



Centro de Investigación Científica de Yucatán, A.C.

Posgrado en Ciencias Biológicas

**FACTORES QUE AFECTAN LA ESTRUCTURA DE  
LA VEGETACIÓN EN DOS PAISAJES DEL BOSQUE  
TROPICAL SECO DE LA PENÍNSULA DE YUCATÁN**

Tesis que presenta

**EMMANUEL ALFREDO MIRANDA PLAZA**

En opción al título de

**MAESTRO EN CIENCIAS**

(Ciencias Biológicas: opción Recursos Naturales)

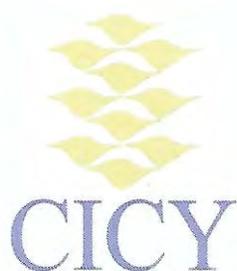
Mérida, Yucatán, México.

Abril 2014



*CENTRO DE INVESTIGACIÓN CIENTÍFICA DE YUCATÁN, A. C.*

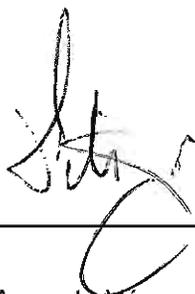
*POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS*



### **RECONOCIMIENTO**

Por medio de la presente, hago constar que el trabajo de tesis titulado FACTORES QUE AFECTAN LA ESTRUCTURA DE LA VEGETACIÓN EN DOS PAISAJES DEL BOSQUE TROPICAL SECO DE LA PENÍNSULA DE YUCATÁN fue realizado en los laboratorios de la Unidad de Recursos Naturales del Centro de Investigación Científica de Yucatán, A.C. bajo la dirección del Dr. José Luis Hernández Stefanoni, dentro de la Opción de Recursos Naturales, perteneciente al Programa de Posgrado en Ciencias Biológicas de este Centro.

Atentamente,



---

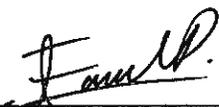
Dr. Felipe Augusto Vázquez Flota

Coordinador de Docencia

Mérida, Yucatán, México; abril de 2014

### DECLARACIÓN DE PROPIEDAD

Declaro que la información contenida en la sección de Materiales y Métodos Experimentales, los Resultados y Discusión de este documento proviene de las actividades de experimentación realizadas durante el período que se me asignó para desarrollar mi trabajo de tesis, en las Unidades y Laboratorios del Centro de Investigación Científica de Yucatán, A.C., y que a razón de lo anterior y en contraprestación de los servicios educativos o de apoyo que me fueron brindados, dicha información, en términos de la Ley Federal del Derecho de Autor y la Ley de la Propiedad Industrial, le pertenece patrimonialmente a dicho Centro de Investigación. Por otra parte, en virtud de lo ya manifestado, reconozco que de igual manera los productos intelectuales o desarrollos tecnológicos que deriven o pudieran derivar de lo correspondiente a dicha información, le pertenecen patrimonialmente al Centro de Investigación Científica de Yucatán, A.C., y en el mismo tenor, reconozco que si derivaren de este trabajo productos intelectuales o desarrollos tecnológicos, en lo especial, estos se registrarán en todo caso por lo dispuesto por la Ley Federal del Derecho de Autor y la Ley de la Propiedad Industrial, en el tenor de lo expuesto en la presente Declaración.

Firma:  \_\_\_\_\_

EMMANUEL ALFREDO MIRANDA PLAZA

## **DEDICATORIA**

Para mi familia y la familia que encontré en Mérida, sin su apoyo y compañía no lo habría logrado.

## **AGRADECIMIENTOS**

Al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología por haberme otorgado la beca número 427283, con la cual pude realizar esta tesis.

Al Centro de Investigación Científica de Yucatán A. C., por haberme abierto sus puertas y permitido utilizar sus instalaciones para realizar las actividades concernientes a este proyecto de investigación.

Al Dr. José Luis Hernández Stefanoni por ser mi director de tesis y haber trabajado conjuntamente para la realización de este proyecto.

Al Dr. Juan Manuel Dupuy Rada, al Dr. Crystian Sadiel Venegas Barrera, a la Dra. Luz María Calvo Iribién y al Dr. Javier Bello Pineda por haber formado parte del comité tutorial y haber aceptado ser revisores de esta tesis. Por guiarme a través de sus comentarios y observaciones.

A los técnicos Fernando Tun Dzul y Filogonio May Pat por haberme proporcionado su ayuda en campo y con las bases de datos que fueron analizadas.

---

---

<b>ÍNDICE GENERAL</b> .....	<b>PÁGINA</b>
<b>ÍNDICE DE FIGURAS</b> .....	iii
<b>ÍNDICE DE CUADROS</b> .....	v
<b>RESUMEN</b> .....	1
<b>ABSTRACT</b> .....	3
 <b>CAPÍTULO I</b>	
<b>INTRODUCCIÓN</b> .....	5
<b>ANTECEDENTES</b> .....	7
El bosque tropical seco .....	7
El BTS subcaducifolio .....	8
El BTS subperennifolio .....	10
La sucesión secundaria en el BTS .....	12
Propiedades físicas y químicas del suelo .....	16
Estructura del paisaje .....	17
Autocorrelación espacial .....	18
<b>PREGUNTAS DE INVESTIGACIÓN E HIPÓTESIS</b> .....	20
Preguntas de investigación .....	20
Hipótesis .....	20
<b>OBJETIVOS Y ESTRATEGIA DE INVESTIGACIÓN</b> .....	21
Objetivos .....	21
Estrategia de investigación .....	22
<b>BIBLIOGRAFÍA</b> .....	23
 <b>CAPITULO II. FACTORES QUE AFECTAN LA ESTRUCTURA DE LA VEGETACIÓN EN DOS PAISAJES DEL BOSQUE TROPICAL SECO DE LA PENÍNSULA DE YUCATÁN</b>	
<b>INTRODUCCIÓN</b> .....	31
<b>MATERIALES Y MÉTODOS</b> .....	33
Zona de estudio 1: BTS subcaducifolio .....	33
Zona de estudio 2: BTS subperennifolio .....	34

Mapas de cobertura del suelo .....	35
Muestreo de la vegetación.....	36
Características del suelo .....	37
Métricas e índices del paisaje.....	38
Variables espaciales.....	39
Comparación de la estructura de la vegetación entre clases de abandono .....	40
Comparación de la estructura de la vegetación de las dos zonas de estudio: BTS subcaducifolio vs subperennifolio.....	40
Partición de la variación.....	41
<b>RESULTADOS</b> .....	44
Mapa de coberturas de la zona 1 .....	44
Mapa de coberturas de la zona 2 .....	44
Patrones de sucesión .....	46
Estructura de la vegetación de los dos tipos de BTS .....	49
Partición de la variación de la estructura de la vegetación.....	51
<b>DISCUSIÓN</b> .....	55
Patrones de sucesión .....	55
Estructura de la vegetación de los dos tipos de BTS .....	56
Partición de la variación.....	58
<b>BIBLIOGRAFÍA</b> .....	62
 <b>CAPITULO III</b>	
<b>CONCLUSIONES Y PERSPECTIVAS</b> .....	69
Conclusiones .....	69
Perspectivas .....	71
 <b>ANEXOS</b> .....	73

---

**ÍNDICE DE FIGURAS**

<b>Figura 1.</b> Mapa de distribución original y actual de los BTS.....	7
<b>Figura 2.</b> Mapa de vegetación y uso de suelo en la Península de Yucatán. ....	12
<b>Figura 3.</b> Mapa de ubicación de las zonas de estudio en la Península de Yucatán, México.. ....	34
<b>Figura 4.</b> Diagrama de Venn.....	43
<b>Figura 5.</b> Mapa de coberturas de la zona de estudio 1, ubicada en el estado de Yucatán .....	44
<b>Figura 6.</b> Mapa de coberturas de la zona de estudio 2 ubicada en el estado de Quintana Roo. ....	45
<b>Figura 7.</b> Atributos de la estructura entre clases de vegetación de la zona de estudio 1 en cada categoría de tamaño.....	47
<b>Figura 8.</b> Atributos de la estructura entre clases de vegetación de la zona de estudio 2 en cada categoría de tamaño.....	48
<b>Figura 9.</b> Comparación de los atributos de la estructura de la vegetación del BTS subcaducifolio (barras de color oscuro) con el BTS subperennifolio (barras de color claro) en cada categoría de tamaño .....	50
<b>Figura 10.</b> Partición de la variación de los atributos de la estructura de la vegetación utilizando las variables del ambiente, tiempo y espacio para juveniles, adultos y todas las plantas en la zona de estudio 1.....	53
<b>Figura 11.</b> Partición de la variación de los atributos de la estructura de la vegetación utilizando las variables del ambiente, tiempo y espacio para juveniles, adultos y todas las plantas en la zona de estudio 2.....	54



**INDICE DE CUADROS**

**Cuadro 1.** Especies representativas del BTS subcaducifolio de la península de Yucatán (Rzedowski, 2006).....10

**Cuadro 2.** Especies y géneros representativos del BTS subperennifolio de la península de Yucatán.....11

**Cuadro 3.** Variables utilizadas para generar los modelos de regresión lineal múltiple en cada zona de estudio.....42

**Cuadro 4.** Tipos de cobertura y porcentaje de superficie de los BTS subcaducifolio y subperennifolio de las zonas de estudio.....46

**Cuadro 5.** Resumen de las variables que explican el mayor porcentaje de variabilidad de la estructura de la vegetación de los dos tipos de BTS.....52



## RESUMEN

Los bosques tropicales secos (BTS) han sido considerados como uno de los ecosistemas más amenazados debido a la acelerada reducción del área que ocupan a consecuencia de una larga historia de disturbios relacionada con actividades humanas. Para establecer estrategias de conservación y manejo es indispensable generar conocimiento científico de estos bosques. En este trabajo se evaluó la influencia de diferentes variables ambientales y del espacio, así como de la edad del bosque sobre la abundancia, altura, área basal y densidad de especies de la vegetación en dos tipos de BTS de la península de Yucatán. Para ello se utilizaron imágenes de satélite SPOT5 para generar un mapa de la cobertura vegetal de dos paisajes de BTS con diferente precipitación anual, que sirvió para dirigir muestreos de la vegetación en Yucatán (276 sitios de muestreo) y en Quintana Roo (67 sitios). En cada sitio de muestreo se midió la altura, el área basal, la abundancia y la densidad de especies de plantas leñosas juveniles (1-5 cm de diámetro) y adultas (>5 cm diámetro), con lo que se caracterizó la estructura de la vegetación a lo largo de un gradiente de sucesión establecido por la edad de abandono de los sitios muestreados, además de las características del suelo y la edad de abandono del sitio de muestreo. Se relacionó la estructura de la vegetación de los árboles juveniles y adultos con tres grupos de variables explicativas: ambientales, temporal y espacial usando regresión lineal múltiple, con la finalidad de conocer el efecto de estas variables sobre los atributos de la estructura de la vegetación. En ambas zonas de estudio la edad de abandono fue el factor que más se asoció con el área basal y la densidad de especies de los árboles, excepto con los árboles juveniles del BTS subcaducifolio (Yucatán), donde la autocorrelación espacial tuvo mayor influencia sobre la estructura de la vegetación. En ambos tipos de bosque la estructura del paisaje está altamente correlacionada con la altura de los árboles, a excepción de los árboles juveniles del bosque subcaducifolio que estuvo influida por la autocorrelación espacial.



