm et al. (2017) encontraron que un aumento del 25, 50 y 100% en la frecuencia e intensidad de huracanes condujo a una disminución en la biomasa aérea (AGB) de 8.2, 20.9 y al 39%, respectivamente. Aunque en el corto plazo se observen cambios significativos en la biomasa aérea total (altas fluctuaciones), en el largo plazo los cambios no fueron de gran importancia, lo que apoya la evidencia de una rápida recuperación post-huracanes, y sugiere un alto grado de resiliencia de los bosques subtropicales secos a estos disturbios (Holm et al., 2017).

La apertura del dosel y la gran cantidad de necromasa generada por huracanes de categoría alta, no solo modifica las condiciones del microclima a nivel del sotobosque y del suelo forestal, sino que añade cantidades extraordinarias de residuos orgánicos de lenta descomposición. Shiels et al. (2015) mediante un experimento en el que simulan el impacto de un huracán modificando el dosel, cortando sus hojas y ramas, y dejando toda la necromasa sobre el suelo, encuentran que con el aumento de tal necromasa depositada en el suelo, los nuevos reclutas se favorecieron del aumento en la disponibilidad de nutrientes derivados de la

descomposición de esta materia orgánica. En contraste, Zimmerman et al. (1995) señalan que tras el paso del Huracán Hugo en el Caribe, la entrada de material leñoso grueso (>5 cm diámetro) de lenta descomposición estimuló la inmovilización de nutrientes, resultando en una disminución de la disponibilidad de nitrógeno en el suelo y consecuentemente de la productividad.

Los efectos a largo plazo de los huracanes, se magnifican cuando posterior al disturbio ocurre la destrucción masiva de la necromasa mediante un incendio a gran escala (Lugo y Scatena, 1996). Harmon et al. (1995) reportan que los sitios de bosques alterados por huracanes donde ocurren eventos de fuego han sido aquellas áreas que presentaron mayor acumulación de necromasa. En el caso de los bosques tropicales secos, en los que el fuego no es parte de su dinámica ecológica, la caída de una gran cantidad de fragmentos leñosos tras el paso de un huracán de alta intensidad, la apertura del dosel y aumento del albedo, podría representar un elevado riesgo de incendio de origen antrópico, con la consecuente alteración de la diversidad y el potencial de regeneración en el largo plazo (Verma et al., 2017).

La entrada extraordinaria de necromasa en un periodo de tiempo tan corto que genera cambios biofísicos notables en los ecosistemas (Shiels et al., 2015) hace necesario contar con estimaciones precisas de la necromasa y de los patrones de su distribución en el paisaje, tanto para el manejo y restauración de las áreas afectadas, como para entender cómo esta característica asociada al ciclo del carbono responde a la variación climática, y en particular a los eventos climáticos extremos.

I.3. El Huracán Patricia en el bosque tropical seco del pacífico mexicano

La temporada de ciclones en la cuenca del Océano Pacífico Nororiental ocurre durante la estación de lluvias, típicamente entre los meses de mayo a noviembre, con un promedio anual de 15 tormentas tropicales, ocho huracanes de baja categoría y cuatro de alta categoría (para el período 1981-2010; Blake et al., 2009). En el año 2015, la temporada de tormentas fue particularmente muy activa en esta cuenca oceánica, con el desarrollo de huracanes de intensidad y extensión extraordinarias. Para este año, la oficina de los Estados Unidos

“National Oceanic and Atmospheric Administration” (NOAA) reporta que se presentaron 18 tormentas tropicales, 13 huracanes de categoría baja y nueve huracanes que alcanzaron categorías igual o mayor a 3 en la escala de vientos Saffir-Simpson (Avila, 2016). La mayoría de los ciclones tropicales generalmente no llegan a tocar tierra firme y se desplazan hacia el noroeste disipándose durante su trayectoria sobre aguas más frías del Océano Pacífico. Sin embargo, en octubre de 2015, las costas occidentales de México fueron directamente afectadas por el Huracán Patricia que cambió su trayectoria hacia tierra firme, acompañado de fuertes vientos que superaron los registros históricos de los últimos 50 años (Avila, 2016). Con una rápida evolución, la mañana del día 23 de octubre cercano a la costa alcanzó categoría 5 en la escala Saffir-Simpson, con una velocidad de vientos sostenidos de 346 km/h y una presión mínima de 879 mb. Patricia registró condiciones atmosféricas sin precedentes entre los huracanes que han tocado tierra en esta región del país (Rogers et al., 2017).

Por la noche del 23 de octubre, ingresó por la costa central de Jalisco como categoría 4 con vientos máximos sostenidos de 241 km/h y 932 mb, y pasando sobre la Reserva de la Biósfera de Chamela-Cuixmala (RBCC) y alrededores afectando una amplia extensión de los municipios de la región (Figura 1). De igual forma, con una rápida devolución, perdió fuerza al cruzar la Sierra Madre Occidental, disipándose sobre la región central de México pero ocasionando precipitaciones extraordinarias en el centro del país principalmente sobre el estado de Zacatecas (González del Castillo, 2016).

El Huracán Patricia identificado como el huracán de mayor intensidad que se ha desarrollado en la cuenca del Pacífico Nororiental causó severos daños a los poblados y viviendas, a la infraestructura carretera y turística, a los cultivos y a las zonas rurales de la región, que superaron los 320 millones de dólares (Avila, 2016).

Uno de los impactos más próximos del paso del Huracán Patricia sobre la RBCC fue la alteración del dosel del bosque tropical caducifolio en prácticamente toda la extensión de la reserva (Renton et al., 2018, A. Verduzco, com. pers.). Mediante un análisis de índices de vegetación, se estimó una pérdida de al menos el 23% de la biomasa en pie (Parker et al., 2018) y una entrada al suelo de hojarasca (componentes leñoso fino y foliar) durante el evento, 10 veces mayor al valor de referencia pre-disturbio (38.1 g m^{-2}) (Martínez-Yrizar et al., 2018). Posterior al huracán, se encontraron alteraciones significativas en otros componentes del

paisaje en la región. Por ejemplo, en sitios de bosque secundario, las concentraciones de C y N, los cocientes de N:P y C:P aumentaron, el C:N disminuyó, aunque la concentración de P permaneció sin cambio (Gavito et al., 2018). Esto indicó que la calidad de la hojarasca cambió y por lo tanto las condiciones para la descomposición de dicha materia orgánica.

Las áreas de vegetación más afectadas en la región fueron las partes de menor elevación según indicadores de vegetación de sensoria remota (EVI) (Tapia-Palacios et al., 2018). A diferencia del bosque maduro que fue severamente afectado, el bosque secundario presentó menor daño. Esto se ha explicado en parte a que estructuralmente los árboles de los bosques secundarios son de menor talla que en el bosque maduro, y a que este último se compone de un mayor número de especies leñosas con características más susceptibles al impacto del viento (Jimenez-Rodríguez et al., 2018). Por ejemplo, los individuos más altos y con mayor densidad de la madera fueron los más propensos a presentar daño por el huracán, causando una mayor alteración en el dosel al ser derribados y arrancados de raíz (Paz et al., 2018).

El efecto del huracán escaló a otros niveles tróficos del ecosistema. Tanto la comunidad de insectos, como la herpetofauna, la comunidad de aves rapaces y la población de pericos en la reserva de Chamela-Cuixmala fueron significativamente afectados por el paso del huracán, debido a la modificación de su hábitat y la dinámica de uso de recursos (Luviano et al., 2018; Martínez-Ruiz y Renton, 2018; Novais et al., 2018; Renton et al., 2018; Suazo-Ortuño et al., 2018). En resumen, la afectación se dio a gran escala, alterando los procesos de los distintos niveles de organización, de los individuos al ecosistema y a nivel del paisaje (Álvarez-Yépez et al., 2018).

Estudios de largo plazo en la EBCH han dado la oportunidad de analizar la respuesta del ecosistema de bosque tropical caducifolio al disturbio natural ocasionado por el huracán y los cambios en los ciclos de materia orgánica y nutrientes. La enorme entrada de hojarasca y material leñoso al suelo del bosque maduro, sin precedente en la región (Martínez-Yrizar et al., 2018), hace particularmente relevante evaluar la magnitud del cambio en el almacén de necromasa del bosque y su variación en el paisaje, como punto de partida al análisis de la vulnerabilidad del bosque ante este tipo de eventos extremos, que se predice aumentarán en intensidad debido al cambio climático.

II. OBJETIVOS

II.1. Objetivo General

Evaluar el efecto del Huracán Patricia sobre el almacén de necromasa del bosque tropical caducifolio tras su paso en la reserva de la Estación de Biología Chamela, en la costa de Jalisco, México.

II.2. Objetivos Específicos

- Determinar la cantidad de necromasa y de sus componentes que generó el paso del Huracán Patricia en un sistema de cuencas hidrográficas de bosque tropical caducifolio en la reserva.
- Evaluar la influencia de la topografía como factor modulador de la cantidad de necromasa y de sus componentes inducida por el paso del Huracán Patricia en las cuencas de estudio.
- Generar un modelo predictivo de la cantidad de necromasa en función de variables topográficas que permita estimar y modelar la distribución espacial de la necromasa a una escala mayor al de las cuencas en el paisaje de la reserva.

III. HIPÓTESIS

Dada la fuerza de los vientos de los huracanes de alta intensidad, como lo fue el Huracán Patricia (categoría 4) y las alteraciones que causan a los ecosistemas, el almacén de necromasa del bosque será significativamente mayor tras el paso del huracán sobre la reserva de Chamela en comparación con la condición pre-disturbio. La magnitud del cambio estará influenciada por la topografía y considerando la dirección de los vientos del huracán en su trayectoria por la reserva, se espera que la necromasa inducida por el huracán será menor en las laderas con exposición sur, relativamente protegidas del impacto directo de los fuertes vientos en comparación con las laderas norte con mayor exposición a los vientos.

IV. MÉTODOLOGIA

IV.1. Área de estudio

La Estación de Biología Chamela (EBCH) del Instituto de Biología, UNAM se ubica en la costa central de Jalisco, México (19° 29' 50" N, 105° 02' 30" W). Con una extensión de 3,319 hectáreas (ha) la EBCH fue creada por decreto presidencial en 1971 (Diario Oficial de la Federación 30 de diciembre 1993) con la finalidad de preservar el bosque tropical caducifolio y estudiar la biodiversidad y los ecosistemas de la región (Figura 1). La EBCH forma parte de la Reserva de la Biósfera Chamela-Cuixmala con una extensión de 13,142 ha.

La topografía en la EBCH está conformada por lomeríos de laderas convexas y superficies cumbrales con elevaciones de 30 a 200 m (Balvanera et al., 2002) y de acuerdo con Cotler et al. (2002) los suelos son fisiológicamente someros por la alta pedregosidad que presentan. La textura es franco-arcillo-arenosa y con una profundidad no mayor a 40 cm.

IV.1.1. Clima

El clima de la región de estudio es del tipo cálido subhúmedo con lluvias en verano y régimen isotermal (A_{w0i}) según Köppen modificado por García (1988). La temperatura y la precipitación promedio anual son de 25.6 °C y 800.4 mm respectivamente (Figura 2), para el periodo 1983-2015 (Maass et al., 2018).

Durante un estudio de 33 años de monitoreo continuo de variables climáticas en la EBCH (Maass et al., 2018) destaca el año 2015 por el ingreso a la región de Chamela del Huracán Patricia de categoría 5 y por ser el año más húmedo de todo el periodo con una precipitación de 1,329 mm. El Huracán Patricia se presentó tan solo cuatro años después de otro huracán, Jova de categoría 2, que afectó por inundación extensas áreas por el desbordamiento del Río Cuixmala. Aunque durante el Huracán Jova cayeron 187.9 mm,

durante el evento de Patricia se registraron 142.6 mm y 70.8 mm en la semana subsecuente dando un total de 213.3 mm, por lo tanto, en cuestión de vientos Patricia fue más intenso que Jova, este último aportó mayor precipitación al área de estudio. El ingreso reciente de estos eventos de huracanes incrementó la variabilidad hidroclimática en la región de estudio (Maass et al., 2018). Además de aportar una gran cantidad de agua, estos eventos van acompañados de fuertes vientos que inducen cambio en los procesos del ecosistema por encima de los niveles pre-disturbio, con trayectorias de respuesta a diferentes niveles de organización socioambiental que se están comenzando a investigar (Álvarez-Yépez et al., 2018).

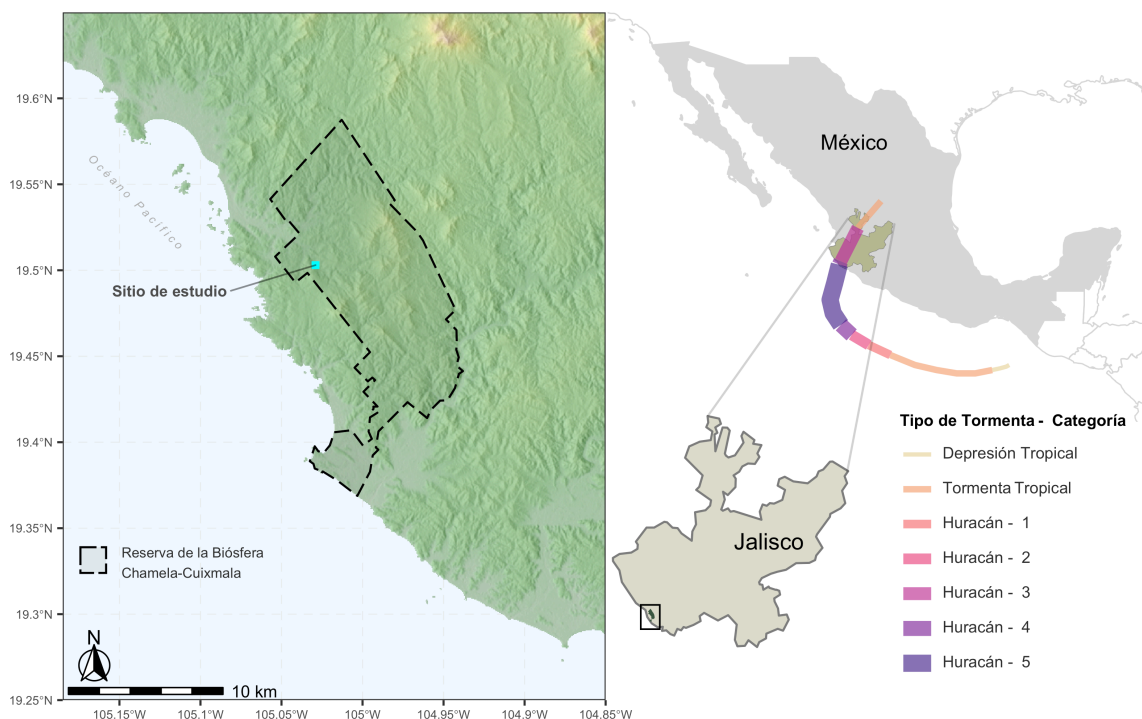


Figura 1. Izquierda: localización de la Reserva de la Biósfera Chamela-Cuixmala en la costa de Jalisco, México. Derecha: trayectoria y evolución de la intensidad de los vientos del Huracán Patricia.

IV.1.2. Vegetación

La vegetación que predomina en la región de estudio es el bosque tropical caducifolio *sensu* Rzedowski (2006), que en la reserva mantiene un excelente estado de conservación. De acuerdo

con Lott y Atkinson (2002) la flora de la EBCH está representada por 1,149 especies de plantas vasculares, pertenecientes a 555 géneros y 125 familias. Las familias más abundantes son Fabaceae, Euphorbiaceae, Asteraceae, Poaceae y Convolvulaceae que contienen el 36.1% del total de las especies.

La estructura de la vegetación del bosque tropical caducifolio está relacionada con la heterogeneidad espacial de las condiciones biofísicas en el paisaje, siendo en las partes de baja elevación y mayor contenido de humedad del suelo donde se encuentra un mayor número de individuos, y con mayor diámetro a la altura del pecho, mientras que en los sitios de mayor elevación los árboles son más delgados y más espaciados entre sí (Galicia et al., 1999).

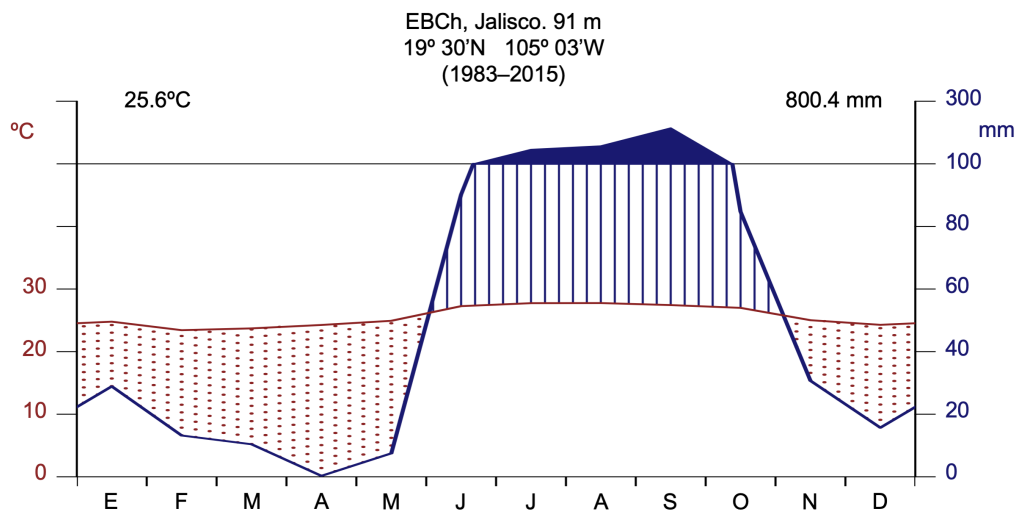


Figura 2. Diagrama ombrotérmico de Gausson de la Estación de Biología Chamela UNAM del periodo 1983-2015. Elaborado con datos de precipitación de Maass et al. (2018) y datos de temperatura de la Red Universitaria de Observatorios Atmosféricos de la UNAM (<https://www.ruoa.unam.mx>).