## **ABSTRACT**

Tropical dry forests (TDF) have been considered one of the most threatened ecosystems due to the accelerated reduction of the occupied areas as a result of a long history of disturbances related to human activities. To establish adequate strategies of management and conservation is essential to obtain the scientific knowledge of these forests. In this study we evaluated the effect of spatial and environmental variables, as well as the forest age on plants abundance, height, basal area and species density of two types of TDF from Yucatan peninsula. To do this, SPOT5 satellite images were used to obtain land cover maps of two TDF landscapes with different annual precipitation and were used as a reference framework to sample vegetation of two study areas: Yucatan (275 sites) and Quintana Roo (67 sites). At each sampling site, tree height, basal area, abundance and species density of sapling (1-5 cm diameter) and adult (>5 cm diameter) woody vegetation were measured, thus the structure of the vegetation was characterized over a gradient of succession given by the stand age of the sampled sites. The vegetation structure of juvenile and adult trees was related to the three groups of explanatory variables: spatial, environmental and age using multiple regression analysis, in order to know the effect of these variables over the vegetation structure. In both study areas stand age was the most important factor affecting basal area and species density, with an exception juvenile plant of Yucatan, where spatial dependence was the most important factor to explain vegetation structure. In both forests types, the landscape structure is highly related with height, with the exception of juveniles in deciduous forest which was affected by spatial dependence.



## INTRODUCCIÓN

Los bosques tropicales secos (BTS) han presentado una larga historia de disturbios que ha provocado altas tasas de pérdida y degradación de los mismos (Miles *et al.*, 2006). Algunas de las consecuencias de su degradación incluyen la pérdida de servicios ambientales y la reducción de bienes y medios de subsistencia para los usuarios directos de los bosques (Lamb *et al.*, 2005). En la península de Yucatán se encuentra una concentración importante de los BTS de México, alrededor del 15% (Portillo-Quintero y Sánchez-Azofeifa, 2010; Miles *et al.*, 2006), donde los disturbios naturales y la transformación de este tipo de bosque a tierras de cultivo o pastizales, han provocado la alteración y degradación de este sistema (Maass *et al.*, 2005). Tales alteraciones han dado como resultado paisajes con vegetación en diferentes etapas de sucesión secundaria, es decir, un proceso en el que ocurren cambios en la estructura y composición de las especies, a largo plazo y en escalas espaciales grandes después de un disturbio (Vargas *et al.*, 2009; Chazdon, 2008). En la península de Yucatán, los BTS tienen una marcada estacionalidad cuyo período de sequías ocasiona cambios en el follaje de los árboles. Esto da a los bosques, dependiendo de la cantidad de lluvia recibida, la característica de deciduo, siendo los bosques subcaducifolios y subperennifolios los de relevancia en este trabajo. Ambos tipos de bosques, el subcaducifolio y el subperennifolio, son los tipos de vegetación que mayor área abarcan en Yucatán y Quintana Roo, respectivamente (Ek-Díaz, 2011; Durán y Contreras, 2010).

Con el objetivo de sentar las bases para el manejo y la conservación de los BTS, así como para evaluar su potencial para el mantenimiento de la diversidad, es necesario obtener información detallada sobre la estructura, diversidad, composición florística y dinámica de las comunidades de plantas de los bosques secundarios y primarios (Guariguata *et al.*, 1997). La diversidad y estructura de los bosques tropicales secundarios está determinada por una variedad de factores. Entre ellos, a nivel regional o local, pueden incluirse la capacidad de las plantas para dispersar sus semillas y las condiciones ambientales (el tipo de suelo y la topografía de un lugar), ya que pueden ser factores que limitan la distribución, la composición y la diversidad de las especies dentro de una comunidad (Peña-Claros *et al.*, 2012). Además, la península de Yucatán está estructurada como un mosaico de fragmentos con vegetación en diferentes etapas de sucesión. Por lo

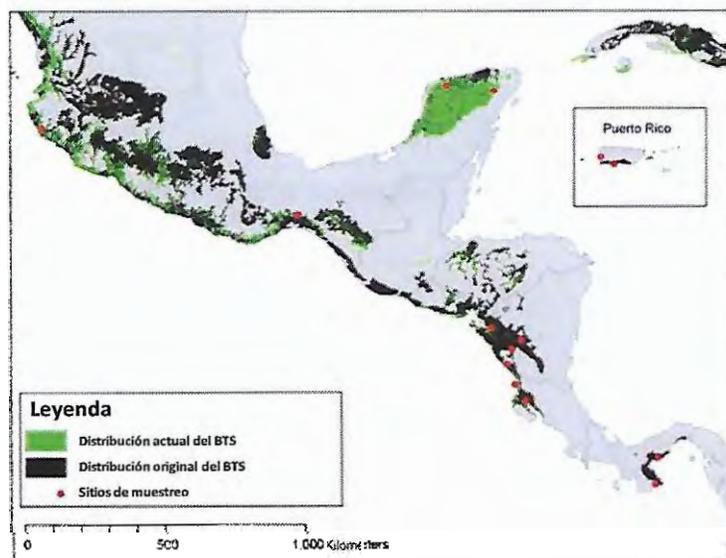
que es común que en los bordes de los fragmentos contrastantes se originen modificaciones en los microclimas y en la dinámica de la estructura de la vegetación de una comunidad (Chen *et al.*, 1999). Es por eso que en este estudio se tomaron en cuenta tres factores que pueden influir en la variación de la estructura de la vegetación: 1) las variables ambientales, que incluyen las características del suelo y la estructura del paisaje, 2) la autocorrelación espacial, estrechamente relacionada con procesos de dispersión y con la organización espacial de las comunidades de plantas (Morlon *et al.*, 2008), 3) la edad de abandono, que se refiere al instante en el tiempo en el que se encuentran las comunidades vegetales después de un disturbio antropogénico.

El entendimiento de las interacciones entre los factores temporales, espaciales, edáficos y del paisaje sobre la estructura, composición y funcionamiento de las comunidades vegetales puede ayudarnos a predecir los patrones que la vegetación sigue a lo largo de un proceso de sucesión. Además de que podemos conocer las variables que limitan o favorecen el desarrollo de la estructura de la vegetación de estos tipos de bosque a lo largo de la sucesión. En bosques lluviosos de México y en otros bosques secos, se sabe que algunos atributos de la estructura de la vegetación como la riqueza, el área basal, la altura del dosel y el diámetro de los árboles muestran una relación positiva con la edad de sucesión; sin embargo, ocurre lo contrario con la densidad de individuos (Breugel *et al.*, 2006; Ruiz *et al.*, 2005). Contar con esta información en los BTS de la península de Yucatán, nos permitiría probar que factores están involucrados con los patrones que sigue la estructura de la vegetación en cada etapa de crecimiento de las plantas y a lo largo de la edad de sucesión. Y con esto planear un eficiente manejo de los recursos forestales, tomando en cuenta los procesos ecológicos de la vegetación y las posibles interacciones con las actividades humanas. Con la finalidad de probar si los patrones que sigue la estructura de la vegetación responden de la misma forma a variables como el tiempo, el espacio y al ambiente en dos BTS con ligeras diferencias climáticas, se propone como meta de este trabajo describir y comparar la estructura de la vegetación en dos paisajes del BTS de la península de Yucatán: uno que corresponde al BTS subcaducifolio y otro al BTS subperennifolio. A la vez, se pretende identificar cuáles de los factores ambientales (estructura del paisaje y propiedades fisicoquímicas del suelo), la autocorrelación espacial o la edad de abandono, influyen en la estructura de la vegetación de ambas zonas de estudio.

## ANTECEDENTES

### El bosque tropical seco

El BTS se define como un bosque en el que dominan árboles deciduos tolerantes a la sequía, que crecen en un clima donde la temperatura media anual es mayor o igual a 25° C, la precipitación anual oscila entre 500 y 2000 mm y tiene una marcada y característica estacionalidad cuyo periodo de sequía, o con lluvias mínimas, es de 4 a 9 meses (Griscom y Ashton, 2011; Kalacska *et al.*, 2004; Murphy y Lugo, 1986). Son bosques de menor altura y complejidad florística y estructural que los bosques tropicales húmedos. Esto incluye características como la diversidad de especies, la altura del dosel, el área basal, el número de estratos del dosel, el índice de área foliar y la biomasa, cuyos valores se encuentran por debajo de los que se han encontrado en los bosques tropicales con mayor cantidad de precipitación (Murphy y Lugo, 1986).



**Figura 1.** Mapa de distribución original y actual de los BTS. Incluye sabanas, matorrales, pastizales y bosques tropicales y subtropicales. Tomado y modificado de Griscom y Ashton (2011).

Debido a sus características estructurales, sus suelos relativamente fértiles y las características climatológicas donde se encuentran, los BTS son más fáciles de desmontar y son idóneos para establecer ganado y campos de cultivo (Murphy y Lugo,

1986). Es por esto que la deforestación es una amenaza importante para este ecosistema ya que se ha registrado una disminución de la superficie de la cobertura del BTS debido al cambio de uso del suelo para la producción de cultivos, lo que también ha generado un hábitat fragmentado (Alexandratos, 1995). En los últimos años se ha estimado que, a nivel mundial, los BTS comprenden aproximadamente un millón de kilómetros cuadrados, de los cuales más de la mitad (66.7%) se localizan en el continente americano, y un área importante se encuentra en América Central y América del Norte (12.5%); en México se le puede encontrar a lo largo de la costa del Pacífico y dentro de la península de Yucatán (Miles *et al.*, 2006). En México, García-Barrios y colaboradores (2009), reportaron una pérdida neta del 18% del BTS entre los años 1976 - 2000, ocasionada por la conversión de áreas forestales a zonas agrícolas y de pastoreo. Durante las últimas décadas la cubierta vegetal de la Península de Yucatán ha sufrido importantes cambios debido a actividades humanas como el cultivo de henequén, la ganadería extensiva y la agricultura de temporal (Figura 2).

Uno de los eventos estacionales más conspicuos de los BTS es la pérdida de hojas durante la sequía, que varía a lo largo de un gradiente de humedad: conforme la lluvia anual disminuye o el periodo de sequía aumenta, el estrato más alto se convierte en deciduo y el bosque se convierte en subperennifolio o subcaducifolio (Murphy y Lugo, 1986).

### **El BTS subcaducifolio**

Los árboles de este tipo de bosque tienen una altura de 10 a 20 m aproximadamente, y alrededor de 50 a 75% de ellos dejan caer sus hojas durante la época seca del año, lo que hace que los suelos donde prosperan formen una capa esponjosa de hojarasca; la pedregosidad es otra característica del suelo y es un factor que propicia el establecimiento de este tipo de vegetación (Noriega-Trejo y Arteaga, 2010; Miranda y Hernández-X, 1963). En México se estima que el BTS subcaducifolio ocupa 4% de la superficie total del territorio nacional. Prospera en el clima tropical subhúmedo con lluvias en verano, en altitudes entre 0 y 1300 m; en algunas partes de la península de Yucatán este tipo de vegetación se halla prácticamente a la orilla del mar. La temperatura media anual es siempre mayor a 20° C y no supera los 28° C. La precipitación promedio anual es, por lo común, de alrededor de 900 a 1200 mm (incluso 1600 mm, Noriega-Trejo y

Arteaga, 2010; Rzedowski 2006; Miranda y Hernández-X, 1963). Un elemento de mucha importancia que determina la existencia del bosque tropical subcaducifolio es la distribución de la precipitación a lo largo del año, pues típicamente se presenta una larga temporada de sequía de 5 a 7 meses de duración, en el transcurso de la cual las lluvias son nulas o insignificantes. Dicha sequía se ve atenuada por la humedad atmosférica que, por lo general, se mantiene elevada en este bosque (Rzedowski, 2006).

En la península de Yucatán está presente intercalándose a manera de transición entre las áreas del bosque tropical perennifolio y del bosque tropical caducifolio. El bosque subcaducifolio posee afloraciones de rocas calcareas de colores rojizos y blancos, especialmente en la periferia de la sierra de Ticul y en las hondonadas y rejolladas (INEGI, 2009). Ocupa una franja estrecha que se extiende en forma un poco sinuosa desde cerca del cabo Catoche hasta los alrededores de la ciudad de Campeche y luego se prolonga como una cinta aún más angosta a lo largo de la costa hasta un punto situado al suroeste de Champotón (Figura 2, Rzedowski, 2006).

En la península de Yucatán los árboles característicos de estos bosques son el pich (*Enterolobium cyclocarpum*), el chechem negro (*Metopium brownei*), la ceiba (*Ceiba pentandra*) y el ya'axnik (*Vitex gaumeri*, Noriega-Trejo y Arteaga, 2010). Tanto en la península de Yucatán, como en el lado de la vertiente pacífica, se registra una proporción más marcada de endemismos (Rzedowski, 2006). El cuadro 1 indica las especies más representativas de esta vegetación, así como el listado de algunas de las especies dominantes de los bosques secundarios.

Los bosques medianos caducifolios y subcaducifolios han sido transformados desde tiempos prehispánicos por la extracción de diversos productos maderables y no maderables, como látex, plantas medicinales y fibras, entre otros, así como para la conversión a usos agrícolas (Noriega-Trejo y Arteaga, 2010). Actualmente, el BTS subcaducifolio tuvo una disminución del 30% de su extensión debido a la sustitución de este tipo de vegetación por pastizal inducido para ganadería y agricultura de temporal, actividades que para el año 2010 duplicaron su cobertura (Durán y Contreras, 2010).

**Cuadro 1.** Especies representativas del BTS subcaducifolio de la península de Yucatán (Rzedowski, 2006).

Especies comunes del BTS subcaducifolio		
Yucatán		En bosques perturbados
<b>Noreste</b>	<i>Brosimum alicastrum</i>	<i>Acacia gaumeri</i>
	<i>Bursera simaruba</i>	<i>Bursera simaruba</i>
	<i>Caesalpinia gaumeri</i>	<i>Cecropia peltata</i>
	<i>Lonchocarpus longistylus</i>	<i>Croton flavens</i>
	<i>Lysiloma latisiliquum</i>	<i>Dalbergia glabra</i>
<b>Sur y este</b>	<i>Caesalpinia gaumeri</i>	<i>Eupatorium divaricatus</i>
	<i>Sideroxylon foetidissimum</i>	<i>Guettarda combsii</i>
<b>Campeche</b>		<i>Gymnopodium floribundum</i>
<b>Norte-centro</b>	<i>Coccoloba cozumelensis</i>	<i>Luehea speciosa</i>
	<i>Guettarda combsii</i>	<i>Lysiloma latisiliquum</i>
	<i>Piscidia piscipula</i>	<i>Mimosa bahamensis</i>
	<i>Simarouba glauca</i>	<i>Sida acuta</i>
<b>Costa</b>	<i>Aspidosperma stegomeris</i>	<i>Solanum verbascifolium</i>
	<i>Bursera simaruba</i>	<i>Viguiera dentata</i>
	<i>Cedrela odorata</i>	
	<i>Ficus cotinifolia</i>	
	<i>Gyrocarpus jatrophifolius</i>	
	<i>Metopium brownei</i>	
	<i>Jacaratia mexicanus</i>	

### El BTS subperennifolio

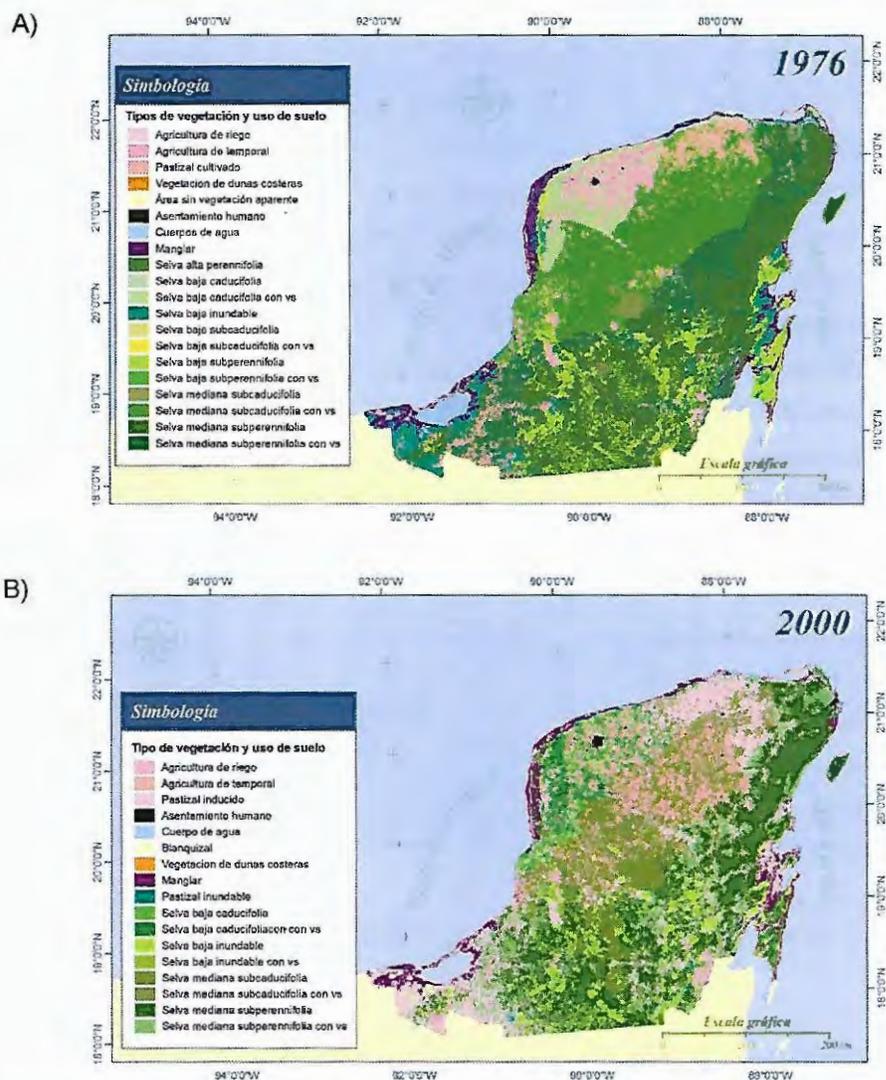
El bosque tropical subperennifolio (Figura 2) cubre zonas cuya temperatura media anual es superior a 20° C (generalmente oscila alrededor de los 27° C) y con una precipitación media anual de 1100 a 1500 mm. En este tipo de vegetación los árboles llegan a medir de 30 hasta 35 m de altura y presentan hojas la mayor parte del año, perdiendo el 25% en la época seca, que sucede a finales del mes de diciembre hasta mediados del mes de mayo. Este bosque logra un buen desarrollo en terrenos planos o ligeramente inclinados con suelos de naturaleza calcárea, que rara vez pasan de los 50 cm de profundidad, relativamente bien drenados y provistos de materia orgánica (Noriega-Trejo y Arteaga, 2010; Rzedowski, 2006; Miranda y Hernández-X, 1963).

**Cuadro 2.** Especies y géneros representativos del BTS subperennifolio de la península de Yucatán.

Especies del BTS subperennifolio		
Especies comunes	En bosques perturbados	
<i>Alseis yucatanensis</i>	<i>Alvaradoa amorphoides</i>	<i>Leucaena sp.</i>
<i>Brosimum alicastrum</i>	<i>Annona sp.</i>	<i>Lippia sp.</i>
<i>Bucida buceras</i>	<i>Bursera sp.</i>	<i>Lonchocarpus castilloi</i>
<i>Bursera simaruba</i>	<i>Casearia sp.</i>	<i>Luehea speciosa</i>
<i>Cascabela gaumeri</i>	<i>Castilla sp.</i>	<i>Manilkara sp.</i>
<i>Cecropia obtusifolia</i>	<i>Cecropia sp.</i>	<i>Muntingia sp.</i>
<i>Drypetes lateriflora</i>	<i>Cochlospermum sp.</i>	<i>Pithecellobium sp.</i>
<i>Guettarda combssi</i>	<i>Conostegia sp.</i>	<i>Sapindus sp.</i>
<i>Licania campechiana</i>	<i>Cordia sp.</i>	<i>Spondias sp.</i>
<i>Lonchocarpus rugosus</i>	<i>Cornutia sp.</i>	<i>Swietenia sp.</i>
<i>Lysiloma latisiliquum</i>	<i>Croton sp.</i>	<i>Trema sp.</i>
<i>Mariosousa dolichostachya</i>	<i>Gliricidia sp.</i>	<i>Trichilis sp.</i>
<i>Metopium brownei</i>	<i>Guazuma sp.</i>	<i>Zanthoxylum sp.</i>
<i>Mosannonna depressa</i>	<i>Hamelia sp.</i>	
<i>Piscidia piscipula</i>		
<i>Pouteria campechiana</i>		
<i>Pseudolmedia glabrata</i>		
<i>Sideroxylon meyeri</i>		
<i>Sideroxylon salicifolium</i>		
<i>Swetenia macrophylla</i>		
<i>Thouinia paucidentata</i>		
<i>Vitex gaumeri</i>		

El Cuadro 2 muestra las especies que con frecuencia se encuentran en este tipo de vegetación (Noriega-Trejo y Arteaga, 2010; Rzedowski, 2006; Xuluc-Tolosa *et al.*, 2003). Debido a la extracción selectiva de algunas especies maderables que se realizó en estos bosques durante la primera mitad del siglo pasado, la composición de la comunidad vegetal actualmente se encuentra en diferentes etapas de crecimiento, con especies

particulares que han aprovechado estas perturbaciones para recolonizar y dominar cada etapa (Noriega-Trejo y Arteaga, 2010; Rzedowski, 2006). La explotación forestal de este tipo de bosques, la implementación de la agricultura extensiva y el aumento de los asentamientos humanos provocaron que se haya registrado, entre el año 1993 y 2000, una tasa anual de pérdida de BTS subperennifolio que varía entre 1.8 y 2.1% (Thomassiny-Chan, 2011).



**Figura 2.** Mapa de vegetación y uso de suelo en la Península de Yucatán. A) Vegetación en el año 1976. B) Vegetación en el año 2000. Tomado de Durán y Contreras, 2010.

### La sucesión secundaria en el BTS

Como se ha mencionado anteriormente, a lo largo de su historia, el BTS ha sido alterado por actividades antropogénicas, especialmente por la agricultura tradicional de roza-tumba-quema. Estos usos y otros disturbios naturales (huracanes, incendios, etc.) provocan la pérdida de la vegetación original (Ek-Díaz, 2011), dando origen a bosques en sucesión secundaria, proceso que podemos definir como los cambios direccionales en la estructura y composición de las especies, que ocurren a largo plazo y en escalas espaciales grandes, en lugares donde ha ocurrido un disturbio (Chazdon, 2008). Comúnmente, el reemplazo de las especies durante la sucesión secundaria es explicado en términos de las adaptaciones que las especies han desarrollado para responder a la disponibilidad de luz en el ambiente, reflejando disyuntivas en el diseño de las plantas. Las especies de rápido crecimiento y alta eficiencia para adquirir recursos (pioneras) prosperan en las etapas tempranas de sucesión donde hay ambientes con mucha luz. Mientras que las especies de crecimiento lento y que son capaces de conservar los recursos (tardías) dominan las etapas de sucesión más viejas, donde los ambientes tienen poca disponibilidad de luz (Lohbeck *et al.*, 2013).

La sucesión de la vegetación se ve influenciada por factores como la dispersión y colonización, los requerimientos de nicho de las especies, las interacciones interespecíficas (facilitación, competencia, etc.) y por componentes abióticos como el clima. Estos factores determinan la composición florística en una etapa en particular y además influyen en el grado de recuperación estructural y funcional de la vegetación original (Guariguata y Ostertag, 2001). Sumados a dichos factores, la disponibilidad de fuentes de semillas y los cambios en la disponibilidad de luz influyen la sucesión secundaria en las comunidades de plantas neotropicales (Capers *et al.*, 2005).