Como en todas las áreas de su distribución geográfica, el ecosistema de bosque tropical caducifolio se caracteriza por desarrollarse en un clima estacional, en el cual alternan un periodo corto lluvioso, que se extiende normalmente de junio a octubre, y que concentra cerca del 80% de la precipitación anual, seguido por un periodo de sequía el resto del año. Ante estas condiciones, la gran mayoría de las especies son caducifolias, es decir que pierden la totalidad de sus hojas en la temporada seca como un mecanismo que evita la pérdida de agua por

evapotranspiración y producen una nueva cohorte de hojas en la siguiente temporada de lluvias. Maass et al. (1995) reportan que dicha estacionalidad se ve reflejada en los cambios del índice de área foliar durante el año, alcanzando su valor máximo ($4.5-4.9 \text{ m}^2 \text{ m}^{-2}$) en la época de lluvias y un mínimo ($0.9-1.0 \text{ m}^2 \text{ m}^{-2}$) en la época de sequía, de los años 1990 y 1991, respectivamente, aunque un año después, con lluvias extraordinarias tardías, el mínimo valor alcanzado fue más alto, de $2.7 \text{ m}^2 \text{ m}^{-2}$, mostrando que el patrón fenológico es altamente variable asociado a la alta variabilidad interanual de la precipitación que existe en la región de estudio

IV.1.3. Sitio de estudio

El estudio se realizó en un sistema de cinco pequeñas cuencas contiguas (a partir de ahora llamadas cuencas) de aproximadamente 12 a 27 ha de extensión, con un cauce principal de ~ 1 km de longitud y 15° de pendiente que va en dirección este-oeste. Este sistema que fue directamente impactado por el huracán se localiza a 850 m (aprox.) al este de las instalaciones de la EBCH (Figura 3). La elevación máxima, media y mínima en las cuencas oscila alrededor de los 200, 115 y 30 msnm, respectivamente (Cuadro II).

Cuadro II. Características morfométricas de las cuencas de estudio. La delimitación de las cuencas y los parámetros de cada una se determinaron en este estudio con el programa IDRISI Selva 17.0 mediante el módulo de Gestión Integrada del Agua (Centro de Recursos Idrisi-México, 2010).

Parámetro	Unidades	Cuenca				
		I	II	III	IV	V
Área	ha	15.8	16.1	27.0	11.7	26.8
Perímetro	km	2.52	2.28	3.12	2.28	2.94
Longitud del cauce principal	km	0.81	0.77	1.03	1.06	0.96
Pendiente del cauce principal	grados	13	16	15	8	9
Rango de elevación	m	130	141	153	122	98
Elevación máxima	m	159	179	192	197	157
Elevación mínima	m	29	38	39	44	59
Coordenadas del vertedor	UTM	496223.8	496208.4	406089.3	495976.1	496025.4
		2154970.1	2154995.7	2156625.8	2155768.8	2156135.8

Para este estudio, en cada una de las cuencas se establecieron tres zonas de muestreo, abarcando el gradiente de elevación entre la parte más baja y hasta aproximadamente la cota de 130 m de elevación (Figura 3). La marcada inclinación de las pendientes en esta zona permitió establecer un diseño de muestreo para contrastar el efecto del huracán entre laderas con exposición norte y sur. A mayor elevación este patrón cambia ya que predominan laderas de baja inclinación y curvaturas convexas. Las cuencas de estudio son parte de un proyecto de investigación de largo plazo sobre el funcionamiento del ecosistema del bosque tropical caducifolio de Chamela iniciado en 1982, por lo que se cuenta con información previa a la llegada de los huracanes (Maass et al., 2002). Esta información es utilizada en este trabajo como la línea base para evaluar los cambios en la necromasa del bosque atribuidos al paso del huracán.

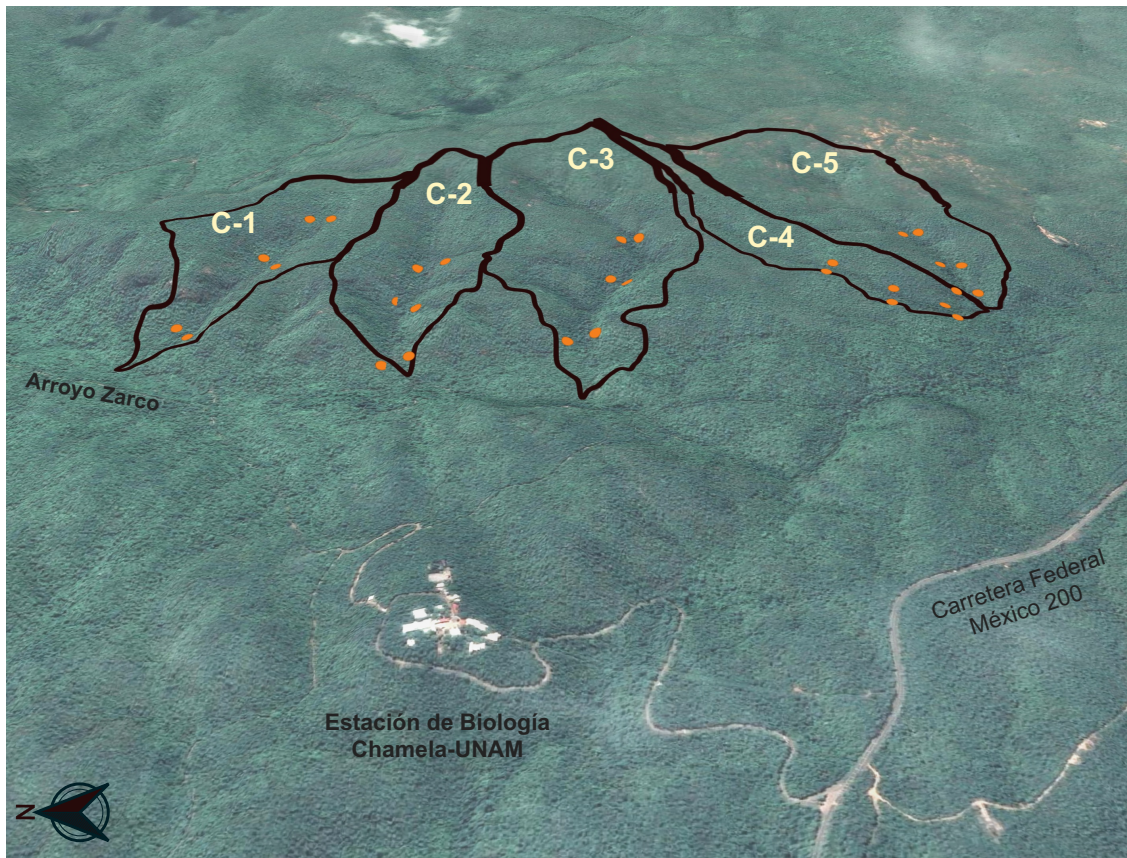


Figura 3. Ubicación del sitio de estudio. Las cinco cuencas están delineadas perimetralmente y el círculo naranja representa el punto central de cada parcela de muestreo ($n = 30$) de necromasa (modificada de Martínez-Yrizar et al., 2018).

IV.2. Estimación de la necromasa

Para su estimación, la necromasa se distingue entre la fracción “fina” y la “gruesa”. La necromasa fina (Nf) está formada principalmente por material foliar y los fragmentos leñosos finos que corresponden a todas aquellas partículas leñosas con diámetro menor a 0.6 cm y que son parte del mantillo depositado sobre la superficie del suelo vía caída de hojarasca. La necromasa gruesa (Ng) está compuesta por fragmentos de mayor tamaño, que por su grosor se clasifican en partículas de 10h, 100h y 1000h, es decir, de acuerdo con su tiempo de retardo (*fuel moisture timelag*, Cuadro III). Lo anterior hace referencia a que entre más grueso sea el material leñoso, éste contará con mayor tiempo de retardo (*timelag*) para perder o ganar humedad, hasta alcanzar un equilibrio con ambiente que lo rodea. Estas clases diamétricas se utilizan en estudios forestales para modelar el comportamiento del fuego (Deeming y Brown, 1975). En el análisis de los fragmentos de la Ng se distingue además entre los que se encuentran suspendidos (necromasa suspendida) y los que se encuentran depositados sobre el suelo. Se llama suspendida por haber quedado atrapada en el dosel, entre lianas y ramas, o como individuos muertos en pie. Esta distinción permite caracterizar la distribución de la necromasa en el perfil vertical del bosque y el cambio debido a disturbios.

Cuadro III. Clasificación del material leñoso de la necromasa gruesa por categorías diamétricas y densidad de la madera de acuerdo con Kauffman et al. (2003) basado en fragmentos leñosos muertos del bosque tropical caducifolio en la EBCH.

Clase diamétrica	Tiempo de retardo (horas)	Densidad específica de la madera ($\text{g}\cdot\text{cm}^{-3}$)
0.6 a 2.5 cm	10 h	0.55
2.6 a 7.5 cm	100 h	0.76
> 7.6 cm	1000 h	0.74

Para la cuantificación de la necromasa fina (Nf) se utilizaron las muestras de hojarasca del mes de incidencia del huracán (octubre 2015). Se cuenta con información para la parte media de las cinco cuencas, pero para las partes alta y baja únicamente en la Cuenca I. Esta

colecta se realizó una semana posterior al paso del huracán sobre la reserva y la metodología está descrita con todo detalle en Martínez Yrizar et al. (2018) quienes proporcionaron los datos para complementar esta tesis.

Para la cuantificación de la necromasa gruesa (N_g) se aplicó un protocolo estándar en los sitios de estudio, dentro de las parcelas de las cinco cuencas de monitoreo, de mayo a julio 2017. Este protocolo llamado método no destructivo del intercepto planar (*planar intercept method*), fue desarrollado para el inventario de combustibles forestales de fragmentos leñosos (Van Wagner, 1968; Brown y Roussopoulos, 1974). Este método consiste en la medición de los diámetros de cada una de las partículas de material leñoso muerto que interceptan sobre un plano vertical, un transecto de 15 m de longitud a partir de un punto de referencia. La necromasa superficial (N_{sup}) se determinó registrando las partículas interceptadas sobre el piso del bosque desde 0 hasta 30 cm de altura, en tanto que la necromasa suspendida (N_{sus}) incluyó a todas aquellas partículas que se encontraban en el bosque tropical caducifolio a una altura de más de 30 cm y hasta 200 cm respecto al suelo. En cada zona de elevación se delimitó por ladera una parcela de 1,200 m² y en cada una se establecieron de manera aleatoria cuatro puntos de referencia y a partir de cada punto se estableció una línea de intercepto planar con dirección aleatoria y con la condición de que las cuatro líneas no se entrecruzaran en el sitio.

Como lo indica el método del intercepto planar, se estimó la N_g por tamaño de partículas o tiempo de retardo (Cuadro III). En el caso del material leñoso pequeño (diámetro de 0.6 a 2.5 cm, 10h) se registraron los diámetros de todas las partículas que interceptaron los primeros 5 m de la línea del intercepto planar. Los diámetros del material leñoso mediano (2.6 a 7.5 cm, 100h) se midieron en los siguientes 10 metros de la línea, mientras que los diámetros del material grueso (diámetro > 7.6 cm, 1000h) se registraron a todo lo largo de la línea (15 m). Posteriormente, la necromasa gruesa total (N_{gTotal}) por transecto se calculó como la sumatoria de la necromasa de 10h, 100h y 1000h y la necromasa total (N_{Total}), como la sumatoria de la necromasa fina (N_f) y la necromasa gruesa total (N_{gTotal}).

IV.3. Obtención de las variables topográficas

Las variables topográficas de cada cuenca se determinaron a partir del modelo digital de elevación (MDE) con una resolución de 15 m. El MDE se extrajo desde el portal del Instituto Nacional de Estadística y Geografía (INEGI, 2013). Se obtuvo la elevación (m) y la inclinación de las pendientes (grados). Ya que el aspecto (orientación) de las pendientes es una variable circular, se crearon dos variables lineales: el “northness” y el “eastness”, definidos como el coseno y seno del aspecto de la pendiente, respectivamente. En ambos casos los valores que se alcanzan van de -1 a 1. Valores del northness cercanos a 1 indican un aspecto hacia o cercano al norte, mientras que valores cercanos a -1 indican orientación hacia o cercano al sur y los valores cercanos a 0, orientación ya sea al este o al oeste. Los valores de eastness se interpretan de forma similar, esto es, valores cercanos a 1 y -1 son sitios con exposición este y oeste, respectivamente, mientras que los valores cercanos a 0 tienen exposición ya sea hacia el norte o hacia el sur (Palmer, 1993). El análisis de la información geográfica fue realizado usando IDRISI Selva 17.0, QGIS 3.4 y R.

IV.4. Análisis de datos

IV.4.1. Cálculo de la necromasa gruesa (Ng)

Como lo indica el método del intercepto planar, para el cálculo de la necromasa gruesa por transecto y por componente o clase de tamaño de partícula (Cuadro III) se utilizó la ecuación propuesta por Van Wagner (1968):

$$Ng = \frac{\pi^2 S c \sum d^2}{8L}$$

Donde Ng es la cantidad de necromasa leñosa gruesa en $Mg\ ha^{-1}$ (partículas 10h, 100h y 1000h), S es la densidad específica de la madera de los interceptos, c es el factor de corrección de la pendiente, $\sum d^2$ es la suma los diámetros cuadrados y L es la longitud en metros de la línea

de intercepto planar. Esta ecuación incorpora el efecto de la orientación de la partícula en la estimación del volumen cilíndrico del material leñoso (Brown, 1971). La densidad de la madera de los fragmentos de la necromasa se obtuvo de Kauffman et al. (2003). Esta variable es importante en la estimación de la masa y los valores aplicados en la ecuación se muestran en el Cuadro III.

Con los valores de necromasa por transecto se obtuvieron los promedios de necromasa gruesa por parcela ($n=4$), Ng_{Total} , por disposición vertical suspendida (Ng_{Sus}) y superficial (Ng_{Sup}) y por tamaño de fragmento de 10h (Ng_{10h}), 100h (Ng_{100h}), y 1000h (Ng_{1000h}), valores que se utilizaron para el análisis de necromasa por cuenca, elevación y ladera.

IV.4.2. Análisis estadísticos

Se utilizó un modelo mixto para probar el efecto de zona de elevación y orientación de la ladera y su interacción en la necromasa fina (Nf) y en la necromasa gruesa total (Ng_{Total}) y de cada una de las fracciones leñosas con diferente tiempo de retardo (Ng_{1000h} , Ng_{100h} y Ng_{10h}), y de la necromasa suspendida y superficial. Para los valores de la Nf el modelo se aplicó considerando a los factores zona de elevación y ladera como efectos fijos y la trampa de hojarasca como efecto aleatorio. En el caso de la Ng , se aplicó el modelo considerando a los factores de cuenca, zona de elevación y ladera como efectos fijos, y a los transectos como efectos aleatorios.

IV.4.2.1. Construcción del modelo para la estimación de la necromasa a escala de cuenca y de paisaje

Se evaluó la relación entre el almacén de la necromasa gruesa de cada uno de sus componentes (Ng_{Total} , Ng_{Sus} , Ng_{Sup} , Ng_{1000h} , Ng_{100h} y Ng_{10h}) y las variables topográficas (elevación, pendiente, “northness” y “eastness”) de cada parcela. Para ello, se ajustaron modelos lineales y no lineales múltiples, utilizando las posibles combinaciones de estas variables predictivas y los datos de necromasa promedio de cada componente por parcela ($n=30$). Se utilizó el Criterio de

Información de Akaike corregido para muestras pequeñas (AICc) para determinar el mejor modelo de ajuste a los datos.

Para validar de los resultados de cada modelo seleccionado se aplicaron las pruebas estadísticas de los supuestos del modelo de regresión lineal: un análisis de correlación de Pearson para evaluar la co-linealidad entre las variables explicativas, la prueba de Durbin-Watson (DW) para estimar la autocorrelación entre los residuales del modelo, la prueba de Breusch-Pagan (BP) para explorar la homocedasticidad de varianzas de los residuales, y por último, se aplicó la prueba de Shaphiro-Wilks (W) para verifícas la normalidad de los residuos.

IV.4.2.2. Distribución espacial de la necromasa

Con el modelo seleccionado con el mejor ajuste para la necromasa gruesa total y para cada uno de sus componentes, se generaron los mapas predictivos de la distribución de la necromasa de estos componentes. Las operaciones de las capas raster 15×15 m de las variables explicativas del modelo en el polígono de las cuencas estudio y el tratamiento de filtrado tipo kernel de 3×3 sobre las celdas del mapa resultante, se realizaron con la calculadora de raster de IDRISI Selva 17.0 y R.

La distribución espacial de la necromasa gruesa total dentro de cada una de las cuencas se determinó por cota de elevación cada 25 m y se estimó el almacén de necromasa, multiplicando el valor promedio de la necromasa por el área por cota de elevación en cada cuenca.

Para representar el efecto del huracán en la distribución de la necromasa gruesa total en una extensión mayor dentro de la reserva, se seleccionó un polígono de 4×4 km alrededor del sistema de estudio (cuencas). En este caso, se proyectó la distribución con base en cuatro rangos de necromasa gruesa total, <50, de ≥50 a <100, de ≥100 a <150, y ≥150 Mg ha⁻¹. Para cada rango se calculó el área representativa que ocupa dentro de la extensión del polígono y el promedio de necromasa gruesa total.

El análisis de datos y las gráficas de los resultados fueron realizados con el programa R (R Core Team, 2013)

V. RESULTADOS

V.1.1. Necromasa fina

La Necromasa fina (Nf = caída de hojarasca) en la Cuenca I tras el paso del huracán fue en promedio $4.1 \pm 0.3 \text{ Mg ha}^{-1}$. De acuerdo con los resultados del modelo mixto, la variación en entre las zonas de elevación (Figura 4) no fue significativa, pero se registró mayor cantidad de Nf en la ladera sur con $4.4 \pm 0.5 \text{ Mg ha}^{-1}$ y $3.8 \pm 0.3 \text{ Mg ha}^{-1}$ ($F_{[1,68]} = 6.714$, $p = 0.01$) en la ladera norte.

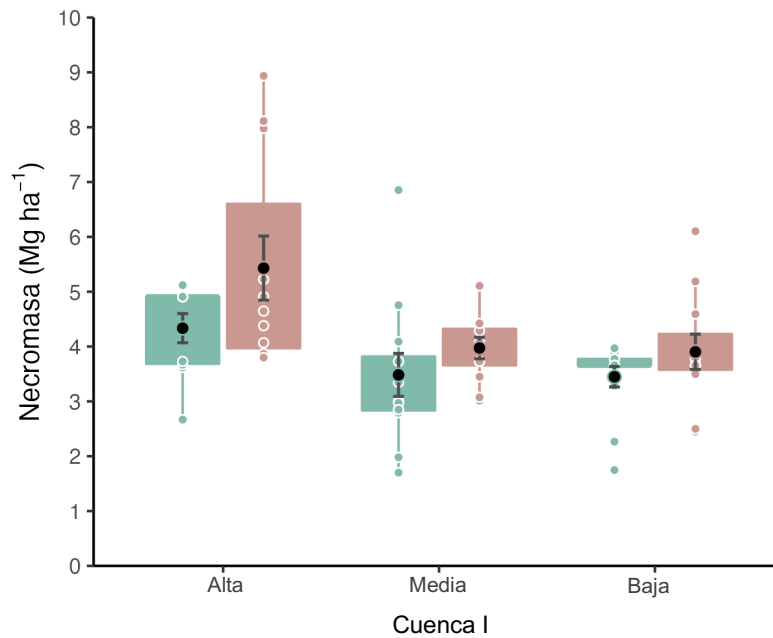


Figura 4. Necromasa fina en la Cuenca I en las zonas de elevación Alta, Media y Baja, y por ladera norte (verde) y sur (marrón) colectada en octubre del 2015 una semana después del paso del huracán sobre el BTC de Chamela. Los puntos negros ubican el promedio de la Nf $\text{Mg ha}^{-1} \pm$ error estándar, los puntos verdes refieren a los valores de Nf de la ladera norte y los puntos color marrón de la ladera sur.