Los dos métodos más comunes para evaluar la dinámica de sucesión de comunidades de plantas son los estudios de cronosecuencia y de parcelas permanentes. El primero se utiliza para estudiar la dinámica de la vegetación mediante la sustitución del tiempo por el espacio. Este análisis revela tendencias de sucesión tomando en cuenta las diferencias en la estructura de la vegetación y la composición de especies entre sitios, manteniendo la variación de las condiciones ambientales y del suelo al mínimo para poder atribuir dichas tendencias a la edad del bosque. Este método tiene como limitante que las

correlaciones entre los atributos comunitarios y la edad del sitio pueden no ser claramente atribuidos a los procesos de sucesión sino a la variación de los factores ambientales entre sitios e incluso a la condición de tales sitios en el momento en que fueron abandonados (Foster y Tilman, 2000). El método de las parcelas permanentes, como el de cronosecuencia, permite indicar las tendencias de sucesión, pero además puede generar hipótesis sobre sus mecanismos y causas. Sin embargo, la manutención y análisis anual de parcelas permanentes necesita de una gran inversión de recursos como tiempo y esfuerzo en un periodo de tiempo lo suficientemente largo para responder preguntas relevantes sobre sucesión. Este método aún tiene como limitante la delimitación de cuánto tiempo es suficiente para realizar observaciones sobre las parcelas y qué tamaño deben tener, aunque para responder estas preguntas debe tenerse en cuenta, entre otras cuestiones, el tipo de vegetación involucrado (Bakker *et al.*, 1996).

Los cambios más drásticos que ocurren en la vegetación durante la sucesión forestal tropical son cambios estructurales, tales como el incremento en la altura del dosel, la densidad de árboles mayores a 10 cm de DAP (Diámetro a la Altura del Pecho), el área basal y la biomasa (Chazdon, 2008). La asociación de la edad de sucesión de los bosques tropicales húmedos y lluviosos con varios atributos de la estructura de la vegetación como densidad de especies, área basal altura del dosel, DAP, entre otros, ha sido comprobada y ha mostrado relaciones positivas. En un bosque lluvioso de México la riqueza específica, el área basal, la altura media del dosel y el DAP promedio son atributos que muestran una relación positiva y, en el caso de los últimos tres, una trayectoria asintótica con la edad de sucesión de las parcelas donde se realizó el muestreo, sin embargo, ocurrió lo contrario con la densidad de individuos (Breugel *et al.*, 2006). En un trabajo similar pero enfocado a plántulas, se encontró que la densidad de individuos disminuye a lo largo de la edad de sucesión por procesos de reclutamiento y mortalidad, dados por la disponibilidad de luz durante la sucesión (Capers *et al.*, 2005).

La sucesión secundaria en los BTS generalmente es un proceso más lento, en términos de crecimiento y desarrollo de la vegetación, que en los bosques tropicales húmedos (BTH). Sin embargo, los BTS alcanzan su estado maduro con mayor rapidez debido a que su estructura es más pequeña y porque la reproducción por rebrote es un mecanismo de regeneración muy común (Murphy y Lugo, 1986). En un estudio de cronosecuencia

realizado en una de las regiones más secas del BTS del sureste de México, se encontró que las etapas tempranas de sucesión son una fase rápida, caracterizada por el aumento de las tasas de reclutamiento y crecimiento de especies pioneras, seguida de una etapa lenta de crecimiento, definida por el reclutamiento gradual y el crecimiento lento de las tardías (Lebrija-Trejos *et al.*, 2010). Además en esa misma zona, se ha encontrado que varios componentes de la estructura de la vegetación, como riqueza de especies, estatura, área basal, estratos del dosel e índice de área foliar, tienen menor magnitud en comparación con los bosques tropicales lluviosos y húmedos; por otro lado, la reproducción vegetativa ocurre con mayor frecuencia que la germinación de semillas en bosques secos, esto debido al escaso éxito de sobrevivencia ocasionado por el estrés hídrico (Chazdon, 2008; Lebrija-Trejos *et al.*, 2008). Un patrón similar se encontró en un BTS en sucesión de la isla Providencia en Colombia en el que los atributos de área basal, el DAP y la altura media de los árboles aumentan a lo largo de la sucesión, mientras que la densidad de tallos y la capacidad de rebrote disminuyen con la edad de sucesión (Ruiz *et al.*, 2005).

Se ha encontrado, mediante estudios de cronosecuencia, que en un BTS del estado de Yucatán en México los patrones de la estructura y composición de la vegetación cambian en función de la talla de los individuos. Los patrones generales de altura, área basal y riqueza están determinados en gran medida por los individuos de tallas mayores y aumentan con la edad de abandono, mientras que los patrones que siguen el área basal y la densidad de individuos disminuyen con la edad de abandono para las tallas menores (Dupuy *et al.* 2012).

El grado de recuperación estructural de la vegetación, a lo largo de la sucesión secundaria, se ve influenciada por diversos factores. Entre ellos, a nivel regional o local, la capacidad de las plantas para dispersar semillas y las condiciones ambientales, como el tipo de suelo, la cantidad de luz y la topografía de un lugar, pueden ser factores que limitan la distribución, la composición y la diversidad de las especies dentro de una comunidad (Peña-Claros *et al.*, 2012). La fragmentación y el efecto de borde también originan modificaciones en los microclimas que pueden dar explicación a la dinámica de la estructura y composición de la vegetación de una comunidad (Chen *et al.*, 1999).

### Propiedades físicas y químicas del suelo

El grado de recuperación estructural de la vegetación, a lo largo de la sucesión secundaria, se ve influenciada por diversos factores ambientales. Entre ellos, las propiedades físico-químicas del suelo han sido identificadas como variables de mayor importancia en la dirección de los patrones que sigue la vegetación. El factor edáfico determina las tallas de la vegetación en su conjunto, su composición y la distribución de algunos gremios de especies (Powers *et al.*, 2009; Carnevali *et al.*, 2003). Se ha encontrado que el tipo de suelo, sus propiedades físicas, la fertilidad (pH, concentración de macro-nutrientes, disponibilidad de cationes), la posición topográfica y la intensidad de uso del suelo son características que influyen la naturaleza y la tasa de velocidad en que ocurren los procesos de sucesión como crecimiento, mortalidad y recambio, es decir, qué tan rápidamente ocurre la convergencia estructural de los bosques secundarios a bosques maduros (Quesada *et al.*, 2009b; Chave, 2008; Chazdon, 2008; Jones *et al.*, 2008; Clark *et al.*, 1999). La estructura de los suelos, particularmente de los arcillosos, tiene marcada influencia sobre la raíz y el desarrollo de las plantas. A mayor compactación del suelo, se tiene menor definición de la estructura del suelo, es decir, menor tamaño del poro. Lo anterior se refleja en el limitado desarrollo de la planta, ya que ocasiona una acrecentada resistencia a la penetración de la raíz. Además, los poros influyen en la difusión de oxígeno en el suelo y, por lo tanto, la respiración de la raíz. Por otro lado, la acidez del suelo puede afectar el crecimiento de la planta por su influencia en la movilidad y absorción de ciertos elementos necesarios para el desarrollo (Tisdale y Nelson, 1985).

En los últimos años se ha estudiado el efecto del suelo sobre la estructura y la diversidad de los bosques tropicales húmedos y secos. En un estudio en Bolivia, encontraron fuertes relaciones entre las características del suelo y la vegetación del bosque seco, tales características explicaron una mayor variación de la estructura de su vegetación. En ambos sitios la respuesta de la vegetación a los nutrientes estuvo mediada por las especies dominantes, tolerantes a la sombra, de cada tipo de bosque. Por su parte, las especies dominantes del bosque seco responden a la variación local de las condiciones del suelo (Peña-Claros *et al.*, 2012).

## Estructura del paisaje

Se puede definir al paisaje como un mosaico compuesto por un conjunto de elementos estructurales y morfológicos que interactúan entre sí desde un punto de vista funcional, en un espacio y momento determinado o su evolución a lo largo del tiempo (Vila *et al.*, 2006). Dentro de los elementos que componen un paisaje pueden mencionarse los fragmentos, que son unidades morfológicas homogéneas y distinguibles en el territorio; los corredores, que son las conexiones existentes entre los fragmentos; y la matriz, que es un elemento complejo formado por fragmentos y corredores, que domina en el paisaje (Vila *et al.*, 2006). El análisis de la estructura del paisaje generalmente involucra métodos cuantitativos y herramientas específicas basadas en sistemas de información geográfica (SIG) y tecnologías de percepción remota.

Para llevar a cabo la caracterización del paisaje se pueden realizar diferentes análisis dependiendo del tipo de datos espaciales con los que se cuente: 1) patrones de puntos, que representan entidades con ubicación geográfica; 2) patrones lineales, que se interceptan dentro de un paisaje para formar una red; 3) patrones de superficie continuos, que representan medidas cuantitativas que varían a lo largo del paisaje sin límites delineados, y 4) patrones de mapas categóricos, que representan a los datos como un mosaico de parches discretos con relativa homogeneidad ambiental a una escala en particular. Los límites en dichos patrones son discontinuidades abruptas en el ambiente. El objetivo en estos patrones categóricos es caracterizar la composición y la configuración espacial de los parches del mosaico, para lo cual se han creado varias métricas (McGarigal, 2013).

Existe una gran cantidad de métricas que pueden caracterizar al paisaje y se clasifican en dos categorías: las que cuantifican la composición del territorio sin referencia a algún atributo espacial y las que cuantifican la configuración espacial del mismo utilizando información espacial. Las métricas de composición son fácilmente cuantificadas y se refieren a características asociadas con la variedad y abundancia de los tipos de fragmentos dentro de un paisaje, pero sin considerar su ubicación dentro del mosaico, por lo que son aplicables a nivel de paisaje, las más importantes son abundancia, riqueza, equidad, diversidad de fragmentos, entre otras. La configuración espacial es más difícil de cuantificar y se refiere al carácter y arreglo espacial, la posición u orientación de

fragmentos dentro de una clase o paisaje. Los aspectos principales de la configuración están relacionadas con la densidad y distribución del tamaño de los fragmentos, complejidad de la forma del fragmento, área núcleo, aislamiento/proximidad, contraste, dispersión, contagio y diseminación, subdivisiones, conectividad, entre otros (McGarigal, 2013).

Los patrones de distribución espacial de los fragmentos han resultado ser buenos predictores de la estructura y composición de la vegetación en los bosques tropicales (por ejemplo, abundancia y densidad de especies (Hernández-Stefanoni *et al.*, 2011). La ubicación y tamaño de los fragmentos influyen a las comunidades vegetales por medio de procesos ecológicos que generan configuraciones particulares de los fragmentos, entre ellos la polinización, la dispersión y depredación de semillas, la competencia entre plantas y, consecuentemente, la composición y el número de especies en un paisaje (Hernández-Stefanoni *et al.*, 2011). El grado de fragmentación de un paisaje influye en el proceso de sucesión secundaria de un bosque, ya que se ha encontrado que los bosques secundarios se desarrollan mejor en áreas cercanas a los bordes de los fragmentos y que tanto la diversidad de especies como la recuperación de la composición son mayores en áreas cercanas a fragmentos grandes (Chazdon, 2008).

En la península de Yucatán, Hernández-Stefanoni *et al.* (2011) investigaron las relaciones de la estructura de la comunidad vegetal con la configuración del paisaje y la edad de sucesión del BTS, considerando diferentes escalas espaciales. Encontraron que la biomasa y la densidad de las especies estuvieron relacionadas a la edad de abandono, las métricas del paisaje y la autocorrelación espacial. También encontraron a la edad de abandono como la variable que tiene mayor influencia en la biomasa, mientras que la estructura del paisaje y la autocorrelación espacial tuvieron mayor peso sobre la diversidad de las especies.

### **Autocorrelación espacial**

El espacio geográfico opera como un factor que moldea o limita los procesos ecológicos e introduce sesgo cuando es pasada por alto durante los análisis ecológicos (Griffith y

Peres-Neto 2006). Este factor se refiere a la estructura espacial asociada a los ensambles de especies, que están determinados por la dispersión de los propágulos, la agregación de las poblaciones o la perturbación, es decir, a procesos que están ligados a organización espacial de las comunidades de plantas (Morlon *et al.*, 2008). En este sentido, los sitios más cercanos entre sí resultan ser más parecidos que cuando se encuentran alejados (autocorrelación positiva). Por el contrario, cuando los sitios se encuentran en áreas lejanas presentan mayores diferencias entre sí (autocorrelación negativa). En ambos casos, autocorrelación positiva o negativa, los sitios no son independientes. Por el contrario, cuando se presentan patrones aleatorios no hay autocorrelación espacial (Ackerman, 2010; Beale *et al.*, 2010; Dormann *et al.*, 2007).

Las causas de la autocorrelación espacial son varias, pero cuatro son las más comunes. La primera incluye a las causas intrínsecas, que se refiere a los procesos biológicos que están relacionados con la distancia, como son: especiación, extinción, crecimiento poblacional, fertilidad y mortalidad, organización social, dispersión o interacción de las especies. La segunda cuando las relaciones no-lineales entre las variables ambientales y las especies son modeladas erróneamente como lineales. En la tercera, el modelo estadístico falla cuando toma en cuenta una variable ambiental que, en sí misma, está estructurada espacialmente, lo cual ocasiona que la variable respuesta tenga esa misma estructura espacial. Y por último, la fuente de correlación espacial está relacionada a la resolución espacial, ya que la utilización de una resolución más grande conduce a una homogenización de los datos (Dormann *et al.*, 2007; Griffith y Peres-Neto, 2006).

El espacio puede ser visto como una variable predictiva, cuando el objetivo es explorar los mecanismos que generan autocorrelación espacial, y como una covariable, cuando el objetivo consiste en ajustar la variación espacial si se trata de asociaciones entre las distribuciones de las especies y los factores ambientales (Griffith y Peres-Neto, 2006). Por ejemplo, se ha visto que la importancia del factor espacial sobre los procesos de dispersión de las especies generalmente determina su pertenencia a una comunidad y que la capacidad de dispersión de cada especie puede alterar el balance de los procesos que estructuran la composición de las comunidades (Flinn *et al.*, 2010).

La autocorrelación espacial influye en la interpretación de los modelos estadísticos: si los patrones de la autocorrelación espacial se repiten o permanecen en los residuales de un

modelo estadístico, entonces se viola el principio de independencia estadística de los datos. Lo anterior puede ocasionar sesgo en los resultados y aumentar el error tipo 1, es decir, rechazar falsamente la hipótesis nula (Ackerman, 2010; Dormann *et al.*, 2007). Lo cual conduce a que los modelos estadísticos sobrestimen los efectos de los factores ambientales que intervienen en el fenómeno estudiado (Griffith y Peres-Neto, 2006). Tomar en cuenta la autocorrelación espacial puede darnos la oportunidad de obtener información útil con la que podamos medir el grado en que la ocurrencia de un evento en un área, provoca la ocurrencia de otro evento en un área o unidad vecina (Ackerman, 2010), así como inferir procesos a partir de patrones como crecimiento poblacional, dispersión geográfica, mortalidad, competencia, organización social, etc (Dormain *et al.*, 2007). Es importante incluir el efecto espacial porque se encuentra estrechamente relacionado con algunas variables ambientales, que a su vez tienen efecto sobre la estructura de la vegetación; además, los patrones de ciertos atributos, como la riqueza, están estructurados y relacionados directamente con el espacio (Hernández-Stefanoni *et al.*, 2011).

## PREGUNTAS DE INVESTIGACIÓN E HIPÓTESIS

### Preguntas de investigación

¿Cómo varía la estructura de la vegetación de plantas de talla pequeña y grande a lo largo de la edad de abandono, es esta variación distinta en la vegetación del bosque tropical seco subcaducifolio y el subperennifolio?

¿Qué factores ambientales, espaciales y temporales se asocian a las variaciones de la estructura de la vegetación de los árboles de tallas pequeñas y grandes en el bosque tropical seco subcaducifolio y en el subperennifolio?

### Hipótesis

1. Debido al desplazamiento de las plantas de talla pequeña por las de talla grande a causa de la competencia asimétrica provocada por el crecimiento de las plantas a lo largo del tiempo; se espera que el área basal y la abundancia de los árboles de talla pequeña tiendan a disminuir y, por el contrario, que aumenten en los de talla grande.

2. Debido a que hay menor diversidad de especies pioneras (con ciclos de vida corto, rápido crecimiento y tolerantes a la luz) que especies tardías (con ciclos de vida largo, crecimiento lento y tolerantes a la sombra) en el BTS; se espera que con el recambio de especies pioneras por especies tardías que ocurre durante la sucesión del BTS, la densidad de especies de árboles de talla pequeña y grande aumente con la edad de abandono.
3. Dado que el crecimiento de las plantas está estrechamente relacionado con el tiempo y con la disponibilidad de nutrientes en el suelo para su óptimo desarrollo; se esperaría que la altura y el área basal de juveniles y adultos en ambos tipos de bosque tengan mayor influencia de la edad de abandono y de las propiedades fisicoquímicas del suelo.
4. Debido a que el efecto de borde, causado por los fragmentos de un paisaje, genera cambios en los microclimas de los bosques y por lo tanto en la disponibilidad de algunos recursos como la luz; se espera que la estructura del paisaje tenga un efecto importante sobre el tamaño que pueden llegar a tener los árboles en lo que a altura y área basal se refiere.
5. Debido a que los procesos de dispersión de semillas y la agregación de individuos son procesos estructurados espacialmente que están relacionados con la colonización de lugares perturbados por los estadios más juveniles de los árboles (plántulas y árboles juveniles); se espera que la autocorrelación espacial tenga mayor efecto sobre la densidad de especies de los árboles de talla pequeña que sobre los de talla grande.

## **OBJETIVOS Y ESTRATEGIA DE INVESTIGACIÓN**

### **Objetivos**

Describir y comparar los patrones de la estructura de la vegetación leñosa en individuos en diferentes categorías de crecimiento —juveniles y adultos— a lo largo de diferentes clases de abandono dentro y entre del BTS subcaducifolio y subperennifolio.

Evaluar el efecto relativo de la edad de abandono, la autocorrelación espacial, la estructura del paisaje y las características fisicoquímicas del suelo sobre la estructura de la vegetación, en plantas leñosas de talla pequeña y grande en el BTS subcaducifolio y en el subperennifolio.

### **Estrategia de investigación**

En dos paisajes del BTS de la península de Yucatán se realizaron muestreos de individuos de talla pequeña y grande de la vegetación leñosa. Uno de los paisajes corresponde al BTS subcaducifolio del sur de Yucatán y el otro al BTS subperennifolio del centro de Quintana Roo. Con los datos obtenidos se cuantificó y caracterizó la estructura de la vegetación (abundancia, altura, área basal y densidad de especies) a lo largo de un gradiente de sucesión (edad de abandono). A la par, se generó una base de datos con algunas variables que pueden tener influencia sobre la estructura de la vegetación y se clasificaron en tres grupos: variables ambientales (estructura del paisaje y características del suelo), variables temporales (edad de abandono) y variables espaciales (autocorrelación espacial). Estos tres grupos de variables fueron analizados para conocer cuáles tuvieron mayor importancia sobre la estructura de la vegetación en cada zona de estudio.

## REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Ackerman, J. D. (2010) *Spatial and Temporal Analysis in Ecology: A Primer*. (IBIO\*6000 Advances in Ecology and Behaviour: A Class Project). Department of Integrative Biology. University of Guelph, Canada. 99 p.
- Alexandratos, N. (1995) *World Agriculture: Towards 2010 (an FAO study)*. FAO y John Wiley & Sons. 488 p.
- Bakker, J., H. Olff, J. H. Willems y M. Zobel (1996). Why do we need permanent plots in the study of long-terms vegetation dynamics? *Journal of Vegetation Science*, 7, 147-156.
- Beale, C. M., J. J. Lennon, J. M. Yearsley, J. M., Brewer, M. J. y D. A. Elston. (2010). Regression analysis of spatial data. *Ecology Letters*, 13, 246-264.
- Breugel, M., M. Martínez-Ramos y F. Bongers. (2006). Community dynamics during early secondary succession in Mexican tropical rain forests. *Journal of Tropical Ecology*, 22, 663-674.
- Bullock, S., H. Mooney, y E. Medina (1995). *Seasonally dry tropical forests*. Cambridge University Press. Cambridge, UK. 450 p.
- Capers, R., R. Chazdon, B. Redondo y A. Vilchez (2005). Successional dynamics of woody seedling communities in wet tropical secondary forests. *Journal of Ecology*, 93, 1071-1084.
- Carnevali, G., I. Ramirez y J. Gonzales-Iturbide (2003). Flora y vegetación de la Península de Yucatán. En: *Naturaleza y Sociedad en el Área Maya. Pasado, Presente y Futuro*. Colunga-García Marín, P. y S. A. Larqué (eds.). Academia Mexicana de Ciencias – Centro de Investigación Científica de Yucatán, A.C. México. pp 53-68.
- Chave, J. (2008). Spatial variation in tree species composition across tropical forests: patterns and process. En: *Tropical Forest Community Ecology Stocks*. Carson W. P. y Schnitzer S. A. (eds). Wiley-Blackwell. Oxford. pp. 11-30.

- Chazdon, R. L. (2008). Chance and determinism in tropical forest succession. En: *Tropical Forest Community Ecology*. Carson W. P. y Schnitzer S. A. (eds). Wiley-Blackwell. Oxford. pp. 384-408.
- Clark, D. B., M. W. Palmer y D. A. Clark (1999). Edaphic factors and the landscape-scale distributions of tropical rain forest trees. *Ecology*, 80, 2662-2675.
- Dormann, C., J. McPherson, M. Araújo, R. Bivand, J. Bolliger, G. Carl, R. Davies, A. Hirzel, W. Jetz, W. Kissling, I. Kühn, R. Ohlemüller, P. Peres-Neto, B. Reineking, B. Schröder, F. Schurr y R. Wilson (2007). Methods to account for spatial autocorrelation in the analysis of species distributional data: a review. *Ecography*, 30, 609–628.
- Dupuy, J. M., J. L. Hernández-Stefanoni, R. A. Hernández-Juárez, E. Tetetla-Rangel, J. O. López-Martínez, E. Leyequién-Abarca, F. J. Tun-Dzul y F. May-Pat (2012). Patterns and correlates of tropical dry forest structure and composition in a highly replicated chronosequence in Yucatan, Mexico. *Biotrópica*, 44, 151-162.
- Durán, G. R. y C. G. Contreras (2010). Distribución espacial de la vegetación. En: *Biodiversidad y Desarrollo Humano en Yucatán*. Durán, R., y M. Méndez. (eds). Centro de Investigación Científica de Yucatán (CICY), Programa de Pequeñas Donaciones (PPD-FMAM), Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad (CONABIO), Secretaría de Desarrollo Urbano y Medio Ambiente (SEDUMA). pp. 131-135.
- Ek-Díaz, A. (2011). Vegetación. En: *Riqueza Biológica de Quintana Roo. Un Análisis para su Conservación*, Tomo I. Pozo, C., N. Armijo Canto y S. Calmé. (eds). El Colegio de la Frontera Sur (ECOSUR), Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad (CONABIO), Gobierno del Estado de Quintana Roo y Programa de Pequeñas Donaciones. México, D. F. pp. 62-73.
- Flinn, K. M., T. C. Gouhier, M. J. Lechowicz y M. J. Waterway (2010). The role of dispersal in shaping plant community composition of wetlands within an old-growth forest. *Journal of Ecology*, 98, 1292-1299.