V.1.2. Necromasa gruesa total

Los valores promedio del almacén de necromasa gruesa total (Ng_{Total} , suma de los fragmentos con diferente tiempo de retardo) estimados posterior al paso del Huracán Patricia, en las cinco cuencas de estudio se muestran en la Figura 5. Las diferencias del promedio de Ng_{Total} entre las cinco cuencas no fueron estadísticamente significativas ($F_{[4,89]} = 1.032$, $p = 0.39$; ANEXO Cuadro I). En cambio, las diferencias observadas entre los valores promedio por ladera y por zona de elevación (Cuadro IV) si fueron significativas, con la mayor cantidad de Ng_{Total} en las laderas con orientación norte, y menor en la zona alta en comparación con las zonas media ($t = -3.145$, $p = 0.006$) y baja ($t = -2.652$, $p < 0.025$) en las cuencas. La diferencia de Ng_{Total} entre las zonas media y baja, no fue significativa, ni la interacción entre factores (ANEXO Cuadro I).

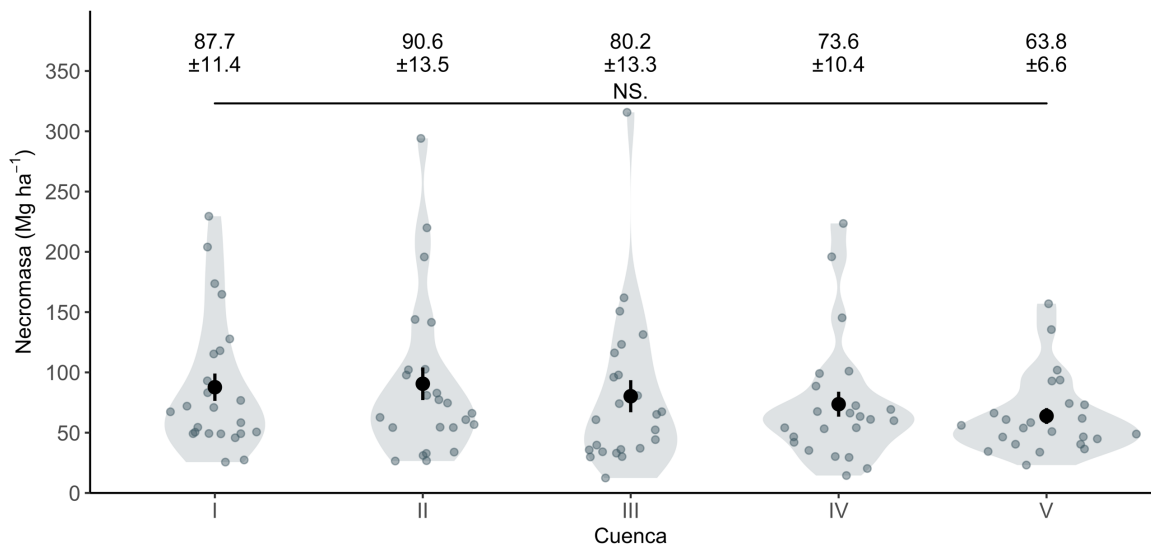


Figura 5. Necromasa gruesa total en las cinco cuencas de estudio. Los puntos de color negro ubican los valores en la parte superior de cada violín, indican el promedio \pm error estándar de los interceptos planares por cuenca ($n = 24$). NS: no significativo. Estimaciones post-huracán del muestreo realizado en la reserva de Chamela. Los puntos de color gris claro indican los valores de cada uno de los interceptos planares en cada cuenca (ver Métodos).

Cuadro IV. Valores promedio del almacén de necromasa (Mg ha^{-1}) por zona de elevación, por ladera y por disposición vertical en las cuencas de estudio tras el paso del Huracán Patricia en la reserva de Chamela.

Necromasa (Mg ha^{-1})		Promedio \pm E.E.
Zona de elevación		$F_{[1,89]} = 5.772, p = 0.004$
	Alta	56.5 ± 4.3^a
	Media	93.4 ± 10.3^b
	Baja	87.7 ± 9.9^b
Ladera		$F_{[1,89]} = 9.791, p = 0.002$
	Norte	94.1 ± 6.6
	Sur	64.3 ± 5.8
Disposición		$F_{[1,89]} = 5.368, p = 0.021$
	Superficial	44.7 ± 2.8
	Suspendida	34.5 ± 2.5

Valor promedio \pm error estándar de las cinco cuencas. Ver resultados de los modelos mixtos con zona de elevación y ladera como efectos fijos en el Anexo Cuadro I.

Respecto a los valores promedio de la Ng_{Total} por disposición vertical (Cuadro IV), la mayor proporción (56%) se encontró depositada sobre la superficie del suelo y hasta 30 cm de altura (necromasa superficial), mientras que el resto del material se encontró suspendido o atrapada en el perfil vertical del bosque entre los 30 cm del nivel del suelo y hasta los 200 cm de altura. Esta diferencia entre las dos disposiciones de la necromasa gruesa total fue significativa (Cuadro IV).

V.1.3. Necromasa gruesa por tipo de fragmentos

V.1.3.1. Por zona de elevación

La necromasa gruesa para cada uno de sus componentes (tiempo de retardo) mostró una variación a través del gradiente de elevación en las cuencas (Figura 6). El promedio de los fragmentos de mayor tamaño (1000h) en la zona alta fue significativamente menor que en las zonas media ($t = -3.216, p < 0.005$) y baja ($t = -2.525, p < 0.035$). Para los componentes de 100h y 10h, las diferencias no fueron significativas (Anexo Cuadro II, III y IV)

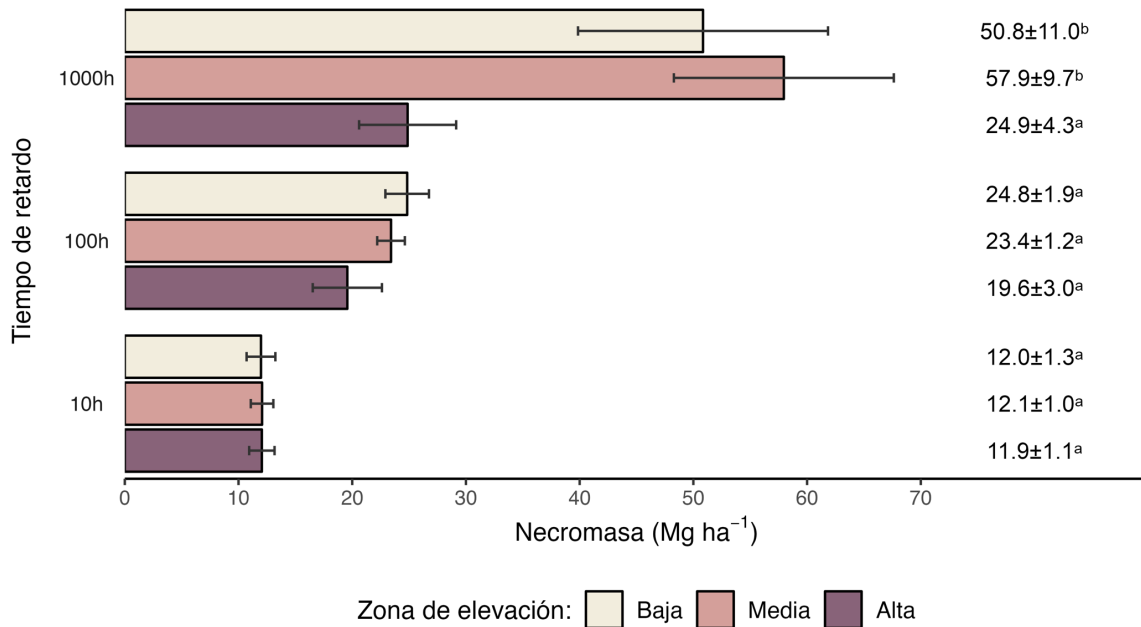


Figura 6. Necromasa gruesa de los fragmentos por tiempo de retardo en las tres zonas de elevación de las cuencas de Chamela. Valores promedio de las cinco cuencas \pm error estándar, $n = 5$. En cada categoría de tamaño por tiempo de retardo de las partículas (10h, 100h, 1000h) letras iguales indican que las diferencias entre las tres zonas de elevación no son significativas ($p > 0.05$).

V.1.3.2. Por ladera

La Figura 7 muestra los valores promedio de necromasa de los fragmentos (10h, 100h y 1000h) por exposición de ladera en las cuencas de estudio. Se observa que, para cada uno de los tamaños de fragmentos, la necromasa en las laderas con orientación norte fue significativamente mayor que en las laderas sur ($F(10h)_{[1,89]} = 8.572$, $p < 0.004$; $F(100h)_{[1,89]} = 5.272$, $p = 0.024$; $F(1000h)_{[1,89]} = 7.719$, $p = 0.006$; Anexo – Cuadros II, III y IV).

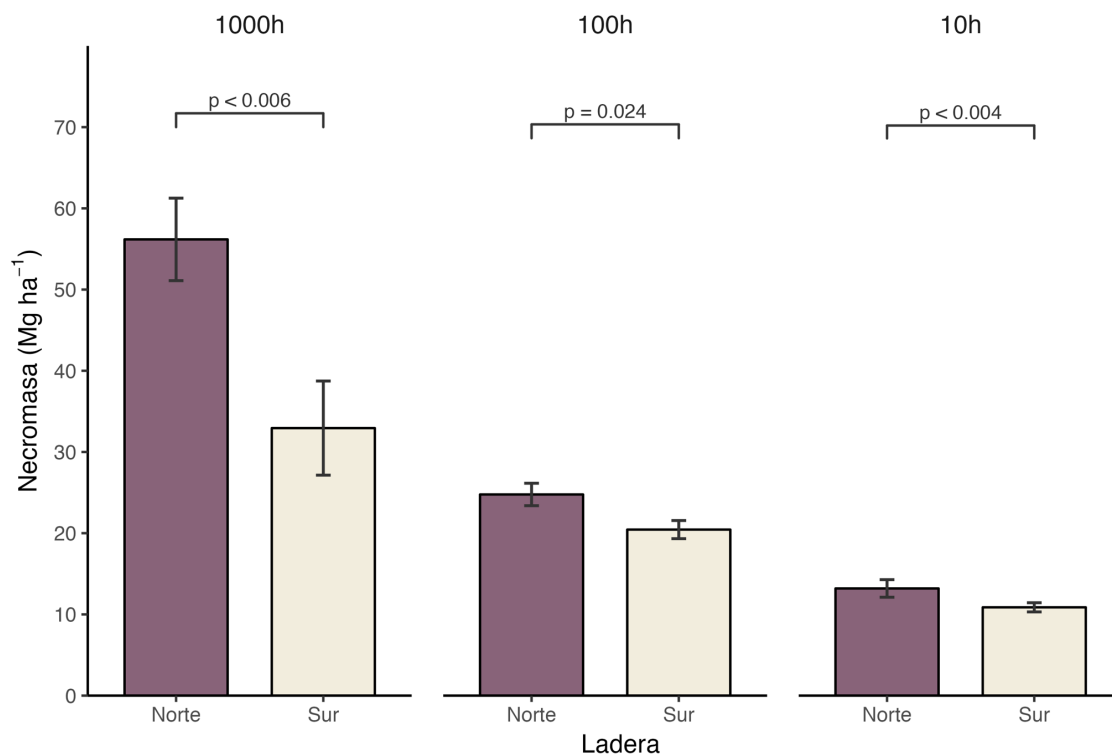


Figura 7. Necromasa gruesa total promedio Mg ha⁻¹ ± error estándar por ladera y de sus componentes de 10h, 100h y 1000h en las cuencas de estudio de Chamela, estimada con el método del intercepto planar. Valores promedio de las cinco cuencas (n = 5).

V.1.3.3. Por disposición vertical

Considerando la distribución de los fragmentos en el perfil vertical del bosque (Cuadro V), se encontró que para los componentes de 10h y 100h, la cantidad depositada sobre la superficie del suelo fue mayor a la suspendida (Cuadro V). Las diferencias entre las dos disposiciones (superficial, suspendida) fue significativa tanto para los fragmentos de 10h ($p < 0.001$, $F_{[1,235]} = 103.5$), como para los de 100h ($p < 0.001$, $F_{[1,235]} = 11.377$) y para los fragmentos más gruesos (1000h), las diferencias en disposición vertical no fueron significativas ($p = 0.48$, $F_{[1,235]} = 0.5118$). Por último, el cociente necromasa suspendida/superficial (Sus/Sup) varió dependiendo del tamaño de los fragmentos leñosos, con un cociente de 0.5 para fragmentos de 10h, aumentando a un valor cercano a 1.0, a medida que el tamaño de las partículas fue mayor.

Cuadro V. Necromasa gruesa superficial y suspendida por tamaño de partícula y total (Mg ha^{-1}) del bosque tropical caducifolio de Chamela posterior al paso del Huracán Patricia. Sus = necromasa suspendida, Sup = necromasa superficial. Total = Suspendida + Superficial.

Timelag	Diámetro (cm)	Suspendida	Superficial	Total	Cociente Sus/Sup
Necromasa gruesa					
10h	0.6–<2.5	3.9 ± 0.3	8.1 ± 0.5	12.0 ± 0.7	0.5
100h	2.5–7.5	9.7 ± 0.6	12.9 ± 0.8	22.6 ± 1.1	0.8
1000h	> 7.5	20.9 ± 2.0	23.7 ± 2.8	44.6 ± 4.4	0.9
Total Ng	—	34.5 ± 2.5 (44%)	44.7 ± 2.8 (56%)	79.2 ± 4.8 (100%)	0.8

Valores promedio \pm error estándar (n = 5)

La Figura 8 integra los valores de necromasa total en las 30 parcelas de estudio en relación con las dos variables topográficas principales analizadas. Se observa la relación inversamente proporcional con respecto a la elevación y la tendencia de mayor necromasa gruesa total donde la variable northness presenta valores cercanos a 1. Además, se observa que este patrón general está dominado por los fragmentos de 1000h.

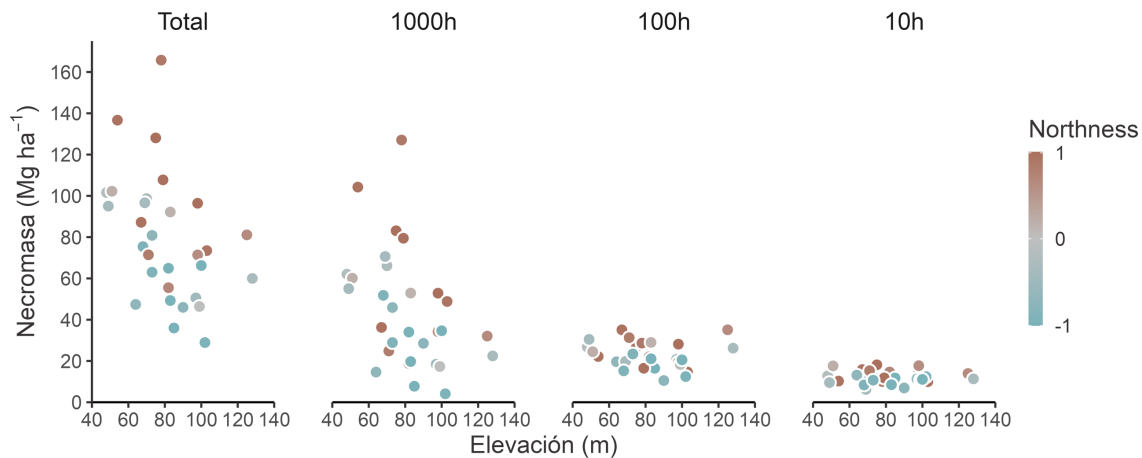


Figura 8. Valores promedio (Mg ha^{-1}) de necromasa gruesa total y por tiempo de retardo (1000h, 100h y 10h) en las parcelas de estudio en función de la elevación y el northness.

V.2. Modelos de predicción de la necromasa gruesa total en el paisaje

Resultaron un total de 30 modelos tanto modelos lineales como no lineales de ajuste posibles entre las variables topográficas y la necromasa gruesa total, y por tipo de tamaño de fragmento. Con base en el Criterio de Información de Akaike (AICc) el modelo exponencial resultó ser el que mejor explica la variación espacial de la necromasa en las cuencas de estudio. La ecuación general del modelo seleccionado es de la siguiente forma:

$$Ng_i = \alpha_i \cdot e^{(\beta_{El_i} \times El_i) + (\beta_{Nn_i} \times Nn_i)}$$

Donde Ng es la necromasa gruesa en Mg ha⁻¹ posterior al paso del Huracán Patricia en el sitio de estudio, *i* es la necromasa gruesa total, suspendida, superficial, o por tamaño de fragmento (10h, 100h o 1000h), Nn es la orientación de la ladera medida como northness (-1 a 1) y El es la elevación (m).

Los parámetros de las ecuaciones para la Ng_{total} y por componente se presentan en el Cuadro VI. El modelo de Ng_{Total} presentó el valor de ajuste mayor, con una R² de 55.4%. Este modelo incorpora la variación de la necromasa total, es decir, la suma de los componentes de tiempo de retardo. El ajuste de los modelos que incorporan la disposición vertical de la necromasa gruesa superficial y suspendida (Ng_{Sup} y Ng_{Sus}) presentaron un valor de ajuste de 40% y 44%, respectivamente.

El modelo para la necromasa de los fragmentos de mayor tamaño (Ng_{1000h}) fue el único en el que junto con el northness (Nn), el gradiente de elevación (El) tuvo un efecto significativo (Cuadro VI). En cambio, para los modelos de Ng_{100h} y Ng_{10h} la variable El no contribuyó significativamente a la predicción de la necromasa, por lo cual el Nn fue la única variable explicativa en estos dos componentes. En este caso, los valores de ajuste de estos modelos fueron más bajos (19% y 24%) en comparación con el modelo de Ng_{1000h} con 41.6%.

Cuadro VI. Modelos para la estimación de necromasa gruesa total, superficial, suspendida y para de cada uno de sus componentes por tiempo de retardo en función de las variables topográficas.