- Foster, B. L. y D. Tilman (2000). Dynamic and static views of succession: testing the descriptive power of the chronosequence approach. *Plant Ecology*, 146, 1-10.
- García-Barrios, L., Galván-Miyoshi, Y. M., Valdivieso-Pérez, I. A., Masera, O. R., Bocco G. y J. Vandermeer (2009). Neotropical forest conservation, agricultural intensification, and rural out-migration: the Mexican experience. *BioScience*, 59, 863-873.
- Griffith, D. A. y P. R. Peres-Neto (2006). Spatial modeling in ecology: the flexibility of eigenfunction spatial analyses. *Ecology*, 87, 2603-2613.
- Griscom, P. H. y M. S. Ashton (2011). Restoration of dry tropical forests in Central America: A review of pattern and process. *Forest Ecology and Management*, 261, 1564-1579.
- Guariguata, M. R. y R. Ostertag (2001). Neotropical secondary forest succession: changes in structural and functional characteristics. *Forest Ecology and Management*, 148, 185-206.
- Guariguata, M. R., R. L. Chazdon, J. S. Denslow, J. M. Dupuy y L. Anderson (1997). Structure and floristics of secondary and old-growth forest stands in lowland Costa Rica. *Plant Ecology*, 132, 107-120.
- Hernández-Stefanoni, J. L., J. M. Dupuy, F. Tun-Dzul y F. May-Pat (2011). Influence of landscape structure and stand age on species density and biomass of a tropical dry forest across spatial scales. *Landscape Ecology*, 26, 355-370.
- INEGI (2009). Guía para la Interpretación de Cartografía. Uso de Suelo y Vegetación: Escala 1:250 000: Serie III. Instituto Nacional de Estadística y Geografía. México. 74 p.
- Jones, M. M., H. Tuomisto, D. Borcard, P. Legendre, D. B. Clark y P. C. Olivas (2008). Explaining variation in tropical plant community composition: influence of environmental and spatial data quality. *Oecologia*, 155, 593-604.
- Kalacska, M., G. A. Sanchez-Azofeifa, J. C. Calvo-Alvarado, M. Quesada, B. Rivard y D. H. Janzen (2004). Species composition, similarity and diversity in three successional

- stages of a seasonally dry tropical forest. *Forest Ecology and Management*, 200, 227-247.
- Lamb, D., P. D. Erskine y J. A. Parrotta (2005). Restoration of degraded tropical forest landscapes. *Science*, 310, 1628–1632.
- Lebrija-Trejos, E., F. Bongers, E. A. Pérez-García y J. A. Meave (2008). Successional change and resilience of a very dry tropical deciduous forest following shifting agricultura. *Biotropica*, 40, 422-431.
- Lebrija-Trejos, E., J. A. Meave, L. Poortera, E. A. Pérez-García y F Bongers (2010). Pathways, mechanisms and predictability of vegetation change during tropical dry forest succession. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics*, 12, 267-275.
- Lohbeck, M., L. Poorter, E. Lebrija-Trejos, M. Martínez-Ramos, J. A. Meave, H. Paz, E. A. Pérez-García, I. E. Romero-Pérez, A. Tauro y F. Bongers (2013). Successional changes in functional composition contrast for dry and wet tropical forest. *Ecology*, 94, 1211-1216.
- Maass, J., P. Balvanera, A. Castillo, G. C. Daily, H. A. Mooney, P. Ehrlich, M. Quesada, A. Miranda, V. J. Jaramillo, F. García-Oliva, A. Martínez-Yrizar, H. Cotler, J. López-Blanco, A. Pérez-Jiménez, A. Búrquez, C. Tinoco, G. Ceballos, L. Barraza, R. Ayala y J. Sarukhán (2005). Ecosystem services of tropical dry forests: insights from long-term ecological and social research on the Pacific Coast of Mexico. *Ecology and Society*, 10, 17.
- McGarigal, K. (2013). Landscape pattern metrics. En: *Encyclopedia of Environmetrics*. El-Shaarawi, A. H. y W. W. Piegorsch (eds.). John Wiley & Sons. Chichester, England. pp 1135-1142.
- Miles, L., A. Newton, R. DeFries, C. Ravilious, I. May, S. Blyth, V. Kapos y J. Gordon (2006). A global overview of the conservation status of tropical dry forests. *Diversity and Distributions*, 33, 491-505.
- Miranda, F. y E. Hernández-X (1963). Los tipos de vegetación de México y su

- clasificación. Boletín de la Sociedad Botánica de México, 28, 29-179.
- Morlon, H., G. Chuyong, R. Condit, S. Hubbell, D. Kenfack, D. Thomas, R. Valencia y J. L. Green (2008). A general framework for the distance-decay of similarity in ecological communities. *Ecology Letters*, 11, 904-917.
- Murphy, P. y A. Lugo (1986). Ecology of tropical dry forest. *Annual Reviews of Ecology and Systematics*, 17, 67-88.
- Noriega-Trejo, R. y A. Arteaga (2010). Diversidad de ecosistemas. En: La Biodiversidad en Campeche: Estudio de Estado. Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad (CONABIO), Gobierno del Estado de Campeche, Universidad Autónoma de Campeche, El Colegio de la Frontera Sur. Campeche, México. 730 p.
- Pausas, J. G. y M. P. Austin (2001). Patterns of plant species richness in relation to different environments: An appraisal. *Journal of Vegetation Science*, 12, 153-166.
- Peña-Claros, M., L. Poorter, A. Alarcón, G. Blate, U. Choque, T. S. Fredericksen, M. J. Justiniano, C. Leaño, J. C. Licona, W. Pariona, F. E. Putz, L. Quevedo y M. Toledo (2012). Soil effects on forest structure and diversity in a moist and a dry tropical forest. *Biotropica*, 44, 276-283.
- Powers, J. S., J. M. Becknell, J. Irving y D. Pérez-Aviles (2009). Diversity and structure of regenerating tropical dry forests in Costa Rica: Geographic patterns and environmental drivers. *Forest Ecology and Management*, 258, 959-970.
- Quesada, C. A., J. Lloyd, M. Schwarz, T. R. Baker, O. L. Phillips, S. Patiño, C. Czimczik, M. G. Hodnett, R. Herrera, A. Arneeth, G. Lloyd, Y. Malhi, N. Dezzee, F. J. Luizão, A. J. B. Santos, J. Schmerler, L. Arroyo, M. Silveira, N. Priante Filho, E. M. Jimenez, R. Paiva, I. Vieira, D. A. Neill, N. Silva, M. C. Peñuela, A. Monteagudo, R. Vásquez, A. Prieto, A. Rudas, S. Almeida, N. Higuchi, A. T. Lezama, G. López-González, J. Peacock, N. M. Fyllas, E. Alvarez Dávila, T. Erwin, A. di Fiore, K. J. Chao, E. Honorio, T. Killeen, A. Peña Cruz, N. Pitman, P. Núñez Vargas, R. Salomão, J. Terborgh, y H. Ramírez (2009a). Regional and large-scale patterns in Amazon forest structure and function are mediated by variations in soil physical and chemical

- properties. *Biogeosciences Discuss*, 6, 3993-4057.
- Quesada, M., G. A. Sanchez-Azofeifa, M. Alvarez-Añorve, E. Stoner, L. Avila-Cabadilla, J. Calvo-Alvarado, A. Castillo, M. M. Espírito-Santo, M. Fagundes, G. W. Fernandes, J. Gamon, M. Lopezaraiza-Mikel, D. Lawrence, M. Cerdeira, J. S. Powers, F. Neves, V. Rosas-Guerrero, R. Sayago y G. Sánchez-Montoya (2009b). Succession and management of a tropical dry forest in the Americas: Review and new perspectives. *Forest Ecology and Management*, 258, 1014-1024.
- Ruiz, J., M. C. Fandiño y R. L. Chazdon (2005). Vegetation structure, composition, and species richness across a 56-year chronosequence of dry tropical forest on Providencia Island, Colombia. *Biotropica*, 37, 520-530.
- Rzedowski, J. (2006). Bosque tropical perennifolio. En: *Vegetación de México*. Edición digital, Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad (CONABIO). México. pp 169-189.
- Rzedowski, J. (2006). Bosque tropical subcaducifolio. En: *Vegetación de México*. Edición digital, Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad (CONABIO). México. pp. 190-199.
- Thomassiny, A. y R. E. Chan (2011). Cambios en el uso de suelo. En: *Riqueza Biológica de Quintana Roo. Un Análisis para su Conservación*, Tomo I. Pozo, C., Armijo Canto, N. y Calmé, S. (eds). El Colegio de la Frontera Sur (ECOSUR), Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad (CONABIO), Gobierno del Estado de Quintana Roo y Programa de Pequeñas Donaciones. México, D. F. pp 132-135.
- Tisdale, S. y W. Nelson (1982). *Fertilidad de Suelos y Fertilizantes*. Traducción al español de J. Balasch y C. Piña. UTHEA, México. 760 p.
- Vargas, R., E. B. Allen y M. F. Allen (2009). Effects of vegetation thinning on above and belowground carbon in a seasonally dry tropical forest in Mexico. *Biotropica*, 41, 302-311.
- Vieira, D., y A. Scariot (2006). Principles of natural regeneration of tropical dry forest for

restoration. Society for Ecological Restoration International, 14, 11-20.

Vila, S. J., L. D. Varga, P. A. Llausàs y P. A. Ribas (2006). Conceptos y métodos fundamentales en ecología del paisaje (landscape ecology). Una interpretación desde la geografía. Documents d'Anàlisi Geogràfica, 48, 151-166.

Xuluc-Tolosa, F. J., H. F. M. Vester, N. Ramírez-Marcial, J. Castellanos-Albores y D. Lawrence (2003). Leaf litter decomposition of tree species in the three successional phases of tropical dry secondary forest in Campeche, Mexico. Forest Ecology and Management, 174, 401-412.



## FACTORES QUE AFECTAN LA ESTRUCTURA DE LA VEGETACIÓN EN DOS PAISAJES DEL BOSQUE TROPICAL SECO DE LA PENÍNSULA DE YUCATÁN.

### INTRODUCCIÓN

En la península de Yucatán se concentra una porción importante de los BTS de México. Estos bosques han sufrido una larga historia de disturbios, lo que ha provocado altas tasas de pérdida y degradación (Miles *et al.*, 2006). Algunas de las consecuencias de la degradación de los BTS son la pérdida de servicios ambientales, así como de bienes y medios de subsistencia para los usuarios directos de los bosques (Lamb *et al.*, 2005).

Los disturbios naturales y el cambio de uso de suelo a tierras de cultivo o pastizales y el posterior abandono de dichas tierras han dado como resultado paisajes con bosques de diferentes etapas de sucesión secundaria y terrenos agropecuarios (Vargas *et al.*, 2009; Maass *et al.*, 2005). Es decir, paisajes en los que han ocurrido cambios en la estructura de la vegetación y en la composición de las especies, a escalas temporales y espaciales grandes (Chazdon, 2008). La vegetación responde a estos cambios por medio de procesos tales como la dispersión y colonización, los requerimientos de nicho de las especies, las interacciones interespecíficas (facilitación, competencia), entre otros. Estos factores determinan la composición florística en cada etapa de sucesión y el grado de recuperación estructural y funcional de la vegetación original (Guariguata y Ostertag, 2001).

Además de la edad de sucesión, la heterogeneidad ambiental es un factor que afecta la estructura de la vegetación y composición de especies de las comunidades vegetales. Puede ser medida en términos de las propiedades del suelo, la topografía, la estructura y composición del paisaje, entre otras (Dupuy *et al.*, 2012; Jones *et al.*, 2008). En el BTS hay varios factores que pueden influir en la dinámica de sucesión de las plantas e incluso variar ellos mismos a lo largo del tiempo y en diferentes escalas. Algunas de las variables reportadas como importantes para este tipo de bosque son la disponibilidad de luz, los nutrientes del suelo, la humedad, la estacionalidad, los disturbios y la disponibilidad de recursos (Ceccon *et al.*, 2006). Algunas de estas variables ejercen sus efectos dependiendo la escala a la que se midan y de ahí que sean más o menos importantes

para el análisis. Las variables que se utilizaron en este trabajo describen la heterogeneidad ambiental dentro de los paisajes estudiados, por lo tanto algunas variables como temperatura y precipitación, que no varían considerablemente entre sitios de muestreo, no fueron tomadas en cuenta. La disponibilidad de luz por su parte, se toma en cuenta como una probable consecuencia de la estructura del paisaje y el efecto de borde.