Modelo	Variabes	α	β_1	β_2	R^2	EEE	F	p	DW	BP	W
Ng _{Total}	Nn + El	148.265 (0.2141)	0.312677 (0.0657)	-0.008469 (0.0025)	0.554	0.2755	16.74	< 0.01	1.34, $\rho=0.30$	0.79	0.95
Ng _{Sup}	Nn + El	79.67605 (0.2397)	0.239787 (0.0029)	-0.007788 (0.0736)	0.400	0.3083	8.98	< 0.01	1.87, $\rho=0.06$	0.95	0.94
Ng _{Sus}	Nn + El	66.07973 (0.3198)	0.384918 (0.0981)	-0.009476 (0.0038)	0.443	0.4114	10.73	< 0.01	1.60, $\rho=0.17$	2.14	0.96
Ng _{1000h}	Nn + El	129.5751 (0.4619)	0.47511 (0.1418)	-0.01565 (0.0055)	0.416	0.5942	9.61	< 0.01	1.21, $\rho=0.39$	1.37	0.90 *
Ng _{100h}	Nn	21.89043 (0.0485)	0.16225 (0.0633)		0.190	0.2652	6.57	< 0.01	1.73, $\rho=0.08$	0.24	0.94
Ng _{10h}	Nn	11.74067 (0.04188)	0.161512 (0.05466)		0.238	0.2291	8.73	< 0.01	1.92, $\rho=0.03$	0.12	0.95

N=30. Los datos corresponden a la cantidad de necromasa gruesa promedio por componente de cada una de las parcelas de estudio de 1,200 m². En paréntesis se muestra el error estándar de los coeficientes. EEE = error estándar de la estimación. Pruebas estadísticas de los supuestos de los residuales de los modelos: autocorrelación de Durbin-Watson (DW), homocedasticidad de varianzas de Breusch-Pagan (BP) y normalidad de Shapiro-Wilks (W); el * indica que la prueba es significativa ($p < 0.05$).

V.3. Estimación de la distribución espacial de la necromasa gruesa

V.3.1. Distribución a nivel de las cuencas

Resultaron un total de 30 modelos tanto modelos lineales como no lineales de ajuste posibles. El análisis espacial de la necromasa gruesa total dentro de las cuencas de estudio empleando la ecuación $N_{g_{total}}$ con el mejor ajuste, indica que entre los 25 a 50 m de elevación se encuentra la mayor concentración de necromasa por unidad de área, cuyo promedio varía entre las cuencas de 85 a 120 Mg ha⁻¹. Sin embargo, el área que ocupa esta cota de elevación es apenas una hectárea o menos, por lo que el almacén es menor que en elevaciones intermedias (Cuadro VII).

La cota de elevación de mayor extensión en cada cuenca es la que presenta la mayor influencia en el almacén total de necromasa estimada. Por ejemplo, en la Cuenca I se estima que la tercera parte de la necromasa total se encuentra entre los 125 y 150 m de elevación, representando cerca de la mitad de la extensión total de la Cuenca. Así mismo el 42% de extensión de la Cuenca V se encuentra entre 100 y 125 m de elevación, a su vez esta área contiene el 42% de la necromasa total de la cuenca.

En la Cuenca III, la de mayor extensión, presentó por lo tanto el mayor almacén de necromasa gruesa total (27.0 ha y 1511 Mg), mientras que la Cuenca IV presentó la menor extensión y almacén de necromasa entre las cinco cuencas (11.7 ha y 617 Mg).

Cuadro VII. Almacén de necromasa gruesa estimada con la ecuación $N_{g\text{total}}$ (ver Cuadro VI) por cota de elevación en las cuencas de estudio. El porcentaje indica la contribución relativa por cota de elevación a la necromasa gruesa total.

	Cota (m)	Necromasa promedio (Mg ha ⁻¹)	Área (ha)	Almacén de necromasa (Mg)	Contribución (%)
<p>Cuenca I</p>	25 – 50	120.0 ± 14.9	1.01	121.5	12.5
	>50 – 75	100.7 ± 16.5	1.03	104.2	10.7
	>75 – 100	80.2 ± 15.1	2.00	160.7	16.5
	>100 – 125	61.4 ± 13.2	3.62	222.5	22.8
	>125 – 150	45.3 ± 8.6	7.38	334.1	34.3
	>150 – 175	44.9 ± 6.1	0.70	31.3	3.21
	—	—	—	—	—
	\bar{x} 75.4 ± 30.6	Σ 15.8	Σ 974.2	100 %	
<p>Cuenca II</p>	25 – 50	95.5 ± 7.5	0.18	17.2	1.8
	>50 – 75	87.4 ± 19.2	1.87	163.2	16.8
	>75 – 100	71.8 ± 18.4	3.15	226.2	23.3
	>100 – 125	60.6 ± 13.0	4.57	276.7	28.6
	>125 – 150	47.4 ± 8.0	4.23	200.3	20.7
	>150 – 175	41.3 ± 5.1	1.58	65.0	6.7
	>175 – 200	39.8 ± 2.7	0.52	20.57	2.1
	\bar{x} 63.4 ± 22.3	Σ 16.1	Σ 968.2	100 %	
<p>Cuenca III</p>	25 – 50	107.3 ± 16.2	0.56	60.4	4.0
	>50 – 75	90.5 ± 18.2	2.93	264.8	17.5
	>75 – 100	69.7 ± 17.3	4.99	348.1	23.1
	>100 – 125	56.4 ± 12.4	7.29	410.9	27.2
	>125 – 150	42.9 ± 7.13	5.53	237.6	15.7
	>150 – 175	53.3 ± 4.1	3.03	107.1	7.1
	>175 – 200	30.7 ± 3.3	2.68	82.1	5.4
	\bar{x} 61.8 ± 26.9	Σ 27.0	Σ 1511.0	100 %	
<p>Cuenca IV</p>	—	—	—	—	—
	25 – 50	67.3 ± 5.4	0.81	54.5	8.8
	>50 – 75	60.6 ± 6.0	3.83	231.8	37.6
	>75 – 100	53.5 ± 6.6	4.43	237.1	38.4
	>100 – 125	42.3 ± 3.6	1.22	51.3	8.3
	>125 – 150	31.9 ± 3.3	0.90	28.7	4.7
	>150 – 175	25.6 ± 1.2	0.54	13.8	2.2
	\bar{x} 46.9 ± 16.4	Σ 11.7	Σ 617.3	100 %	
<p>Cuenca V</p>	—	—	—	—	—
	25 – 50	85.6 ± 10.2	0.54	46.2	3.3
	>50 – 75	68.5 ± 17.5	6.91	473.4	33.6
	>75 – 100	53.7 ± 12.7	11.21	601.4	42.6
	>100 – 125	36.8 ± 3.5	6.57	241.5	17.1
	>125 – 150	31.1 ± 1.9	1.55	48.2	3.4
	\bar{x} 55.1 ± 22.5	Σ 26.8	Σ 1410.8	100 %	

El tamaño de los círculos es una medida relativa del área de cada cota de elevación. Para la referencia geográfica de las cuencas ver Figura 3. Se incluye a la izquierda del cuadro, una representación gráfica de la distribución de la necromasa por rangos de cotas de elevación, indicados por distintos colores dentro del contorno de cada cuenca. El tamaño de los círculos es una medida relativa del área de cada rango de cota de elevación.

V.3.2. Distribución de la necromasa a nivel del paisaje

Aplicando las ecuaciones de los modelos de predicción de necromasa en un sistema de información geográfica (ver sección IV.3) se obtuvieron los patrones de distribución espacial de la Ng_{Total} (Figura 9), para cada componente (Anexo Figura 1, 2 y 3), así como para la Ng_{Sup} y Ng_{Sus} (Anexo Figura 4) a nivel de paisaje en el polígono de estudio que incluye al sistema de las cinco cuencas. En términos generales se observa que la necromasa total (Figura 9) muestra una relación inversa con la elevación. Esta misma relación inversa se observa en los fragmentos de mayor tamaño de Ng_{1000h} (Anexo Figura 3) y por disposición de Ng_{Sup} (Anexo Figura 4-A) y Ng_{Sus} (Anexo Figura 4-B). Para los componentes de Ng_{10h} (Anexo Figura 1) y Ng_{100h} (Anexo Figura 2) se muestra que la necromasa en las laderas con orientación hacia el norte es mayor. Es notable observar en el mapa de la distribución de la necromasa total (Ng_{Total}) el efecto de la necromasa de 1000h (Ng_{1000h}), dado que este último es el componente de mayor peso en la estimación de la necromasa gruesa total.

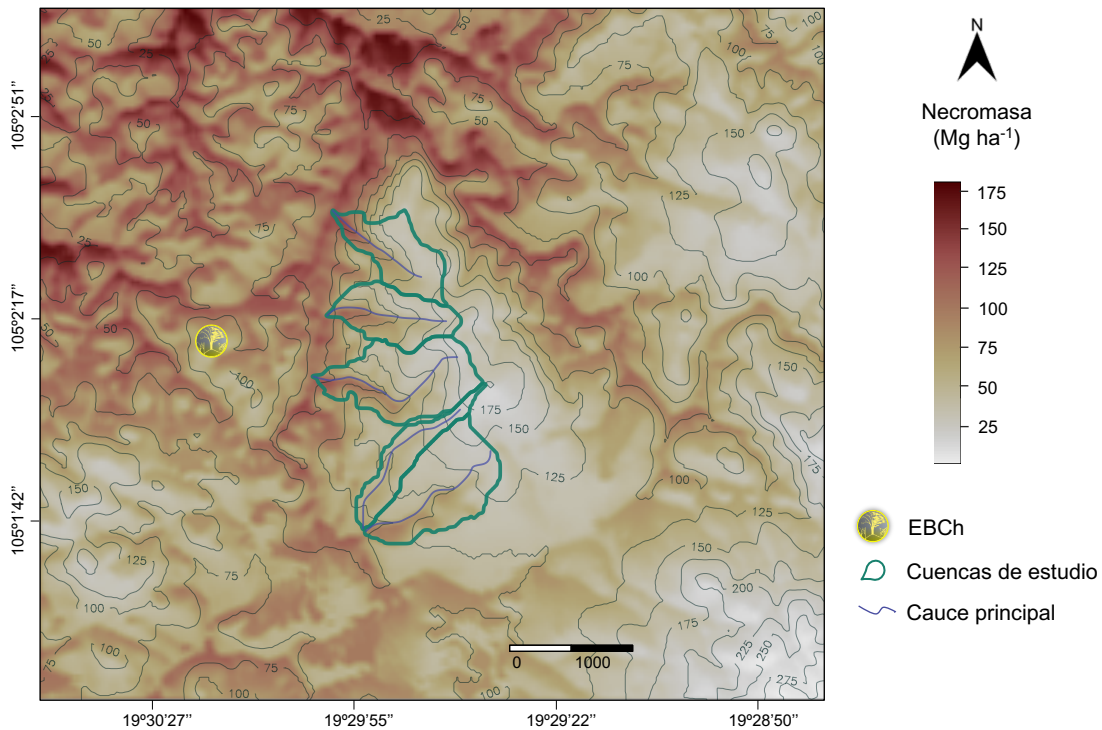


Figura 9. Distribución espacial de la necromasa total (Ng_{Total}) en el polígono de estudio, estimada a partir del mejor modelo predictivo de la relación entre la necromasa y variables topográficas en el bosque tropical caducifolio en la reserva de la Estación de Biología Chamela.

V.3.3. Distribución espacial de la necromasa gruesa total en el polígono de estudio

Con base en el modelo seleccionado para la predicción de la distribución de la N_{gTotal} en el paisaje, se estimó que, tras el paso del Huracán Patricia, el 57.5% (920 ha) del área del polígono de estudio presenta un valor de necromasa total promedio de 73.1 Mg ha^{-1} con un rango entre >50 a $\leq 100 \text{ Mg ha}^{-1}$ (Figura 10). Para el resto del polígono se observa una distribución dependiente de la elevación, los valores $<50 \text{ Mg ha}^{-1}$ sobre las partes más altas y valores $>100 \text{ Mg ha}^{-1}$ en las partes más bajas. El 22.7% (363.2 ha) de la extensión del polígono presenta valores menores a 50 Mg ha^{-1} , con un promedio de 39 Mg ha^{-1} . Dentro del rango que contiene valores >100 a $\leq 150 \text{ Mg ha}^{-1}$, el almacén de la necromasa promedio se estimó en 117.4 Mg ha^{-1} distribuida en el 18.4% (294.4 ha) de la extensión total del polígono de estudio. Valores de necromasa $>150 \text{ Mg ha}^{-1}$ se concentraron en el 1.4% (22.4 ha) del polígono, con un promedio de 159 Mg ha^{-1} .

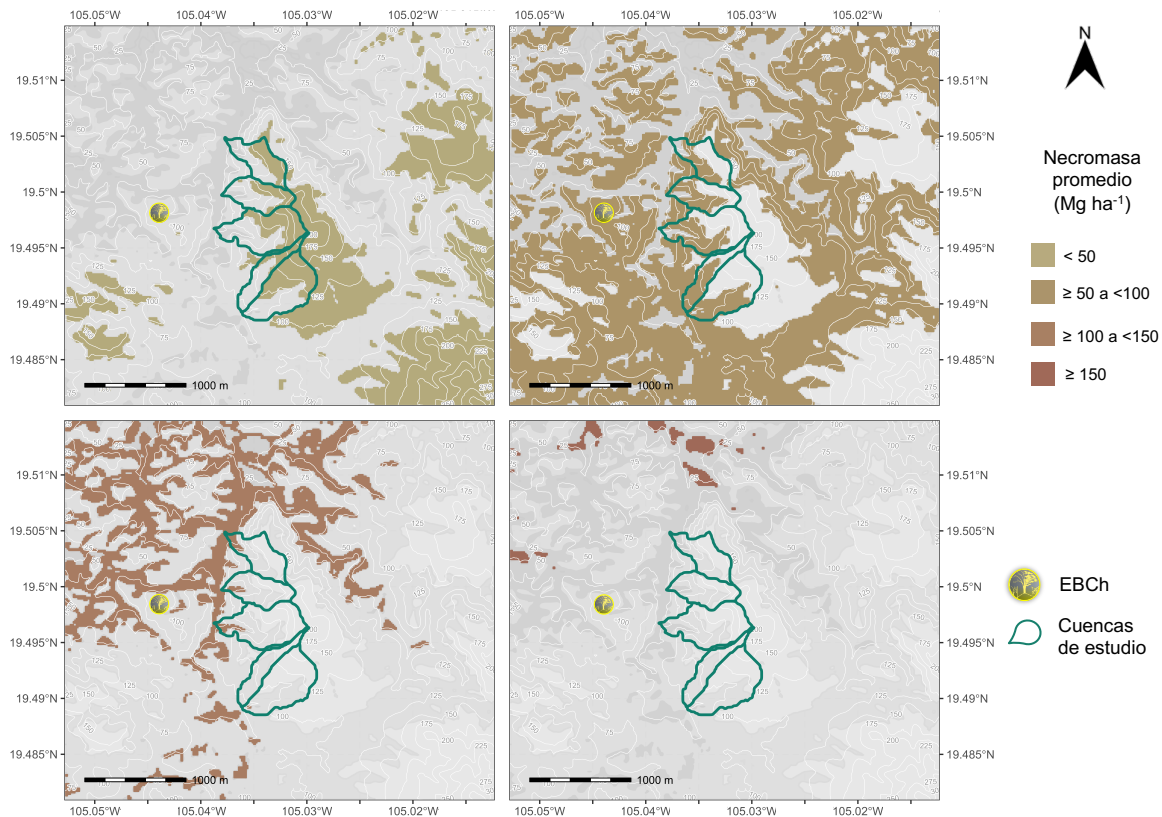


Figura 10. Distribución espacial de la necromasa gruesa total promedio de <50 , ≥ 50 a <100 , ≥ 100 a <150 , y $\geq 150 \text{ Mg ha}^{-1}$, superior izquierdo, superior derecho, inferior izquierdo e inferior derecho, respectivamente, estimada a partir del mejor modelo predictivo de la relación entre la necromasa y variables topográficas, dentro del polígono de estudio en el bosque tropical caducifolio en la reserva de la Estación de Biología Chamela.

V.3.4. Magnitud del cambio en el almacén de la necromasa por el paso del Huracán

Patricia

Previo al paso del Huracán Patricia en el área de estudio, Maass et al. (2002) estimaron el almacén de la necromasa gruesa en 19.2 Mg ha^{-1} en la Cuenca I, de la cual 61% correspondió al componente de ramas y el 39% al componente de troncos (Figura 11). Tras el paso del huracán el almacén de la necromasa gruesa en este estudio se estimó en 78.7 Mg ha^{-1} (Figura 11), de la cual 43% estuvo compuesta por ramas y el resto por troncos. Respecto a la necromasa fina, Martínez-Yrizar et al. (2018) reportan un ingreso promedio de $0.38 \pm 0.1 \text{ Mg ha}^{-1}$ en ausencia de eventos de huracán en el mes de octubre, mientras que en este estudio se encontró que dicho aporte cambió en promedio a $4.1 \pm 0.3 \text{ Mg ha}^{-1}$ (Figura 4) inducido por el huracán. Considerando la condición previa al huracán, estos valores representan un ingreso de 59.5 Mg ha^{-1} como Ng total siendo esta cantidad 3.1 veces superior al almacén de largo plazo (Maass et al., 2002). Al sumarle esta cantidad mas el ingreso de la necromasa fina hacen un total de 63.6 Mg ha^{-1} de ingreso extraordinario de necromasa tras el paso del Huracán Patricia. Así mismo, la disposición vertical de la necromasa gruesa fue alterada por el huracán, de tal forma que antes del disturbio el 29% se encontraba sobre la superficie del suelo en comparación con el 54.4% registrado posterior al paso del huracán (Figura 11).

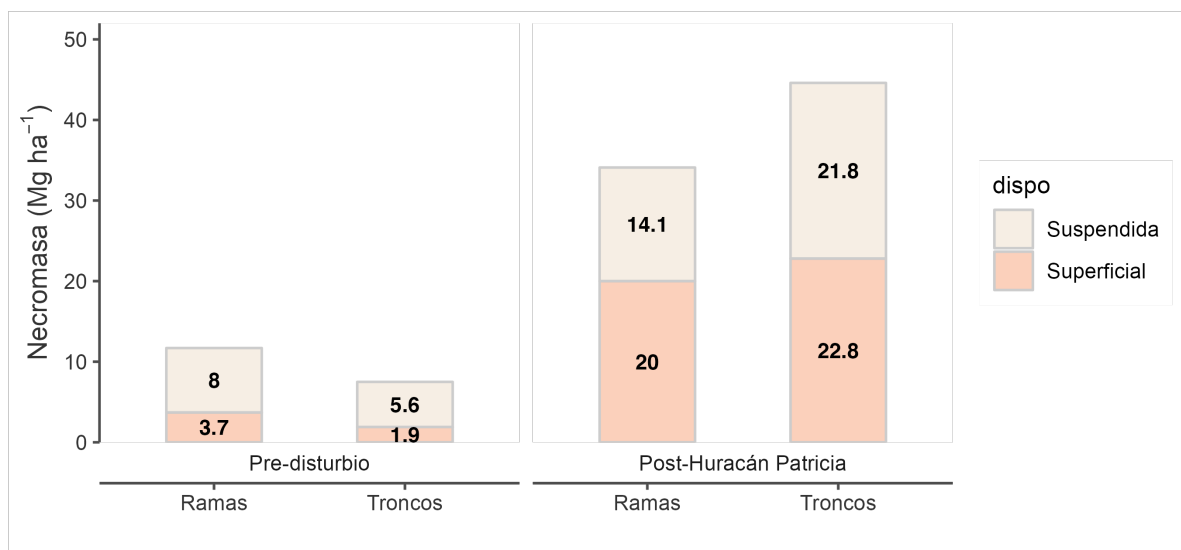


Figura 11. Necromasa gruesa pre- y post-huracán (Mg ha^{-1}) por tamaño de fragmentos leñosos, ramas (de 2 a 6.4 cm de diámetro) y troncos (>6.4 cm de diámetro). Valores de necromasa pre-disturbio de Maass et al. (2002) reportados para la Cuenca I.

VI. DISCUSIÓN

VI.1. Efecto del Huracán Patricia sobre el almacén de necromasa fina en el bosque tropical caducifolio

En el bosque de Chamela, octubre es un mes típicamente de baja producción de hojarasca (Martínez-Yrizar et al. 2018), por lo que una forma de medir el efecto inmediato del huracán fue comparar los valores de caída de hojarasca del mes de incidencia del huracán (octubre 2015) con el promedio de los meses de octubre de los años previos al paso del huracán. Considerando los valores reportados en la Figura 4 de caída de hojarasca en las cuencas de estudio, Martínez-Yrizar et al. (2018) mostraron que este flujo en el mes de incidencia del huracán fue 10 veces mayor al valor promedio de los meses de octubre de años pre-disturbio. Igualmente reportan que el componente leñoso en el total de la hojarasca fue 25 veces mayor en el mes de incidencia del huracán que la condición pre-disturbio. Este aumento es consistente con la defoliación generalizada y la alteración significativa del dosel reportada por Parker et al. (2018) en el BTC de Chamela. En Puerto Rico, tras el paso del Huracán George, Ostertag et al. (2003) también encontraron que la capa de mantillo en tres tipos de bosques fue significativamente alterada, con un rango de 1.2 a 2.5 veces los niveles pre-disturbio. Lo anterior es importante dado que el mantillo constituye la fracción fina de la necromasa, más dinámica que la parte gruesa, tanto por su ingreso al suelo en pulsos estacionales muy marcados, como por ser más lábil y de más rápida descomposición (Anaya et al., 2007).

Los estudios que analizan el efecto de huracanes sobre el ingreso inmediato masivo de residuos orgánicos al suelo van más allá de los cambios en la cantidad depositada sobre el suelo, pues también se examina el efecto que la adición de esta hojarasca y su posterior descomposición tiene en el ciclo de nutrientes. Al respecto, Gavito et al. (2018) reportan que, como resultado del proceso de descomposición del material que ingresó al mantillo como efecto del Huracán Patricia, los valores de concentración de C y N aumentaron durante el año fenológico subsecuente al disturbio. Por su parte Jaramillo et al. (2018) reportan que la cantidad

de fósforo y carbono orgánico en el agua de escorrentía tras el paso del Huracán Jova en la región de Chamela fue mayor hasta 96% y 33%, respectivamente, respecto al promedio de años anteriores aumentando así la tasa de transporte de nutrientes en el ecosistema.

VI.2. Efecto del Huracán Patricia sobre el almacén de necromasa gruesa en el bosque tropical caducifolio

Tras el paso del Huracán Patricia dentro de las cuencas de estudio en el bosque tropical caducifolio de Chamela se encontró que el almacén de la necromasa gruesa promedio fue de $79.2 \pm 4.8 \text{ Mg ha}^{-1}$. Estudios previos en la región de Chamela-Cuixmala, en condiciones sin disturbio por huracanes, reportan que el promedio de necromasa gruesa en el paisaje varía desde 26 a 34 Mg ha^{-1} (Jaramillo et al., 2003). Por lo tanto, como efecto del paso del Huracán Patricia se estima un aumento de la necromasa dos veces superior al almacén de largo plazo, atribuido a la sinergia de los vientos del huracán en conjunto con la mortalidad natural del bosque en ausencia de disturbio.

Este aumento extraordinario del almacén de necromasa por efecto del Huracán Patricia, como ya se mencionó, se relaciona con la alteración en los atributos del dosel del bosque analizados por Parker et al. (2018), quienes encontraron una disminución significativa del área foliar y de la altura promedio del dosel, así como un aumento en la apertura de claros (“gap fraction”) y una disminución en la densidad del dosel del bosque a lo largo de una de las principales veredas en el interior de la reserva.

Es importante señalar que cuatro años antes del Huracán Patricia, la región de estudio fue afectada por el Huracán Jova (2011) de categoría 2. Estudios previos encontraron que este huracán causó un alteración menor en el dosel del bosque, por lo que el daño a las estructuras leñosas más persistentes, también fue menor, en comparación con el Huracán Patricia (Parker et al., 2018). No existen datos disponibles sobre la necromasa gruesa inducida tras el paso del Huracán Jova; sin embargo, Lugo (2008) señala que el efecto de eventos de huracanes pasados se integra como un factor de sinergia ante el efecto de disturbio de un nuevo huracán.

Asimismo, Frank et al. (2015) definen como un ecosistema en estado susceptible a aquel que ha sido impactado por un evento meteorológico extremo. Por lo tanto, es de esperar que el efecto del Huracán Patricia podría haber sido influenciado por el legado del Huracán Jova en cuanto a la cantidad extraordinaria de necromasa que dejó a su paso Patricia.

Efectos similares a los observados en el bosque tropical caducifolio de Chamela en este estudio se han reportado en otros bosques secos neotropicales. Cuando las costas de Quintana Roo fueron impactadas por el Huracán Gilberto (1988) de categoría 5, se estimó un aumento en el almacén de necromasa total de 36 Mg ha⁻¹ a 56 Mg ha⁻¹ (Whigham et al., 1991). Por su parte, Ostertag et al. (2005) encontraron que el disturbio por el paso del Huracán George (1998) en Puerto Rico, aumentó la tasa de mortalidad de árboles en años posteriores teniendo un ingreso progresivo de necromasa en años subsecuentes, indicando que las alteraciones que causan los huracanes en los ecosistemas van más allá del efecto inmediato visible; es decir, existen respuestas retardadas. Por lo tanto es recomendable analizar los procesos demográficos y ecosistémicos en el largo plazo que nos permitan lograr un mejor entendimiento de la respuesta y capacidad de resiliencia de estos bosques ante eventos climáticos extremos como los huracanes (Lugo, 2008).

VI.3. Efecto del Huracán Patricia en los componentes de la necromasa gruesa

En este estudio, la variación de la necromasa gruesa en el gradiente de elevación en las cuencas dependió del tamaño de los elementos leñosos. Los componentes de menor tamaño con un tiempo de retardo de 10h y 100h no varió entre las tres zonas de elevación, lo que sugiere que los fragmentos en estas categorías de tamaño fueron igualmente susceptibles de ser removidas del dosel por la fuerza del viento en cualquier elevación. En cambio, la mayor cantidad de necromasa gruesa de 1000h se encontró en la parte media de las cuencas seguido de la zona baja. Que los valores menores de necromasa gruesa total se hayan encontrado en la zona alta de las cuencas, no necesariamente significa que no haya habido afectación en la cumbre de las cuencas, pues se encontraron valores hasta 3.5 veces superior al reportado sin evento de

huracán (Maass et al., 2002). Este patrón de variación en función de la elevación se podría explicar por el hecho de que en las partes altas del sistema de cuencas los árboles tienden a ser de menor altura y área basal, y el dosel del bosque es más abierto (Galicia et al., 1999; Parker et al., 2005) en comparación con las zonas de elevación media y baja, donde la disponibilidad de agua en el suelo, y la productividad primaria son mayores (Martinez-Yrizar et al., 1996). La vegetación en estos sitios presenta una mayor frecuencia de árboles grandes, es decir con mayor área basal y biomasa (Galicia et al., 1999; Jaramillo et al., 2003; Segura et al., 2003), lo que indica que la estructura del bosque es un factor importante a tomar en cuenta en la resistencia diferencial al disturbio ocasionado por el huracán.

Estudios previos a eventos de huracán en Chamela reportan para la Cuenca I un patrón inverso al gradiente elevación en la distribución espacial de la necromasa de ramas de 2-20 cm de circunferencia (Maass et al., 2002). Esto lo explican por el efecto de distintos procesos que inducen mortalidad. Normalmente, en la parte alta de las cuencas las condiciones son de mayor insolación, sequía y exposición (Galicia et al., 1999; Parker et al., 2005), factores desencadenantes de procesos de mortalidad natural y consecuentemente la mayor tasa de acumulación de necromasa en esos sitios (Maass et al., 2002). En contraste, el huracán desprendió ramas y fragmentos gruesos leñosos que de otra forma no se hubieran desprendido sin el efecto de los fuertes vientos que acompañaron a Patricia. Atributos de las plantas como la densidad de la madera y la altura de los árboles, son factores a considerar en la susceptibilidad de las especies al impacto del viento (Ostertag et al., 2005; Canham et al., 2010; Negrón-Juárez et al., 2010; Gardiner et al., 2016).

Un factor que influyó en el efecto del huracán sobre la vegetación fue la orientación de las laderas. Cada una de las cuencas de estudio tiene un afluente del cauce principal que va en dirección de este a oeste, resultando en que predomine la orientación N o S a lo largo del gradiente de elevación. Estas diferencias han contribuido a explicar la relación entre la diversidad de especies de plantas leñosas en la reserva y la heterogeneidad ambiental medida a través de variables asociadas a la disponibilidad de agua (Segura et al., 2003; Balvanera y Aguirre, 2006). En ese sentido, es posible que las diferencias encontradas en la cantidad de necromasa leñosa entre las laderas N y S se expliquen por un el efecto sinérgico entre el factor de exposición de ladera, la estructura del dosel, la biomasa del bosque y la influencia de la

topografía sobre la dirección de los vientos. Sin embargo, Parker et al. (2018) reportaron que la sección con orientación norte a lo largo de un transecto de 300 m, en la vereda Chachalaca dentro de la EBCH, experimentó una mayor alteración en las características del dosel (altura y densidad) comparado con la sección con orientación sur y sugieren que más que diferencias en la estructura del bosque a lo largo de esta vereda, la dirección y fuerza de los vientos, en interacción con la topografía, fue determinante en el nivel de alteración del bosque a través del paisaje. Al respecto, censos de vegetación y la biomasa estimada en las parcelas de la zona media de las cinco cuencas de estudio, previo a los eventos de huracán Jova y Patricia, muestran que la biomasa fue similar entre las cuencas, pero que el efecto de ladera fue significativo, siendo la biomasa en promedio mayor en las laderas con orientación sur (Figura 12). Los censos y los registros de los árboles dañados (ya sea ladeados, rotos, tirados o arrancados de raíz y muertos) también indican que a 6 meses del paso del Huracán Patricia, la proporción de la biomasa de los tallos muertos respecto a la biomasa total en la ladera norte fue mayor que la proporción de tallos muertos respecto a la biomasa en la ladera sur, y en contraparte, la proporción de la biomasa de los tallos vivos después de Patricia fue mayor que en la ladera sur (Figura 13a). Estas diferencias también se observan considerando el número de tallos, con una mayor proporción en promedio, de tallos muertos y rotos en la ladera norte que en la sur (Figura 13b). Estos resultados sugieren que, más que las diferencias en la estructura de la vegetación (i.e., biomasa y densidad de tallos), la topografía tuvo un efecto mediador en la necromasa generada tras el paso del huracán en la reserva. Como ya se mencionó, la dirección predominantemente de noreste a suroeste de los vientos explica que en general las laderas con exposición norte estuvieran expuestas a los fuertes vientos de forma más directa que las laderas con exposición sur (Parker et al., 2018). Es así que un análisis detallado de la vegetación en composición y estructura del bosque a través del paisaje posibilitaría dilucidar hasta qué grado, la interacción entre la estructura de la vegetación y la variación topográfica fue determinante en el nivel de alteración (i.e., pérdida de biomasa) inducido por el paso del Huracán Patricia en la reserva de Chamela.

Estos son aspectos que aún es importante analizar de forma integrada en estudios futuros sobre el impacto de los huracanes y la heterogeneidad ambiental que caracteriza a los BTC.

VI.4. Predicción de la distribución espacial de la necromasa en el paisaje posterior al paso del Huracán Patricia

Este estudio se muestra la influencia de las características topográficas de elevación y la orientación de la ladera en la distribución de la necromasa gruesa en las cuencas de estudio usando un modelo predictivo alimentado por mediciones directas en campo. Estudios previos muestran que la elevación se relaciona con el daño mecánico por vientos de huracán sobre las especies catalogadas como más susceptibles al disturbio y que predominan en las partes bajas de las cuencas (Jimenez-Rodríguez et al., 2018; Paz et al., 2018). Como ya se discutió, la exposición de ladera explica las diferencias en la composición de especies (Segura et al., 2003) y la sinergia que produce la dirección y fuerza de los vientos al entrar en contacto con las laderas (Bellingham, 1991). Los resultados del presente estudio sugieren que la variación topográfica en los sitios de estudio fue determinante en la necromasa generada por el paso del huracán en los distintos puntos del paisaje dentro de la reserva.

Con el modelo generado en este estudio fue posible predecir la distribución espacial de los diferentes tamaños de fragmentos leñosos que componen la necromasa gruesa y con ello identificar las zonas de mayor acumulación en el paisaje. Así, en las partes bajas a <25 m de elevación el modelo predice una alta concentración de necromasa desde 95 hasta 175 Mg ha⁻¹ y de valores <50 Mg ha⁻¹ en las zonas altas a >150 m de elevación, ya sea con menor exposición directa a la fuerza del viento del huracán o que por los atributos de la vegetación fueron menos susceptibles de ser alterados. La predicción de la necromasa gruesa total en función de las variables topográficas de elevación y northness en los sitios de estudio sugiere, por un lado,

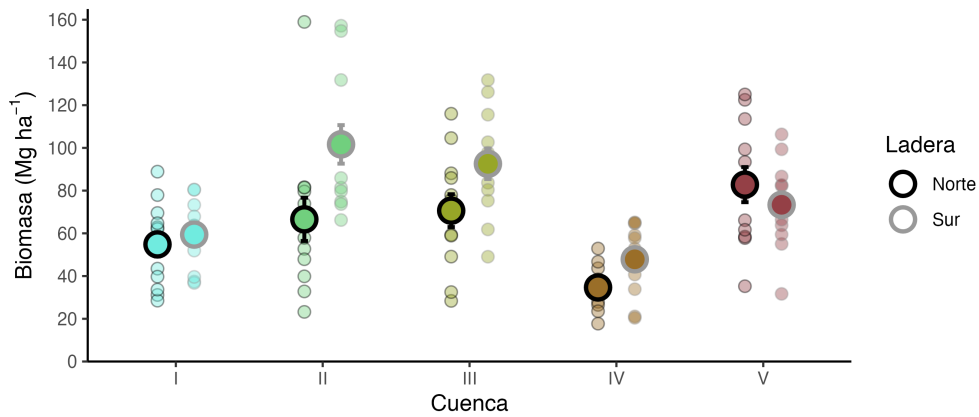


Figura 12. Valores de biomasa promedio (Mg ha^{-1}) por ladera en las parcelas de la zona media de las cuencas de estudio. Los puntos pequeños son los valores de biomasa de cada subcuadro dentro de cada parcela ($n=12$). Fuente de datos: Raúl Ahedo y Manuel Maass. Cálculos por A. Martínez-Yrizar.

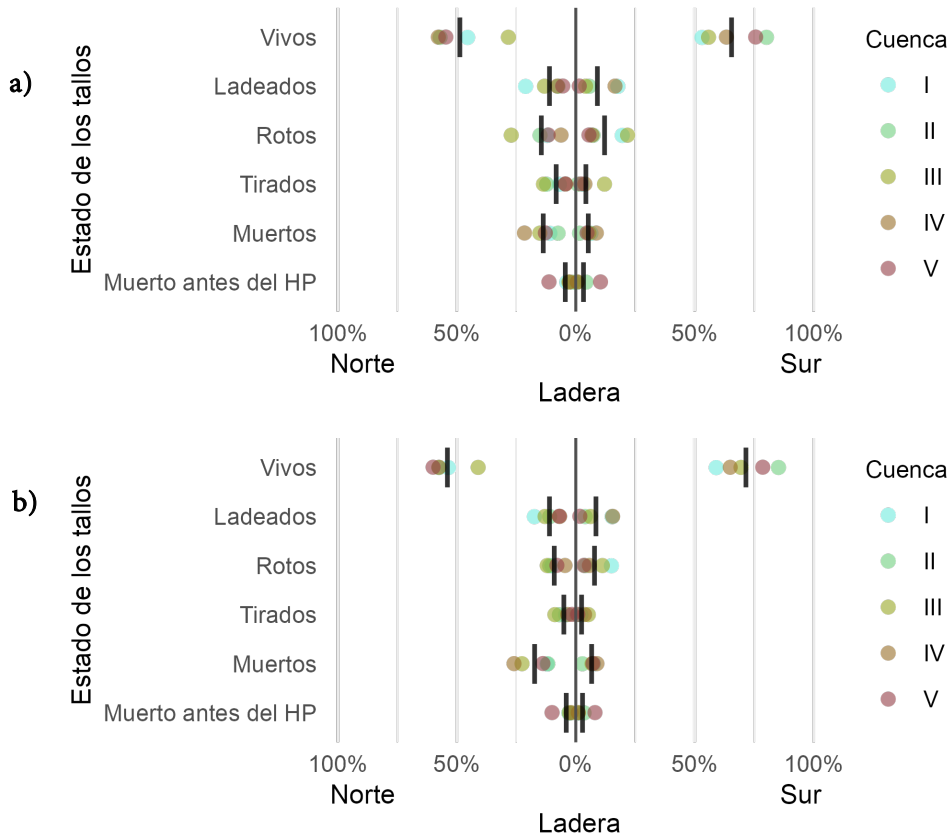


Figura 13. Porcentaje de biomasa (a) y porcentaje de tallos (b) por estado de los tallos registrado en los censos de vegetación en las cuencas de estudio. Los valores de proporción fueron calculados a partir de la biomasa y número de tallos registrados en el censo del 2011 (antes del Huracán Jova) comparando con el estado de dichos tallos tomando en cuenta los registros del censo de 2016 (seis meses después del Huracán Patricia). Fuente de datos: Raúl Ahedo y Manuel Maass. Cálculos por Angelina Martínez-Yrizar.

una distribución heterogénea de la necromasa que dejó a su paso el Huracán Patricia y, por el otro, el posible cambio significativo de este almacén en comparación con la condición pre-disturbio, con implicaciones en la dinámica de la materia orgánica y flujo de nutrientes, más allá de la escala local. Además, la modelación permite identificar las áreas más vulnerables a este tipo de eventos e invita a analizar las especies que están ahí presentes como indicadoras de una resistencia diferencial a estas tormentas extremas y advierte que, a consecuencia del paso de un huracán, aumente la tasa de mortalidad como un evento discreto. Asimismo, provee de herramientas para predecir la pérdida de carbono de la vegetación aérea asociado con el disturbio. También permite identificar zonas en el paisaje de especial atención para prevención y planes de acción ante el riesgo de ignición. Por último, añade una capa de información a los modelos puramente paramétricos basados en valores promedio y varianzas, ya que permite visualizar la distribución de la necromasa (u otra variable cuantitativa) a escala más fina. Asimismo, si se integra en un contexto de series de tiempo, se puede añadir una capa adicional de información que nos permitiría monitorear la evolución de la variable en cuestión a partir de este trabajo que representa una línea base.