Las propiedades fisicoquímicas del suelo tienen una influencia importante en el crecimiento de la vegetación, en su composición y en la distribución de algunos gremios de especies (Powers *et al.*, 2009; Carnevali *et al.*, 2003). La estructura de los suelos afecta la raíz y el desarrollo de las plantas. El aumento en su compactación provoca poros de menor tamaño y limita el desarrollo de la planta, debido al incremento en la resistencia que el suelo opone a la penetración de la raíz. Además, los poros influyen en la difusión de oxígeno en el suelo y, por lo tanto, la respiración de la raíz (Tisdale y Nelson, 1985).

El otro grupo de variables que se tomaron en cuenta tiene que ver con la estructura y el grado de fragmentación de un paisaje, que se relaciona con la sucesión secundaria de los bosques a través de otros procesos como la polinización, la competencia, la dispersión y depredación de semillas, por nombrar algunos. Estos procesos afectan la estructura y la composición de la vegetación, por lo tanto el grado de fragmentación del paisaje también puede afectar la estructura y composición de las especies de las comunidades vegetales (Hernández-Stefanoni *et al.*, 2011). La caracterización de la composición y la configuración espacial de los fragmentos de un paisaje se realiza a través de varias métricas, las de composición, que describen la abundancia, riqueza, equidad, diversidad de fragmentos, etc.; y las de configuración, que se relacionan con la densidad, el tamaño, la complejidad, la forma, el aislamiento/proximidad, la dispersión de los fragmentos, entre otros (McGarigal, 2013).

Además de las anteriores, la variable relacionada con el espacio geográfico es importante porque es un factor que, si no es tomado en cuenta, introduce sesgo cuando se ejecutan análisis ecológicos; igualmente, opera como un factor que moldea o limita los procesos ecológicos (Griffith y Peres-Neto 2006). Se habla de autocorrelación espacial cuando las muestras o mediciones que se toman en áreas cercanas son más parecidas que cuando se toman en sitios lejanos. Por el contrario, cuando presentan patrones aleatorios no hay

autocorrelación espacial (Ackerman, 2010; Beale *et al.*, 2010; Dormann *et al.*, 2007). La autocorrelación espacial puede estar asociada al ensamble de las especies, a veces determinado por procesos como la dispersión de los propágulos, la agregación de las poblaciones o la perturbación, entre otros (Morlon *et al.*, 2008). Es posible encontrar autocorrelación espacial cuando las relaciones no-lineales entre las variables ambientales y las especies son modeladas erróneamente como lineales. Por consiguiente, si una variable ambiental está estructurada espacialmente, la variable respuesta tendrá esa misma estructura espacial (Dormann *et al.*, 2007; Griffith y Peres-Neto, 2006).

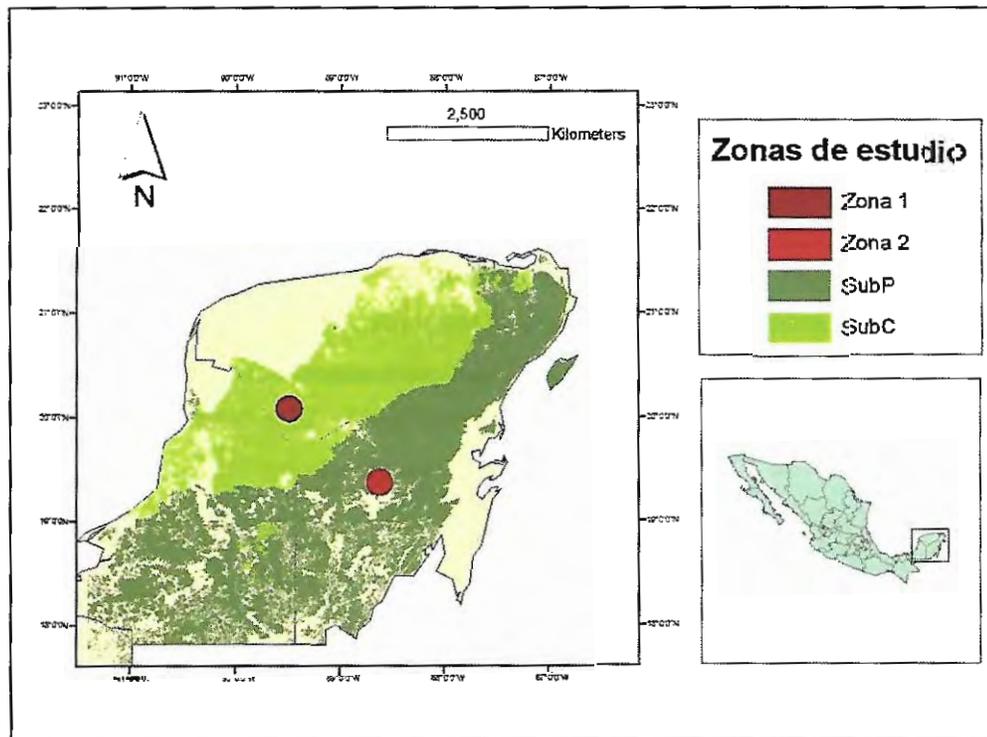
La amplia historia de disturbios y conversión del suelo de los BTS de la Península de Yucatán ha generado un paisaje muy complejo, formado por fragmentos cuya vegetación se encuentra en diferentes edades de sucesión (Dupuy *et al.*, 2012). A pesar de que este tipo de bosque ha sido transformado extensivamente y con mayor rapidez que los bosques tropicales húmedos, la información que se ha generado acerca de los BTS no es suficiente para entender a detalle qué procesos ocurren y en qué magnitud están moldeándolo. La meta principal de este estudio es evaluar el efecto de la edad de abandono, la autocorrelación espacial, la estructura del paisaje y las características fisicoquímicas del suelo sobre la estructura de la vegetación en dos bosques tropicales secos en la península de Yucatán, cuyas diferencias más importantes son la cantidad de precipitación total anual y el tipo de suelo. Con base en lo anterior, se plantea conocer si los factores que dirigen la estructura de la vegetación son los mismos entre árboles de talla pequeña y grande y en ambos tipos de bosque. Si así fuera, las acciones de manejo y conservación de los recursos forestales que se puedan proponer podrían ser similares en ambas zonas de estudio.

## **MATERIALES Y MÉTODOS.**

### **Zona de estudio 1: BTS subcaducifolio**

La primera zona es un paisaje que abarca 22 x 16 km que se encuentra al sur de Ticul, Yucatán, México (Figura 3). El clima es tropical, cálido, con lluvias en verano y una estación seca de noviembre a abril. La temperatura media anual es aproximadamente 26°

C y la precipitación media anual oscila entre 1000 y 1200 mm, concentradas entre junio y octubre. El paisaje está formado por colinas de piedra caliza del cenozoico con pendiente moderada alternando con áreas planas, con elevaciones que varían desde 60 hasta 190 msnm. Los suelos son predominantemente rendzinas cársticas, luvisoles y nitisoles, aunque también hay presencia de litosoles y cambisoles (Bautista *et al.*, 2003). El paisaje está dominado por bosques tropicales subcaducifolios secos de diferentes edades de abandono tras agricultura de rosa-tumba y quema. El bosque tiene una altura del dosel relativamente baja (8 – 13 m) con pocos árboles prominentes (Hernández-Stefanoni *et al.*, 2011).



**Figura 3.** Mapa de ubicación de las zonas de estudio en la Península de Yucatán, México. SubP: BTS subperennifolio, SubC: BTS subcaducifolio.

### **Zona de estudio 2: BTS subperennifolio**

Se encuentra en la porción centro de la península de Yucatán, en el municipio de José María Morelos, Quintana Roo, México (Figura 3). El clima es tropical, cálido subhúmedo (tipo Aw) con un periodo de sequía, cuya temperatura media anual es de 26° C y el

periodo más cálido se encuentra entre julio y agosto con 29° C. La precipitación anual oscila entre 1100 y 1400 mm, concentrándose en el periodo de junio a octubre, mientras que la temporada seca ocurre entre diciembre y abril. Los suelos predominantes son leptosoles líticos y rendzicos, vertisoles gléycos y luvisoles crómicos (Tello-Teracena, 2011). La mayor parte del área está cubierta por BTS subperennifolio en diferentes etapas de sucesión secundaria y por selva baja inundada o con inundaciones intermitentes. El BTS subperennifolio tiene 2 o 3 estratos que consisten en árboles, arbustos y lianas, y su dosel alcanza entre 15 – 25 m de altura. En este tipo de vegetación se han encontrado bosques en edades de sucesión menor a 3 años, de 4 a 10 años, de 11 a 19 años y de 20-60 años.

### **Mapas de cobertura del suelo**

Se generaron 2 mapas de coberturas del suelo, el primero es del paisaje que se ubica en el estado de Yucatán y corresponde al BTS subcaducifolio. El procedimiento se describe a continuación:

La clasificación supervisada se generó con el software IDRISI Kilimanjaro, (Clark Labs. Massachussets, EE. UU.). Se utilizó una imagen de satélite SPOT5 de enero de 2005 que cuenta con un intervalo espectral de cuatro bandas: B1 (verde): 0.50 – 0.59  $\mu\text{m}$ , B2 (roja): 0.61 – 0.68  $\mu\text{m}$ , B3 (infrarrojo cercano): 0.78 – 0.89  $\mu\text{m}$  y B4 (infrarrojo de onda corta): 1.58 – 1.75  $\mu\text{m}$ . Combinando las bandas se generó una imagen compuesta de falso color, sobre la que se digitalizaron los sitios de entrenamiento que se utilizaron para identificar y georreferenciar las zonas representativas de cada tipo de cobertura propuesta para la clasificación. Los sitios de entrenamiento se seleccionaron previamente mediante recorridos en la zona de estudio.

Se identificaron las siguientes coberturas: zona urbana, zona de cultivos/pastizales y vegetación. Esta última fue dividida en cuatro clases dependiendo de su edad de abandono y de la topografía: vegetación de 3 a 8 años de abandono después del último cultivo (C1); vegetación de 9 a 15 años (C2); vegetación mayor de 15 años en zonas planas (C3); vegetación mayor de 15 años en zonas en cerros (C4).

Se utilizaron las bandas 2, 3 y 4 para la caracterización estadística de las firmas

espectrales de cada clase y el algoritmo de máxima verosimilitud para la clasificación de la imagen. Se seleccionaron sitios de referencia para su verificación en campo y para evaluar la precisión de la clasificación mediante el porcentaje total de píxeles correctamente clasificados. Finalmente, se aplicó un filtro de mediana de 3 x 3 para reducir el moteado en la imagen y homogenizar las clases de vegetación.

El segundo mapa de coberturas, que pertenece al paisaje de BTS subperennifolio y se encuentra en el estado de Quintana Roo, se generó de la siguiente forma:

La clasificación supervisada de esta zona de estudio se realizó con el software ERDAS IMAGINE versión 10 (Intergraph, Alabama, EE. UU.). Se utilizó una imagen SPOT5 del mes de enero de 2010, la cual cuenta con las mismas características espectrales que la mencionada anteriormente. Se generó una imagen compuesta de falso color sobre la cual se digitalizaron los sitios de entrenamiento de las zonas representativas de cada tipo de cobertura. Dichos sitios de entrenamiento se eligieron en recorridos de campo en la zona de estudio.