VI.5. Implicaciones ecológicas de la alteración del almacén de necromasa en el ecosistema

La intensidad de los vientos de huracanes en los ecosistemas tropicales está ligada al impacto directo en el ciclo del C del ecosistema, ya que la defoliación masiva, la modificación del dosel y la caída de árboles, alteran las tasas a la que ocurren los flujos, con efectos en el balance de carbono en el largo plazo. En este trabajo se encontró una cantidad extraordinaria de necromasa (fina y gruesa) que ingresó al ecosistema debido al paso del Huracán Patricia sobre la reserva de Chamela-Cuixmala, superando cuatro veces más la cantidad reportada sin eventos de disturbio (Maass et al., 2002; Jaramillo et al., 2003). Es posible que esta alteración en el almacén de la necromasa implique cambios importantes en la dinámica del C del bosque tropical caducifolio en esta región del país. Por ejemplo, Vargas (2012) documentó el legado

dejado por el disturbio del Huracán Wilma (2005) y reporta que hubo una disminución inmediata en el área foliar y la tasa de productividad, mientras que en años subsecuentes se incrementaron las emisiones de carbono del suelo atribuibles a la adición de materia orgánica rica en nitrógeno.

Posterior a la incorporación de la necromasa en el suelo inicia el proceso de descomposición, en el que intervienen distintos factores de control como las condiciones abióticas (humedad y temperatura), la naturaleza de la comunidad de descomponedores y la calidad de los residuos (composición química y concentración de lignina). Generalmente el proceso es más lento a medida que el grosor y la densidad de la madera de los fragmentos leñosos aumenta (Zhou et al., 2007). Por ejemplo, Zhang et al., (2008) incorporan la calidad de la necromasa como factor clave en el proceso, y Harmon et al. (1995) estiman que para el bosque tropical en Yucatán la constante en la tasa de descomposición de la necromasa fina (<10 cm de diam.) varía de 0.151 hasta 1.019 año⁻¹ mientras que para la necromasa gruesa (>10 cm de diam.) va de 0.008 a 0.615 año⁻¹ teniendo así una diferenciación en el proceso de descomposición debido al tamaño del material leñoso.

Gavito et al. (2018) reportan un leve aumento en la tasa de descomposición de la necromasa fina posterior evento de Patricia en contraste con el Huracán Jova donde se observó una disminución de este proceso, lo que sugiere que lo que cambió fue la calidad del material que cayó al suelo, pero el potencial biológico para el proceso de descomposición se mantuvo. Es probable que la producción extraordinaria de necromasa gruesa registrada en este estudio, sobre todo de los elementos de 100h y 1000h (que por su grosor es de esperar que permanecerán por más tiempo en el suelo), tenga repercusiones no solo en el microambiente y la biota del suelo, sino también en los ciclos de nitrógeno y fósforo del ecosistema (Shiels et al., 2015).

En otros componentes del sistema de estudio, Novais et al. (2018) han documentado que el paso del Huracán Patricia generó cambios en las condiciones del microambiente en el bosque tropical caducifolio de Chamela, afectando a las comunidades de insectos. En particular reportan que la caída masiva de necromasa propició el aumento en el número de especies de insectos xilófagos y un aumento extraordinario en su abundancia, principalmente durante los

meses secos que siguieron al impacto del huracán. El 90% de la abundancia y el 50% de las especies xilófagas son escolítidos (Scolytinae, Coléoptera), pequeños escarabajos que se alimentan de restos de material vegetal muerto y que son conocidos como insectos de importancia forestal al presentarse como plaga ante eventos post-disturbio en los bosques (Novais et al., 2018).

Existe otro tipo de efectos retardados que tienen que ver con el potencial de incendio en las áreas con acumulación de la necromasa inducida por un huracán. La fuerza de los vientos modifica la relación vivo/muerto del almacén de carbono debido al aumento en la tasa de mortalidad y es así como parte de la biomasa pasa a formar parte del material leñoso muerto (necromasa) en un solo pulso que de otra forma no se hubiera acumulado en el suelo. Esto en el largo plazo se traduce como ingreso de CO₂ a la atmósfera por descomposición, pero un evento de fuego sería un ingreso elevado de CO₂ en el corto plazo (Reichstein et al., 2013; Frank et al., 2015). No existe historia de fuegos en el BTC no manejado de la región de Chamela; sin embargo, esta necromasa extraordinaria acumulada tras el paso del Huracán Patricia podría aumentar la probabilidad de incendios en la región, sobre todo la extensión y el consecuente descontrol de fuegos de origen antropogénico utilizados para fines de desmonte alrededor de la Reserva. De hecho, incendios alrededor de la reserva fueron frecuentes en las siguientes temporadas de sequía tras el paso del Huracán Patricia (A. Verduzco, comunicación personal) y se organizaron brigadas oficiales para la prevención y control de incendios por parte de la Comisión Nacional Forestal (CONAFOR). Por último, los datos obtenidos de las características físicas de la necromasa como el tamaño, la densidad de la madera y su distribución, son una base sólida de información que permitirá monitorear en estudios futuros el potencial de incendio en diferentes condiciones del paisaje del BTC y elaborar planes de control y manejo del material leñoso, como lo recomiendan Morfin-Ríos et al. (2012).

La modelación espacial es una herramienta que nos permitió identificar de forma rápida la heterogeneidad de la distribución actual de la necromasa en el paisaje tras el paso del Huracán Patricia, y relacionar dicha distribución con variables predictoras o explicativas; en este caso, con variables topográficas que se sabe modulan la fuerza del viento y por lo tanto la alteración de la cobertura vegetal. Esta aproximación es una forma eficiente de estimar con mayor precisión la magnitud del almacén de necromasa a distintas escalas espaciales, no por

extrapolación de los sitios muestreados, sino a través de la integración de los valores predichos por el modelo de todos los píxeles en las áreas de interés. De esta forma, los patrones de distribución espacial de la necromasa y sus componentes generados por la modelación, representados en mapas realistas y confiables a gran escala grande (km^2), nos permitieron tener una mejor comprensión e interpretación de la magnitud de la alteración de la biomasa del BTC por el paso de un huracán de alta intensidad. Esta información es muy relevante en el contexto del ciclo del carbono del BTC y las alteraciones por disturbios naturales de alta intensidad como los huracanes que históricamente habían sido poco frecuentes en esta región del país.

VII. CONCLUSIONES

El disturbio que generaron los fuertes vientos del Huracán Patricia sobre el bosque tropical caducifolio de Chamela provocó cambios inmediatos y visibles en la necromasa y sus componentes, aumentando hasta cuatro veces más en comparación con los valores de necromasa estimados en el largo plazo en ausencia de huracán. Esta adición extraordinaria de residuos orgánicos significa una alteración significativa de los almacenes de carbono y en la dinámica del mantillo, cuyo legado sigue bajo investigación.

La distribución espacial de la necromasa que dejó a su paso el impacto del Huracán Patricia no fue homogénea en las cuencas de estudio, ni a través del paisaje. Se determinó que la variación estuvo fuertemente explicada por la topografía que actuó como un factor modulador en función de la dirección de los vientos. En particular, se encontró que el almacén de necromasa total fue en promedio menor en las laderas orientadas al sur y que por la trayectoria del huracán, estuvieron menos expuestas al impacto directo del viento que las laderas orientadas al norte donde la acumulación de necromasa fue mayor. Asimismo, la cantidad de necromasa varió con la elevación, con una mayor acumulación en las partes bajas donde persiste un bosque estructuralmente más complejo, y con menor acumulación en las partes a mayor elevación donde el bosque es más abierto y de menor altura. Ello sugiere una interacción entre la estructura de la vegetación y su posición en el paisaje como factores determinantes en la distribución heterogénea de la necromasa que generó a su paso el huracán.

El modelo con el mejor ajuste para la predicción de la distribución espacial de la necromasa en el paisaje permitió cuantificar la pérdida de biomasa de las diferentes fracciones ante la fuerza destructiva de un huracán de alta energía como lo fue Patricia e identificar áreas en el paisaje con mayor acumulación que ayudarán a tomar decisiones de protección y manejo del bosque ante eventos futuros.

Siendo la necromasa un almacén de carbono y otros nutrientes, la entrada masiva de necromasa por efecto del huracán implica una alteración de la dinámica del carbono del bosque tropical caducifolio en el largo plazo, dado que una mayor proporción del C vegetal será liberado a la atmósfera por la descomposición de estos materiales en el largo plazo. Estos

aspectos, así como los mecanismos de recuperación de dichos procesos alterados por el huracán son temas aún pendientes de investigación en el BTC de Chamela.

VIII. LITERATURA CITADA

- Allen, C. D., A. K. Macalady, H. Chenchouni, D. Bachelet, N. McDowell, M. Vennetier, T. Kitzberger, A. Rigling, D. D. Breshears, E. H. (Ted) Hogg, P. Gonzalez, R. Fensham, Z. Zhang, J. Castro, N. Demidova, J.-H. Lim, G. Allard, S. W. Running, A. Semerci y N. Cobb. 2010. A global overview of drought and heat-induced tree mortality reveals emerging climate change risks for forests. *Forest Ecology and Management* 259(4):660–684. doi:10.1016/j.foreco.2009.09.001
- Álvarez-Yépiz, J. C. 2020. Restoration ecology in the Anthropocene: learning from responses of tropical forests to extreme disturbance events. *Restoration Ecology* 28(2):271–276.
- Álvarez-Yépiz, J. C. y A. Martínez-Yrizar. 2015. Huracanes, sequías y heladas: Eventos climáticos extremos en México. *Oikos* 15:6–11.
- Álvarez-Yépiz, J. C., A. Martínez-Yrizar y T. S. Fredericksen. 2018. Special Issue: Resilience of tropical dry forests to extreme disturbance events. *Forest Ecology and Management* 426:1–6. doi:10.1016/j.foreco.2018.05.067
- Anaya, C. A., F. García-Oliva y Jaramillo, V. J. Jaramillo. 2007. Rainfall and labile carbon availability control litter nitrogen dynamics in a tropical dry forest. *Oecologia* 150:602–610. doi:10.1007/s00442-006-0564-3
- Anaya, C. A., V. J. Jaramillo, A. Martínez-Yrizar y F. García-Oliva. 2012. Large rainfall pulses control litter decomposition in a tropical dry forest: evidence from an 8-year study. *Ecosystems* 15(4):652–663. doi:10.1007/s10021-012-9537-z
- Avila, L. 2016. The 2015 Eastern North Pacific Hurricane season: a very active year. *Weatherwise* 69(3):36–42. doi:10.1080/00431672.2016.1159489
- Balvanera, P. y E. Aguirre. 2006. Tree diversity, environmental heterogeneity, and productivity in a Mexican Tropical Dry Forest. *Biotropica* 38(4):479–491. doi:10.1111/j.1744-7429.2006.00161.x
- Balvanera, P., E. Lott, G. Segura, C. Siebe y A. Islas. 2002. Patterns of β -diversity in a Mexican tropical dry forest. *Journal of Vegetation Science* 13(2):145–158. doi:10.1111/j.1654-1103.2002.tb02034.x

- Baraloto, C., P. Alverga, S. Baéz Quispe, G. Barnes, N. Bejar Chura, I. Brasil da Silva, W. Castro, H. da Souza, I. de Souza Moll, J. del Alcazar Chilo, H. Duenas Linares, J. Garate Quispe, D. Kenji, H. Medeiros, S. Murphy, C. A. Rockwell, A. Shenkin, M. Silveira, J. Southworth, G. Vasquez y S. Perz. 2014. Trade-offs among forest value components in community forests of southwestern Amazonia. *Ecology and Society* 19(4):56. doi:10.5751/ES-06911-190456
- Bellingham, P. J. 1991. Landforms influence patterns of hurricane damage: evidence from Jamaican Montane Forests. *Biotropica* 23(4):427–433. doi:10.2307/2388262
- Benbow, M. E., P. S. Barton, M. D. Ulyshen, J. C. Beasley, T. L. DeVault, M. S. Strickland, J. K. Tomberlin, H. R. Jordan y J. L. Pechal. 2019. Necrobiome framework for bridging decomposition ecology of autotrophically and heterotrophically derived organic matter. *Ecological Monographs* 89(1). doi:10.1002/ecm.1331
- Blake, E. S., E. J. Gibney, D. P. Brown, M. Mainelli, J. L. Franklin, T. B. Kimberlain y G. R. Hammer. 2009. Tropical Cyclones of the Eastern North Pacific Basin, 1949-2006. *Monthly Weather Review* 57(2):162.
- Boose, E. R., D. R. Foster y M. Fluet. 1994. Hurricane impacts to tropical and temperate forest landscapes. *Ecological Monographs* 64(4):369–400. doi:10.2307/2937142
- Brokaw, N. V. L. y L. R. Walker. 1991. Summary of the effects of caribbean hurricanes on vegetation. *Biotropica* 23(4):442–447.
- Brown, J. K. 1971. A planar intersect method for sampling fuel volume and surface area. *Forest Science* 17(1):96–102.
- Brown, J. K. y P. J. Roussopoulos. 1974. Eliminating biases in the planar intersect method for estimating volumes of small fuels. *Forest Science* 20:350–356.
- Cai, W., S. Borlace, M. Lengaigne, P. Van Rensch, M. Collins, G. Vecchi, A. Timmermann, A. Santoso, M. J. Mcphaden, L. Wu, M. H. England, G. Wang, E. Guilyardi y F. F. Jin. 2014. Increasing frequency of extreme El Niño events due to greenhouse warming. *Nature Climate Change* 4(2):111–116. doi:10.1038/nclimate2100
- Canham, C. D., J. Thompson, J. K. Zimmerman y M. Uriarte. 2010. Variation in susceptibility to hurricane damage as a function of storm intensity in Puerto Rican tree species.

- Biotropica 42(1):87–94. doi:10.1111/j.1744-7429.2009.00545.x
- Centro de Recursos Idrisi - México. 2010. Gestión integrada del agua
- Chambers, J. Q., G. P. Asner, D. C. Morton, L. O. Anderson, S. S. Saatchi, F. D. B. Espírito-Santo, M. Palace y C. Souza. 2007. Regional ecosystem structure and function: ecological insights from remote sensing of tropical forests. *Trends in Ecology & Evolution* 22(8):414–423. doi:10.1016/j.tree.2007.05.001
- Cotler, H., E. Durán y C. Siebe. 2002. Caracterización morfo-edafológica y calidad de sitio de un bosque tropical caducifolio. 17–79 p. En: Noguera, F. A., Vega-Rivera, J. H., García-Aldrete, A. N. y Quesada-Avenidaño, M. (Eds.), *Historia Natural de Chamela*. Universidad Nacional Autónoma de México, México, DF.
- Deeming, J. E. y J. K. Brown. 1975. Fuel Models in the National Fire-Danger Rating System. *Journal of Forestry* 73(6):347–350. doi:10.1093/jof/73.6.347
- Everham, E. M. y N. V. L. Brokaw. 1996. Forest damage and recovery from catastrophic wind. *Botanical Review* 62(2):113–185. doi:10.1007/BF02857920
- Frank, D., M. Reichstein, M. Bahn, K. Thonicke, D. Frank, M. D. Mahecha, P. Smith, M. van der Velde, S. Vicca, F. Babst, C. Beer, N. Buchmann, J. G. Canadell, P. Ciais, W. Cramer, A. Ibrom, F. Miglietta, B. Poulter, A. Rammig, S. I. Seneviratne, A. Walz, M. Wattenbach, M. A. Zavala y J. Zscheischler. 2015. Effects of climate extremes on the terrestrial carbon cycle: concepts, processes and potential future impacts. *Global Change Biology* 21(8):2861–2880. doi:10.1111/gcb.12916
- Frolking, S., M. W. Palace, D. B. Clark, J. Q. Chambers, H. H. Shugart y G. C. Hurtt. 2009. Forest disturbance and recovery: A general review in the context of spaceborne remote sensing of impacts on aboveground biomass and canopy structure. *Journal of Geophysical Research*. doi:10.1029/2008JG000911
- Gale, N. 2006. The Relationship between canopy gaps and topography in a western Ecuadorian Rain Forest. *Biotropica* 32(4a):653–661. doi:10.1111/j.1744-7429.2000.tb00512.x
- Galicia, L., J. López-Blanco, A. . Zarco-Arista, V. Filips y F. García-Oliva. 1999. The relationship between solar radiation interception and soil water content in a tropical deciduous forest in Mexico. *Catena* 36:153–164. doi:10.1016/S0341-8162(98)00121-0
- García, E. 1988. *Modificaciones al Sistema de Clasificación Climática de Köppen*: UNAM.