Para la clasificación se tomaron en cuenta las siguientes coberturas: zonas urbanas, áreas de uso agropecuario, pastizales inundables, sascaberas, cuerpos de agua y vegetación secundaria, dentro de esta última cobertura se identificaron 4 clases de acuerdo a su edad de abandono después del último cultivo: de 0 a 4 años de abandono (C1); de 5 a 10 años (C2); de 11 a 19 años (C3); más de 20 años de abandono (C4).

Se utilizaron las bandas 2, 3 y 4 para la caracterización estadística de las firmas espectrales de cada clase y el algoritmo de máxima verosimilitud para la clasificación de la imagen. Se seleccionaron sitios de referencia mediante imágenes satelitales y se realizaron posteriores salidas al campo, con la finalidad de evaluar la precisión de la clasificación utilizando el porcentaje total de píxeles correctamente clasificados y la aplicación del índice de Kappa.

### **Muestreo de la vegetación**

Se realizaron dos levantamientos de información en campo durante la estación de lluvias en los años 2008 y 2009 para la zona de estudio 1. Con la ayuda del mapa de coberturas se eligieron 23 unidades de paisaje con diferente grado de fragmentación, dentro de cada

paisaje se seleccionaron 12 sitios siguiendo un diseño estratificado aleatorio considerando las 4 clases de cobertura vegetal, para un total de 276 sitios de muestreo.

En la zona de estudio 2, el levantamiento de información en campo se realizó durante la estación de lluvias en los años 2010 y 2011. Debido a la dificultad para acceder a los sitios de muestreo el diseño de muestreo no fue igual que en la zona de estudio 1; sin embargo, mediante un muestreo aleatorio, se consideraron alrededor de 18 sitios de muestreo por cada una de las clases de cobertura vegetal propuestas para el mapa de coberturas. De esta forma se seleccionó un total de 67 sitios de muestreo.

Cada sitio de muestreo, en ambas zonas de estudio, consistió en una parcela circular de 200 m<sup>2</sup> en la que se midieron todas las plantas leñosas con diámetro a la altura del pecho (DAP) mayor a 5 cm y una parcela circular concéntrica más pequeña de 50 m<sup>2</sup>, dentro de la cual fueron medidas todas las plantas leñosas de 1 a 5 cm de DAP. De cada planta se registró la identidad taxonómica, el número de tallos, el diámetro (cm) de cada uno de ellos y la altura (m). Se cuantificó la cantidad de individuos de todas las especies leñosas dentro de cada parcela circular, así como el total por sitio muestreado. La edad de sucesión de los sitios de muestreo se estimó con entrevistas realizadas a los dueños de los terrenos o gente que los conociera, quienes indicaron la cantidad de años de abandono que tienen sus terrenos después del último cultivo. La información obtenida se utilizó para generar una base de datos para cada zona de estudio. Para cada sitio de muestreo se consideraron las siguientes variables: abundancia (individuos por unidad de muestreo), altura promedio de los árboles (metros), área basal (metros cuadrados por hectárea) y densidad de especies (número de especies por área muestreada: 200 m<sup>2</sup>). Los datos de cada variable se separaron en tres categorías de tamaño: talla pequeña o juveniles, de 1 a 5 cm de DAP; talla grande o adultos, mayores a 5 cm de DAP; todos, el total de plantas juveniles y adultas.

### **Características del suelo**

En ambas zonas de estudio se tomaron 3 muestras de suelo a una profundidad de 5 a 10 cm en cada sitio de muestreo. Las tres muestras de cada sitio se secaron durante 48 horas, se combinaron hasta homogenizarlas y se tamizaron para quitar ramas, raíces y piedras. Posteriormente, a las muestras de suelo de cada sitio se les realizaron los

siguientes análisis fisicoquímicos: pH en agua, conductividad eléctrica (CE,  $\text{dSm}^{-1}$ ), nitrógeno total (% N), fósforo disponible ( $\text{mg}\cdot\text{kg}^{-1}$  P), potasio intercambiable ( $\text{cmol}\cdot\text{kg}^{-1}$  K), sodio ( $\text{cmol}\cdot\text{kg}^{-1}$  Na), magnesio ( $\text{cmol}\cdot\text{kg}^{-1}$  Mg), calcio ( $\text{cmol}\cdot\text{kg}^{-1}$  Ca), materia orgánica del suelo (% MO), textura (% arcilla, limo, arena) y capacidad de intercambio catiónico ( $\text{cmol}\cdot\text{kg}^{-1}$  CIC).

### Métricas e índices del paisaje

Con el objetivo de cuantificar la configuración del paisaje, se utilizó la clasificación de las zonas de estudio 1 y 2 para calcular varias métricas e índices de la estructura y composición del paisaje utilizando el programa FRAGSTATS versión 3.3 (McGarigal, 2013). Se eligieron ocho índices que han probado ser variables que se asocian a los cambios en la biomasa y la riqueza de especies de plantas en otros estudios (Hernández-Stefanoni *et al.* 2011; Hernández-Stefanoni, 2006).

1. *Porcentaje de tierra* (PLAND). Es una medida de la composición del paisaje, específicamente describe el porcentaje que ocupa un tipo de cobertura en particular en el área indicada. Unidad: porcentaje.
2. *Densidad de fragmentos* (PD). Expresa el número de fragmentos que hay en una unidad de área, lo que facilita comparaciones entre paisajes de diversos tamaños. Unidad: Cantidad por cien hectáreas.

Las dos métricas anteriores pueden utilizarse como indicadores de la fragmentación y pérdida de hábitat, así como de la continuidad y/o conectividad de las especies o procesos dentro y entre fragmentos.

3. *Densidad del borde* (ED). Estandariza el borde a una unidad de área base que facilita las comparaciones entre paisajes de diferentes tamaños. Unidad: metros por hectárea.
4. *Índice de contraste de borde* (TECI). Cuantifica el contraste de borde como un porcentaje del máximo posible. No distingue entre parches, lo cuantifica como un todo. Unidad: porcentaje.
5. *Índice de forma* (SHAPE). Mide la complejidad de la forma del fragmento comparándola con una figura estándar (cuadrado) del mismo tamaño. Si SHAPE = 1,

regular; si  $\geq 1$  (sin límite) la forma es más irregular.

Las tres métricas anteriores están relacionadas al efecto de borde de los fragmentos, que ocasiona diferencias en la intensidad y calidad de viento y luz que llega a un fragmento, lo que altera sus microclimas y tasas de disturbio.

6. *Índice de proximidad* (PROX). Mide el grado de aislamiento de los fragmentos y el grado de fragmentación de la clase con sus vecinos de la misma clase (índice desarrollado por Gustafson y Parker, 1992).
7. *Índice de similitud* (SIMI). Cuantifica el contexto espacial de un fragmento con relación a sus vecinos de la misma clase o una similar, dentro de un radio de búsqueda específico. De tal forma que el valor del índice será mayor mientras mayor similitud encuentre en el paisaje (este índice es una modificación del de proximidad).
8. *Distancia euclidiana del vecino más cercano* (ENN). Es la distancia más corta en línea recta entre un fragmento y sus vecinos más cercanos de la misma clase.

Las tres métricas anteriores describen la continuidad y agregación de los fragmentos contiguos (hábitat). Una determinada clase de fragmentos que se encuentre aislada debido a su reducción-fragmentación puede ocasionar la reducción de la cantidad, calidad y conectividad de los procesos y funciones ecológicas del hábitat (McGarigal *et al.*, 2002).

Estas métricas se calcularon a nivel de clase mediante la utilización de una ventana en movimiento (*moving window*) para calcular sus valores en toda el área de estudio con un radio de 564.18 m, de tal manera que el área de la ventana cubrió 1 km<sup>2</sup>. El método de ventana en movimiento analiza celda por celda a lo largo y ancho del mapa de coberturas (en formato *grid*) en un radio dado, de tal manera que las métricas seleccionadas son calculadas para cada celda.

### **Variables espaciales**

Se generó un conjunto de variables espaciales a partir de las coordenadas geográficas de los sitios de muestreo utilizando un análisis de coordenadas principales de matrices vecinas (PCNM, por sus siglas en inglés). El procedimiento de este análisis comienza con la construcción de una matriz de distancias euclidianas entre los sitios de muestreo.

Después, esta matriz es seccionada a partir de la distancia más larga encontrada en la cadena de conexiones primarias o dicho de otra manera, sobre la distancia más pequeña que mantiene a todos los sitios conectados. La parte que se seccionó se llena con un valor grande y arbitrario de distancia. Finalmente, se realiza el análisis de coordenadas principales de la matriz y se mantienen sólo las variables con eigenvalores positivos, también llamados vectores de PCNM (Borcard *et al.* 2004). Estas son las variables espaciales que se utilizarán en análisis posteriores.

### **Comparación de la estructura de la vegetación entre clases de abandono**

En ambas zonas de estudio, la estructura de la vegetación se comparó entre las clases de edad de abandono que fueron generadas en la clasificación supervisada para conocer si había diferencias entre ellas. Debido a que se ha documentado que la estructura de la vegetación puede mostrar variabilidad dependiendo del tamaño de las plantas (Guariguata *et al.*, 1997), los datos fueron analizados en diferentes categorías de tamaño: individuos menores a 5 cm DAP (juveniles), individuos mayores a 5 cm de DAP (adultos) y el total de los datos. Se realizaron análisis de varianza (ANOVA) de una vía para buscar diferencias en los atributos de la vegetación (altura, área basal, abundancia y densidad de especies, como variables respuesta) entre las diferentes clases de vegetación. Previamente, se comprobó que los datos cumplieran las condiciones de validez de normalidad y homocedasticidad. Por último, se analizaron las medias de los grupos con una prueba *post-hoc* de Scheffé para encontrar las clases de vegetación en las que hubo diferencias.

### **Comparación de la estructura de la vegetación de las dos zonas de estudio: bts subcaducifolio vs subperennifolio**

Los datos de la estructura de la vegetación del BTS subcaducifolio fueron comparados con los del bosque subperennifolio; sin embargo, los tipos de cobertura vegetal que se definieron para cada zona de estudio no son directamente comparables debido a que representan categorías con diferentes intervalos de edad de abandono y características particulares del terreno. Para poder realizar esta comparación, los datos de los sitios muestreados de ambos tipos de bosques fueron reagrupados en cuatro categorías de acuerdo con su edad de abandono. La primera categoría (C1) corresponde a un intervalo

de 0 a 5 años de abandono, la segunda (C2) incluye a los sitios con edades de abandono que van de 6 a 15 años, la tercera (C3) contiene a los sitios de 16 a 25 años y, por último, la cuarta categoría (C4) que corresponde a los sitios de más de 25 años de abandono.

Las comparaciones fueron hechas dentro de las siguientes categorías de tamaño: individuos menores a 5 cm DAP (juveniles), individuos mayores a 5 cm de DAP (adultos) y el total de los datos. Se comprobó la normalidad y homogeneidad de varianza de los datos. Se llevó a cabo un análisis de varianza bifactorial en el que las variables respuesta fueron los cuatro atributos de la estructura de la vegetación (abundancia, altura, área basal y densidad de especies) y los factores fueron el tipo de BTS (subcaducifolio ó subperenifolio), las cuatro clases de edad de abandono y las categorías de tamaño en que fueron divididos los individuos muestreados. Seguido a esto se aplicó una prueba *post hoc* de Tukey para localizar las diferencias entre los tipos de BTS.

### **Partición de la variación**

Este análisis mide la importancia relativa de un grupo de variables predictivas que explican la variación de las variables respuesta de interés. Sin embargo, aunque puede llegar a medir cuantitativamente la importancia que la combinación de variables ocasiona sobre la variación, no necesariamente indica relaciones causales entre las variables respuesta y los componentes que ocasionan dicha variación (Anderson y Gribble, 1998).

El efecto de los factores sobre la estructura de la vegetación fue calculado utilizando análisis de regresión lineal, con ellos se realizó la partición de la variación de los atributos de la vegetación (altura, área basal, abundancia y densidad de especies) en componentes independientes de la varianza, según el procedimiento de