- Instituto de Geografía, Universidad Nacional Autónoma de México, México, D.F.
- Gardiner, B., P. Berry y B. Moulia. 2016. Review: Wind impacts on plant growth, mechanics and damage. *Plant Science* 245:94–118. doi:10.1016/j.plantsci.2016.01.006
- Gavito, M. E., A. L. Sandoval-Pérez, K. del Castillo, D. Cohen-Salgado, M. E. Colarte-Avilés, F. Mora, A. Santibáñez-Rentería, I. Siddique y C. Urquijo-Ramos. 2018. Resilience of soil nutrient availability and organic matter decomposition to hurricane impact in a tropical dry forest ecosystem. *Forest Ecology and Management* 426:81–90. doi:10.1016/j.foreco.2017.08.041
- Gilford, D. M., S. Solomon y K. A. Emanuel. 2019. Seasonal cycles of along-track tropical cyclone maximum intensity. *Monthly Weather Review* 147(7):2417–2432. doi:10.1175/mwr-d-19-0021.1
- Goldenberg, S. B., C. W. Landsea, A. M. Mestas-Nuñez y W. M. Gray. 2001. The recent increase in Atlantic hurricane activity: causes and implications. *Science* 293:474–479. doi:10.1126/science.1060040
- González del Castillo, E. 2016. La corta e intensa vida del huracán Patricia. ¿Cómo ves? 207:16–19.
- De Gouvenain, R. C. y J. A. Silander. 2003. Littoral forest. 103–111 p. En: Goodman, S. M. y Benstead, J. P. (Eds.), *The natural history of Madagascar*. The University of Chicago Press, Chicago, IL, Estados Unidos de América.
- Gresham, C. A., T. M. Williams y D. J. Lipscomb. 1991. Hurricane Hugo wind damage to southeastern U.S. coastal forest tree species. *Biotropica* 23(4):420–426. doi:10.2307/2388261
- Hall, J., R. Muscarella, A. Quebbeman, G. Arellano, J. Thompson, J. K. Zimmerman y M. Uriarte. 2020. Hurricane-Induced Rainfall is a Stronger Predictor of Tropical Forest Damage in Puerto Rico Than Maximum Wind Speeds. *Scientific Reports* 10(1):4318. doi:10.1038/s41598-020-61164-2
- Harmon, M. E., D. F. Whigham, J. Sexton y I. Olmsted. 1995. Decomposition and mass of woody detritus in the dry tropical forests of the northeastern Yucatan Peninsula, Mexico. *Biotropica* 27(3):305–316. doi:10.2307/2388916

- Harmon, M. y J. Sexton. 1996. Guidelines for measurements of woody detritus in forest ecosystems. U.S. LTER Publication no. 20, University of Washington, Washington, Estados Unidos de América.
- Holm, J. A., S. J. Van Bloem, G. R. Larocque y H. H. Shugart. 2017. Shifts in biomass and productivity for a subtropical dry forest in response to simulated elevated hurricane disturbances Shifts in biomass and productivity for a subtropical dry forest in response to simulated elevated hurricane disturbances
- Ibanez, T., G. Keppel, C. Menkes, T. W. Gillespie, M. Lengaigne, M. Mangeas, G. Rivas-Torres y P. Birnbaum. 2019. Globally consistent impact of tropical cyclones on the structure of tropical and subtropical forests. *Journal of Ecology* 107(1):279–292. doi:10.1111/1365-2745.13039
- Jaramillo, V. J., J. B. Kauffman, L. Rentería-Rodríguez, D. L. Cummings y L. J. Ellingson. 2003. Biomass, Carbon, and Nitrogen Pools in Mexican Tropical Dry Forest Landscapes. *Ecosystems* 6(7):609–629. doi:10.1007/s10021-002-0195-4
- Jaramillo, V. J., A. Martínez-Yrizar, M. Maass, M. Nava-Mendoza, L. Castañeda-Gómez, R. Ahedo-Hernández, S. Araiza y A. Verduzco. 2018. Hurricane impact on biogeochemical processes in a tropical dry forest in western Mexico. *Forest Ecology and Management* 426:72–80. doi:10.1016/j.foreco.2017.12.031
- Jimenez-Rodríguez, D. L., M. Y. Alvarez-Añorve, J. I. Flores-Puerto, K. Oyama, L. D. Avila-Cabadilla, M. Pineda-Cortes y J. Benítez-Malvido. 2018. Structural and functional traits predict short term response of tropical dry forests to a high intensity hurricane. *Forest Ecology and Management* 426:101–114. doi:10.1016/j.foreco.2018.04.009
- Kauffman, J. B., M. D. Steele, D. L. Cummings y V. J. Jaramillo. 2003. Biomass dynamics associated with deforestation, fire, and, conversion to cattle pasture in a Mexican tropical dry forest. *Forest Ecology and Management* 176:1–12. doi:10.1016/S0378-1127(02)00227-X
- Keane, R. E. 2013. Describing wildland surface fuel loading for fire management: A review of approaches, methods and systems. *International Journal of Wildland Fire* 22(1):51–62. doi:10.1071/WF11139
- Keane, R. E. y K. Gray. 2013. Comparing three sampling techniques for estimating fine woody

- down dead biomass. *International Journal of Wildland Fire* 22(8):1093–1107. doi:10.1071/WF13038
- Kossin, J. P., K. A. Emanuel y G. A. Vecchi. 2014. The poleward migration of the location of tropical cyclone maximum intensity. *Nature* 509:349–352. doi:10.1038/nature13278
- Kossin, J. P., K. R. Knapp, T. L. Olander y C. S. Velden. 2020. Global increase in major tropical cyclone exceedance probability over the past four decades. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 117(22):11975–11980. doi:10.1073/pnas.1920849117
- Kupfer, J. A., A. T. Myers, S. E. McLane y G. N. Melton. 2008. Patterns of forest damage in a southern Mississippi landscape caused by Hurricane Katrina. *Ecosystems* 11(1):45–60. doi:10.1007/s10021-007-9106-z
- Larsen, M. C. y A. J. Torres-Sánchez. 1998. The frequency and distribution of recent landslides in three. *Geomorphology*(24):309–331.
- Lin, N. y K. Emanuel. 2016. Grey swan tropical cyclones. *Nature Climate Change* 6:106–111. doi:10.1038/nclimate2777
- Lloret, F., E. G. Keeling y A. Sala. 2011. Components of tree resilience: Effects of successive low-growth episodes in old ponderosa pine forests. *Oikos* 120(12):1909–1920. doi:10.1111/j.1600-0706.2011.19372.x
- Lott, E. J. y T. H. Atkinson. 2002. Biodiversidad y fitogeografía de Chamela-Cuixmala, Jalisco. 83–97 p. En: Noguera, F. A., Vega-Rivera, J. H., García-Aldrete, A. N. y Quesada-Avenidaño, M. (Eds.), *Historia natural de Chamela*. Universidad Nacional Autónoma de México, México, DF.
- Lugo, A. E. 2008. Visible and invisible effects of hurricanes on forest ecosystems: an international review. *Austral Ecology* 33(4):368–398. doi:10.1111/j.1442-9993.2008.01894.x
- Lugo, A. E. y F. N. Scatena. 1996. Background and catastrophic tree mortality in tropical moist, wet, and rain forests. *Biotropica* 28(4):585–599. doi:10.2307/2389099
- Luviano, N., E. Villa-Galaviz, K. Boege, A. Zaldívar-Riverón y E. Del-Val. 2018. Hurricane impacts on plant-herbivore networks along a successional chronosequence in a tropical dry forest. *Forest Ecology and Management* 426:158–163.

doi:10.1016/j.foreco.2017.09.011

- Maass, J. M., J. M. Vose, W. T. Swank y A. Martínez-Yrizar. 1995. Seasonal changes of leaf area index (LAI) in a tropical deciduous forest in west Mexico. *Forest Ecology and Management* 74(1–3):171–180. doi:10.1016/0378-1127(94)03485-F
- Maass, M., R. Ahedo-Hernández, S. Araiza, A. Verduzco, A. Martínez-Yrizar, V. J. Jaramillo, G. Parker, F. Pascual, G. García-Méndez y J. Sarukhán. 2018. Long-term (33 years) rainfall and runoff dynamics in a tropical dry forest ecosystem in western Mexico: Management implications under extreme hydrometeorological events. *Forest Ecology and Management* 426:7–17. doi:10.1016/j.foreco.2017.09.040
- Maass, M., A. Martínez-Yrizar, C. Patiño y J. Sarukhán. 2002. Distribution and annual net accumulation of above-ground dead phytomass and its influence on throughfall quality in a Mexican tropical deciduous forest ecosystem. *Journal of Tropical Ecology* 18(6):821–834. doi:10.1017/S0266467402002535
- Martínez-Ruiz, M. y K. Renton. 2018. Habitat heterogeneity facilitates resilience of diurnal raptor communities to hurricane disturbance. *Forest Ecology and Management* 426:134–144. doi:10.1016/j.foreco.2017.08.004
- Martínez-Yrizar, A., V. J. Jaramillo, M. Maass, A. Búrquez, G. Parker, J. C. Álvarez-Yépiz, S. Araiza, A. Verduzco y J. Sarukhán. 2018. Resilience of tropical dry forest productivity to two hurricanes of different intensity in western Mexico. *Forest Ecology and Management* 426:53–60. doi:10.1016/j.foreco.2018.02.024
- Martínez-Yrizar, A., M. Maass, L. A. Pérez-Jiménez y J. Sarukhán. 1996. Net primary productivity of a tropical deciduous forest ecosystem in western Mexico. *Journal of Tropical Ecology* 12:169–175. doi:10.1017/S026646740000938X
- Martínez-Yrizar, A. y J. Sarukhán. 1990. Litterfall patterns in a tropical deciduous forest in Mexico over a five-year period. *Journal of Tropical Ecology* 6(4):433–444. doi:10.1017/S0266467400004831
- Morfin-Ríos, J. E., E. J. Jardel P., E. Alvarado C. y J. M. Michel-Fuentes. 2012. Caracterización y cuantificación de combustibles forestales. Comisión Nacional Forestal-Universidad de Guadalajara, Guadalajara, Jalisco, México.
- Muller-Landau, H. C. 2004. Interspecific and inter-site variation in wood specific gravity of

- tropical trees. *Biotropica* 36(1):20–32. doi:10.1111/j.1744-7429.2004.tb00292.x
- National Oceanic and Atmospheric Administration. 2019. Saffir-Simpson hurricane wind scale. <https://www.nhc.noaa.gov/aboutsshws.php>
- Negrón-Juárez, R., D. B. Baker, H. Zeng, T. K. Henkel y J. Q. Chambers. 2010. Assessing hurricane-induced tree mortality in U.S. Gulf Coast forest ecosystems. *Journal of Geophysical Research* 115(G04030):1–11. doi:10.1029/2009JG001221
- Novais, S., L. E. Macedo-Reis, E. J. Cristobal-Peréz, G. Sánchez-Montoya, M. Janda, F. Neves y M. Quesada. 2018. Positive effects of the catastrophic Hurricane Patricia on insect communities. *Scientific Reports* 8(1):1–9. doi:10.1038/s41598-018-33210-7
- Ostertag, R., F. N. Scatena y W. L. Silver. 2003. Forest floor decomposition following hurricane litter inputs in several Puerto Rican Forest. *Ecosystems* 6:261-273. doi:10.1007/s10021-002-0203-8
- Ostertag, R., W. L. Silver y A. E. Lugo. 2005. Factors affecting mortality and resistance to damage following hurricanes in a rehabilitated subtropical moist forest. *Biotropica* 37(1):16–24. doi:10.1111/j.1744-7429.2005.04052.x
- Palace, M., M. Keller, G. P. Asner, J. N. M. Silva y C. Passos. 2007. Necromass in undisturbed and logged forests in the Brazilian Amazon. *Forest Ecology and Management* 238:309–318. doi:10.1016/j.foreco.2006.10.026
- Palace, M., M. Keller, G. Hurtt y S. Frohling. 2012. A Review of Above Ground Necromass in Tropical Forests. 215–252 p. En: Sudarshana, P., Nageswara-Rao, M. y Soneji, J. R. (Eds.), *Tropical Forests*. InTech (<http://www.intechopen.com/books/tropical-forests/a-review-of-above-ground-necromass-in-tropical-forests>)
- Palmer, M. W. 1993. Putting Things in Even Better Order: The Advantages of Canonical Correspondence Analysis. *Ecology* 74(8):2215–2230. doi:10.2307/1939575
- Parker, G., A. Martínez-Yrizar, J. C. Álvarez-Yépez, M. Maass y S. Araiza. 2018. Effects of hurricane disturbance on a tropical dry forest canopy in western Mexico. *Forest Ecology and Management* 426:39–52. doi:10.1016/j.foreco.2017.11.037
- Parker, G., C. Tinoco-Ojanguren, A. Martínez-Yrizar y M. Maass. 2005. Seasonal balance and vertical pattern of photosynthetically active radiation within canopies of a tropical dry

deciduous forest ecosystem in Mexico. *Journal of Tropical Ecology* 21(3):283–295. doi:10.1017/S0266467405002282

Paz, H., F. Vega-Ramos y F. Arreola-Villa. 2018. Understanding hurricane resistance and resilience in tropical dry forest trees: a functional traits approach. *Forest Ecology and Management* 426:115–122. doi:10.1016/j.foreco.2018.03.052

Peterson, C. J. 2004. Within-stand variation in windthrow in southern boreal forests of Minnesota: Is it predictable? *Canadian Journal of Forest Research* 34(2):365–375. doi:10.1139/x03-257

Phillips, O. L., M. J. P. Sullivan, T. R. Baker, A. Monteagudo Mendoza, P. N. Vargas, R. Vásquez y H. C. Muller-Landau. 2019. Interspecific and inter-site variation in wood specific gravity of tropical trees. *Biotropica* 36(4):20–32. doi:10.1111/j.1744-7429.2004.tb00292.x

Poorter, L., D. M. A. Rozendaal, F. Bongers, J. S. de Almeida-Cortez, A. M. Almeyda Zambrano, F. S. Álvarez, J. L. Andrade, L. F. A. Villa, P. Balvanera, J. M. Becknell, T. V. Bentos, R. Bhaskar, V. Boukili, P. H. S. Brancalion, E. N. Broadbent, R. G. César, J. Chave, R. L. Chazdon, G. D. Colletta, D. Craven, B. H. J. de Jong, J. S. Denslow, D. H. Dent, S. J. DeWalt, E. D. García, J. M. Dupuy, S. M. Durán, M. M. Espírito Santo, M. C. Fandiño, G. W. Fernandes, B. Finegan, V. G. Moser, J. S. Hall, J. L. Hernández-Stefanoni, C. C. Jakovac, A. B. Junqueira, D. Kennard, E. Lebrija-Trejos, S. G. Letcher, M. Lohbeck, O. R. Lopez, E. Marín-Spiotta, M. Martínez-Ramos, S. V. Martins, P. E. S. Massoca, J. A. Meave, R. Mesquita, F. Mora, V. de Souza Moreno, S. C. Müller, R. Muñoz, R. Muscarella, S. N. de Oliveira Neto, Y. R. F. Nunes, S. Ochoa-Gaona, H. Paz, M. Peña-Claros, D. Piotta, J. Ruíz, L. Sanaphre-Villanueva, A. Sanchez-Azofeifa, N. B. Schwartz, M. K. Steininger, W. W. Thomas, M. Toledo, M. Uriarte, L. P. Utrera, M. van Breugel, M. T. van der Sande, H. van der Wal, M. D. M. Veloso, H. F. M. Vester, I. C. G. Vieira, P. M. Villa, G. B. Williamson, S. J. Wright, K. J. Zanini, J. K. Zimmerman y M. Westoby. 2019. Wet and dry tropical forests show opposite successional pathways in wood density but converge over time. *Nature Ecology & Evolution* 3(6):928–934. doi:10.1038/s41559-019-0882-6

R Core Team. 2013. R: A Language and Environment for Statistical Computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria.

Reichstein, M., M. Bahn, P. Ciais, D. Frank, M. D. Mahecha, S. I. Seneviratne, J. Zscheischler,

- C. Beer, N. Buchmann, D. C. Frank, D. Papale, A. Rammig, P. Smith, K. Thonicke, M. van der Velde, S. Vicca, A. Walz y M. Wattenbach. 2013. Climate extremes and the carbon cycle. *Nature* 500:287–295. doi:10.1038/nature12350
- Renton, K., A. Salinas-Melgoza, R. Rueda-Hernández y L. D. Vázquez-Reyes. 2018. Differential resilience to extreme climate events of tree phenology and cavity resources in tropical dry forest: Cascading effects on a threatened species. *Forest Ecology and Management* 426:164–175. doi:10.1016/j.foreco.2017.10.012
- Rogers, R. F., S. Aberson, M. M. Bell, D. J. Cecil, J. D. Doyle, T. B. Kimberlain, J. Morgerman, L. K. Shay y C. Velden. 2017. Rewriting the Tropical Record Books: The Extraordinary Intensification of Hurricane Patricia (2015). *Bulletin of the American Meteorological Society* 98(10):2091–2112. doi:10.1175/BAMS-D-16-0039.1
- Royer, J. F., F. Chauvin, B. Timbal, P. Araspin y D. Grimal. 1998. A GCM study of the impact of greenhouse gas increase on the frequency of occurrence of tropical cyclones. *Climatic Change* 38(3):307–343. doi:10.1023/A:1005386312622
- Rzedowski, J. 2006. *Vegetación de México*. Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad, México.
- Segura, G., P. Balvanera, E. Durán y A. Pérez. 2003. Tree community structure and stem mortality along a water availability gradient in a Mexican tropical dry forest. *Plant Ecology* 169(2):259–271. doi:10.1023/A:1026029122077
- Shiels, A. B. y G. González. 2014. Understanding the key mechanisms of tropical forest responses to canopy loss and biomass deposition from experimental hurricane effects. *Forest Ecology and Management* 332:1–10. doi:10.1016/j.foreco.2014.04.024
- Shiels, A. B., G. González, D. J. Lodge, M. R. Willig y J. K. Zimmerman. 2015. Cascading effects of canopy opening and debris deposition from a large-scale hurricane experiment in a tropical rain forest. *BioScience* 65(9):871–881. doi:10.1093/biosci/biv111
- Suazo-Ortuño, I., J. Benítez-Malvido, J. Marroquín-Páramo, Y. Soto, H. Siliceo y J. Alvarado-Díaz. 2018. Resilience and vulnerability of herpetofaunal functional groups to natural and human disturbances in a tropical dry forest. *Forest Ecology and Management* 426:145–157. doi:10.1016/j.foreco.2017.09.041

- Tanner, E. V. J., V. Kapos y J. R. Healey. 1991. Hurricane effects on forest ecosystems in the caribbean. *Biotropica* 23(4):513–521.
- Tapia-Palacios, M. A., O. García-Suárez, J. Sotomayor-Bonilla, M. A. Silva-Magaña, G. Pérez-Ortíz, A. C. Espinosa-García, M. A. Ortega-Huerta, C. Díaz-Ávalos, G. Suzán y M. Mazari-Hiriart. 2018. Abiotic and biotic changes at the basin scale in a tropical dry forest landscape after Hurricanes Jova and Patricia in Jalisco, Mexico. *Forest Ecology and Management* 426:18–26. doi:10.1016/j.foreco.2017.10.015
- Trenberth, K. 2005. CLIMATE: Uncertainty in Hurricanes and Global Warming. *Science* 308(5729):1753–1754. doi:10.1126/science.1112551
- Vargas, R. 2012. How a hurricane disturbance influences extreme CO₂ fluxes and variance in a tropical forest. *Environmental Research Letters* 7(3):035704. doi:10.1088/1748-9326/7/3/035704
- Verma, S., D. Singh, S. Mani y S. Jayakumar. 2017. Effect of forest fire on tree diversity and regeneration potential in a tropical dry deciduous forest of Mudumalai Tiger Reserve, Western Ghats, India. *Ecological Processes* 6(1):4–11. doi:10.1186/s13717-017-0098-0
- Van Bloem, S. J., A. E. Lugo y P. G. Murphy. 2006. Structural response of Caribbean dry forests to hurricane winds: a case study from Guanica Forest, Puerto Rico. *Journal of Biogeography* 33(3):517–523. doi:10.1111/j.1365-2699.2005.01450.x
- Van Wagner, C. E. 1968. The line transect method of fuel sampling. *Forest Science* 14:20–26.
- Walsh, K. J. E., J. L. McBride, P. J. Klotzbach, S. Balachandran, S. J. Camargo, G. Holland, T. R. Knutson, J. P. Kossin, T. cheung Lee, A. Sobel y M. Sugi. 2016. Tropical cyclones and climate change. *Wiley Interdisciplinary Reviews: Climate Change* 7:65–89. doi:10.1002/wcc.371
- Walsh, K. J. E. y A. Pittock. 1998. Potential changes in tropical storms, hurricanes, and extreme rainfall events as a result of climate change. *Climatic Change* 39:199–213. doi:10.1023/A:1005387120972
- Webster, P. J., G. J. Holland, J. A. Curry y H. R. Chang. 2005. Atmospheric science: changes in tropical cyclone number, duration, and intensity in a warming environment. *Science* 309:1844–1846. doi:10.1126/science.1116448
- Whigham, D. F., I. Olmsted, E. C. Cano y M. E. Harmon. 1991. The impact of Hurricane

- Gilbert on trees, litterfall, and woody debris in a dry tropical forest in the northeastern Yucatan Peninsula. *Biotropica* 23(4):434. doi:10.2307/2388263
- Zhang, D., D. Hui, Y. Luo, & G. Zhou. 2008. Rates of litter decomposition in terrestrial ecosystems: global patterns and controlling factors. *Journal of Plant Ecology* 1(2): 85-93. doi: 10.1093/jpe/rtn002
- Zhou, L., L. Dai, H. Gu y L. Zhong. 2007. Review on the decomposition and influence factors of coarse woody debris in forest ecosystem. *Journal of Forestry Research* 18(1):48-54. doi:10.1007/s11676-007-0009-9
- Zimmerman, J. K., E. M. Everham, R. B. Waide, D. J. Lodge, C. M. Taylor y N. V. L. Brokaw. 1994. Responses of tree species to hurricane winds in subtropical wet forest in Puerto Rico: implications for tropical tree life histories. *Journal of Ecology* 82(4):911-922. doi:10.2307/2261454
- Zimmerman, J. K., W. M. Pulliam, D. J. Lodge, V. Quiñones-Orfila, N. Fetcher, S. Guzmán-Grajales, J. A. Parrotta, C. E. Asbury, L. R. Walker, R. B. Waide, V. Quinones-Orfila y S. Guzman-Grajales. 1995. Nitrogen Immobilization by Decomposing Woody Debris and the Recovery of Tropical Wet Forest from Hurricane Damage. *Oikos* 72(3):314. doi:10.2307/3546116

IX. ANEXO

Anexo Cuadro I. Resultados del modelo mixto de la necromasa gruesa de total por los factores fijo de cuenca, zona de elevación, ladera, tomando el transecto del intercepto planar como factor aleatorio (n = 4). SC = suma de cuadrados, gl = grados de libertad, MC = media de cuadrados.

Fuente de variación	SC	gl	MC	F	p-valor	
Cuenca	11293.3	4	2823.3	1.032	0.39574	
Zona de Elevación (Zona)	31593.1	2	15796.6	5.772	0.00440	**
Ladera	26796.8	1	26796.8	9.791	0.00237	**
Cuenca × Zona	24245.1	8	3030.6	1.107	0.36601	
Cuenca × Ladera	7033.4	4	1758.4	0.642	0.63360	
Zona × Ladera	5667.0	2	2833.5	1.035	0.35934	
Cuenca × Zona × Ladera	3507.4	8	438.4	0.160	0.99537	
Residuales	243573	89	2737			

Anexo Cuadro II. Resultados del modelo mixto de la necromasa gruesa de 10h por los factores fijo de cuenca, zona de elevación, ladera, tomando el transecto del intercepto planar como factor aleatorio (n = 4). SC = suma de cuadrados, gl = grados de libertad, MC = media de cuadrados.

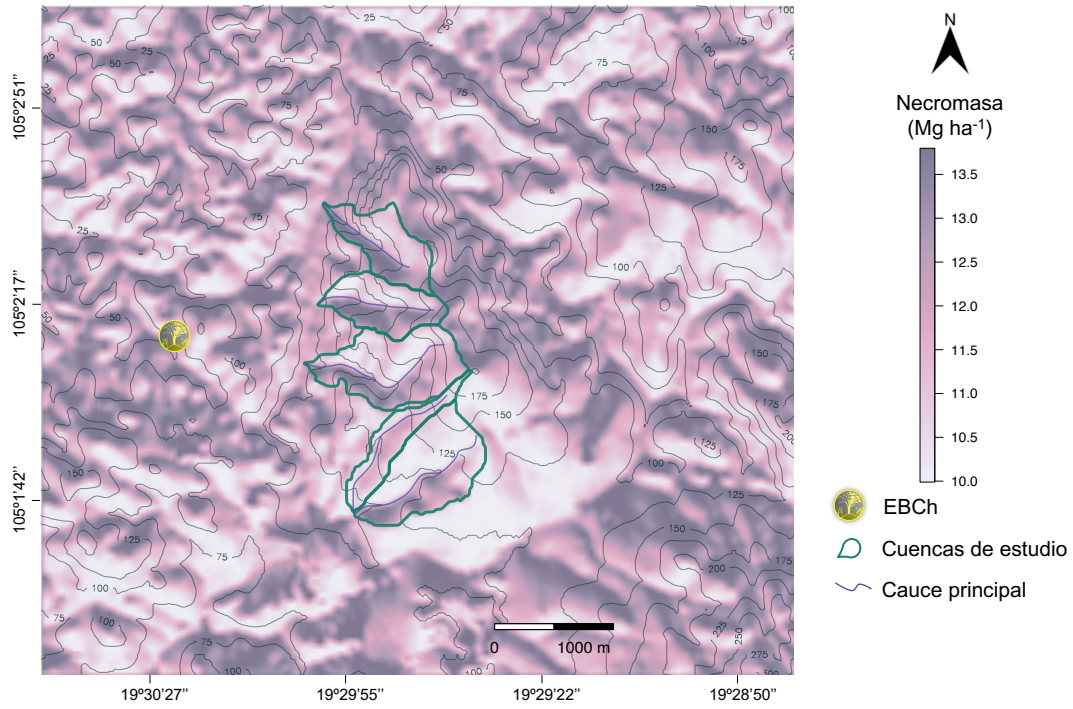
Fuente de variación	SC	gl	MC	F	p-valor	
Cuenca	215.4	4	53.84	2.848	0.02844	*
Zona de Elevación (Zona)	0.2	2	0.10	0.006	0.99451	
Ladera	162.1	1	162.06	8.572	0.00433	**
Cuenca × Zona	397.4	8	49.68	2.628	0.01244	**
Cuenca × Ladera	142.3	4	35.58	1.882	0.12054	
Zona × Ladera	2.3	2	1.14	0.061	0.94131	
Cuenca × Zona × Ladera	136.9	8	17.11	0.905	0.51613	
Residuales	1682.6	89	18.91			

Anexo Cuadro III. Resultados del modelo mixto de la necromasa gruesa de 100h por los factores fijo de cuenca, zona de elevación, ladera, tomando el transecto del intercepto planar como factor aleatorio (n = 4). SC = suma de cuadrados, gl = grados de libertad, MC = media de cuadrados.

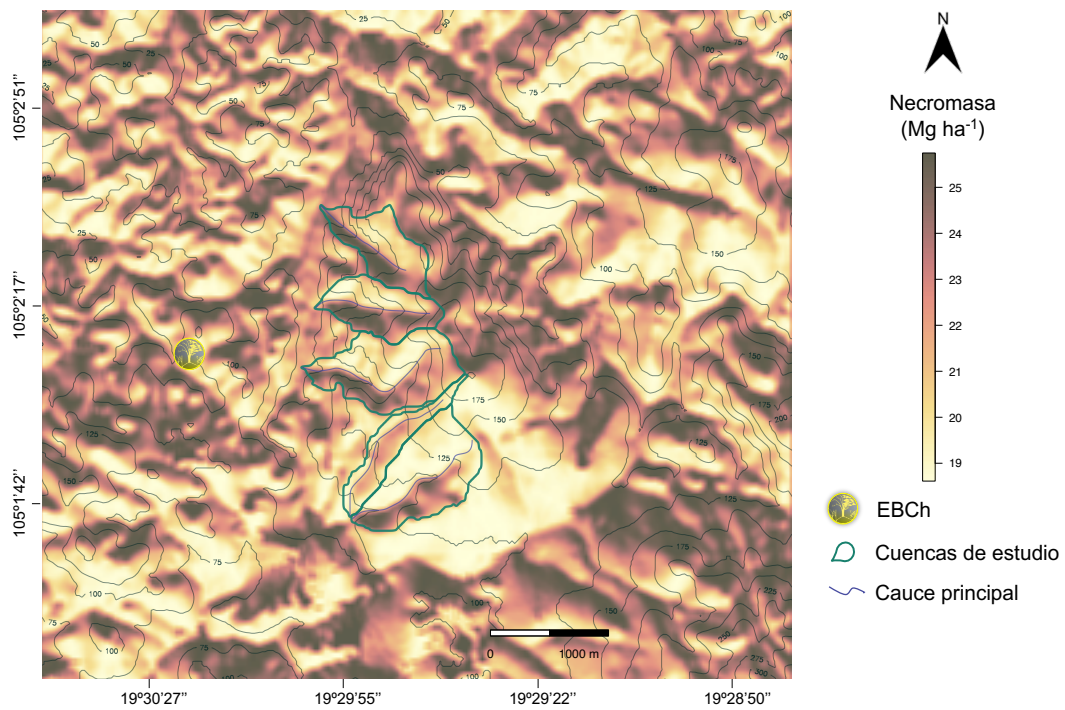
Fuente de variación	SC	gl	MC	F	p-valor	
Cuenca	541.9	4	135.5	1.272	0.2869	
Zona de Elevación (Zona)	592.7	2	296.4	2.783	0.0672	
Ladera	561.3	1	561.3	5.272	0.0240	*
Cuenca × Zona	1763.5	8	220.4	2.070	0.0471	*
Cuenca × Ladera	216.8	4	54.2	0.509	0.7291	
Zona × Ladera	11.0	2	5.5	0.052	0.9496	
Cuenca × Zona × Ladera	791.3	8	98.9	0.928	0.4969	
Residuales	9476	89	106.5			

Anexo Cuadro IV. Resultados del modelo mixto de la necromasa gruesa de 1000h por los factores fijo de cuenca, zona de elevación, ladera, tomando el transecto del intercepto planar como factor aleatorio (n = 4). SC = suma de cuadrados, gl = grados de libertad, MC = media de cuadrados.

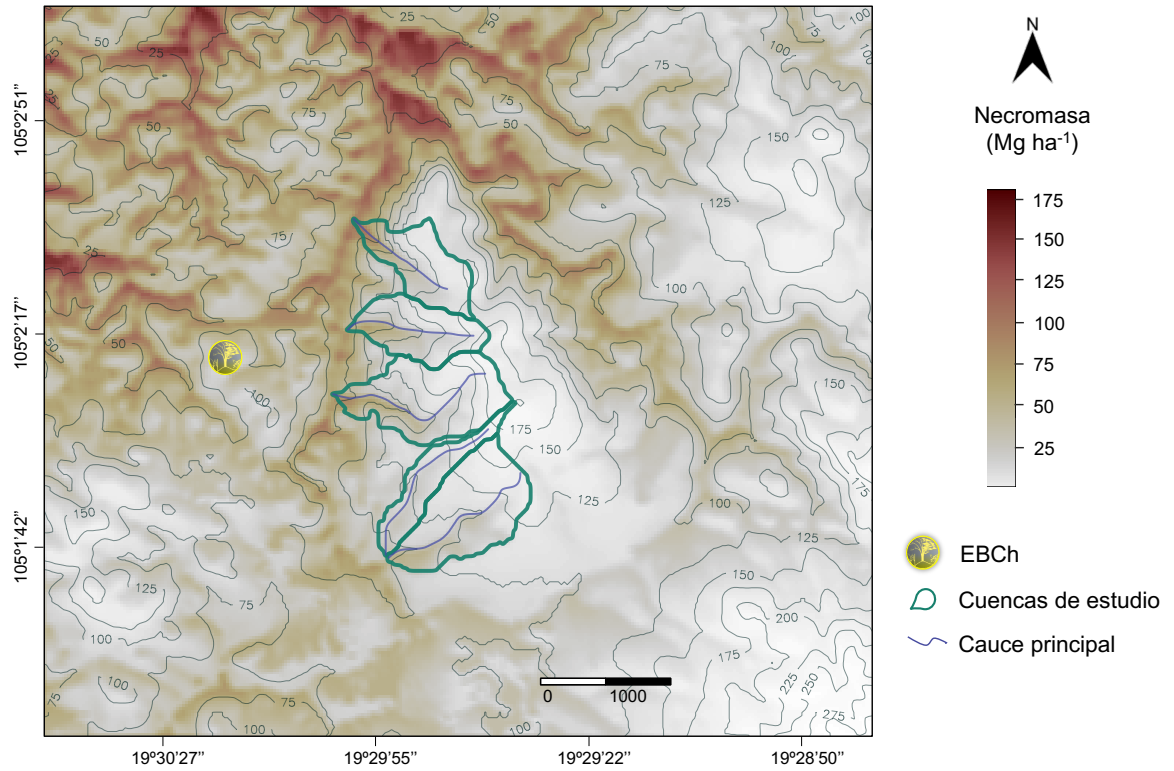
Fuente de variación	SC	gl	MC	F	p-valor	
Cuenca	9283.4	4	2320.9	1.106	0.35885	
Zona de Elevación (Zona)	24265.0	2	12132.5	5.781	0.00436	**
Ladera	16198.8	1	16198.8	7.719	0.00667	**
Cuenca × Zona	27929.0	8	3491.1	1.663	0.11850	
Cuenca × Ladera	4968.4	4	1242.1	0.592	0.66942	
Zona × Ladera	5591.7	2	2795.9	1.332	0.26911	
Cuenca × Zona × Ladera	6158.7	8	769.8	0.367	0.93540	
Residuales	186783	89	2099			



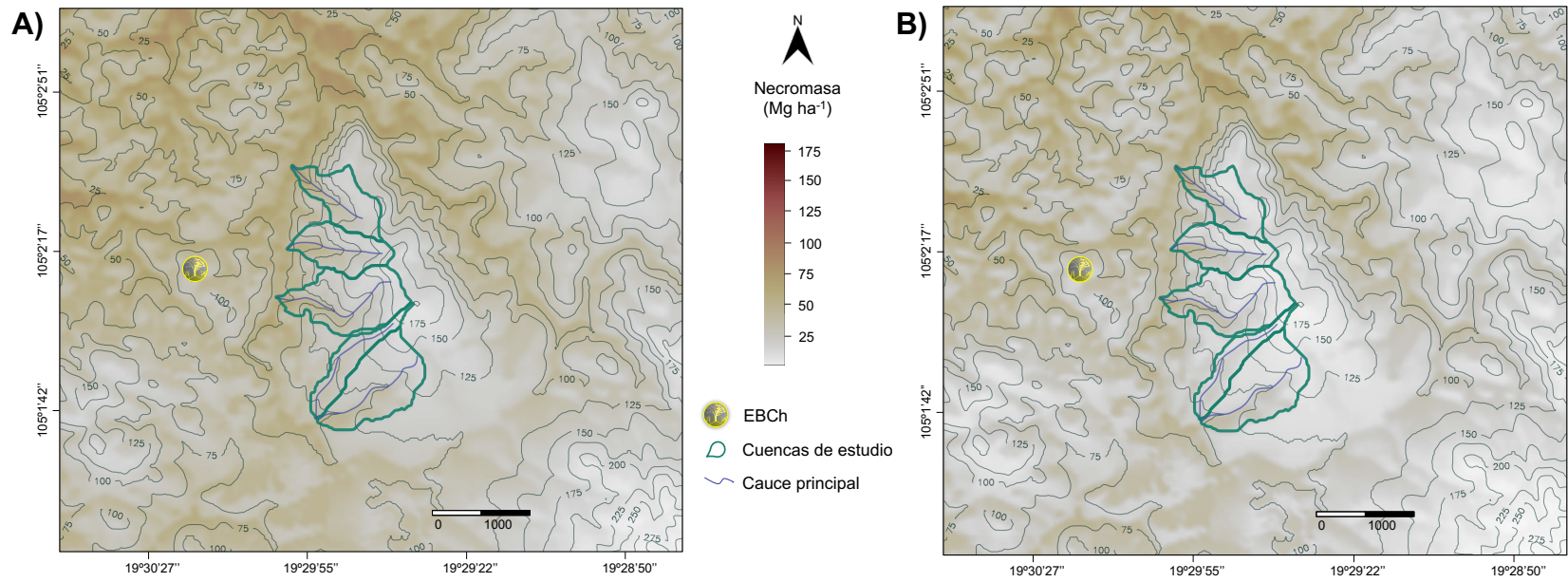
Anexo Figura 11. Distribución espacial de la necromasa de los fragmentos de 10h (Ng_{10h}) en el polígono de estudio, estimada a partir del mejor modelo predictivo de la relación entre la necromasa y variables topográficas en el bosque tropical caducifolio en la reserva de la Estación de Biología Chamela.



Anexo Figura 12. Distribución espacial de la necromasa de los fragmentos de 100h ($N_{g_{100h}}$), estimada a partir del mejor modelo predictivo de la relación entre la necromasa y variables topográficas en el polígono de estudio en el bosque tropical caducifolio en la reserva de la Estación de Biología Chamela.



Anexo Figura 13. Distribución espacial la necromasa de los fragmentos de 1000h (Ng_{1000h}), estimada a partir del mejor modelo predictivo de la relación entre la necromasa y variables topográficas en el polígono de estudio en el bosque tropical caducifolio en la reserva de la Estación de Biología Chamela.



Anexo Figura 14. Distribución espacial de (A) la N_{gSup} y (B) la N_{gSus} en el polígono de estudio en la reserva de la Estación de Biología Chamela.

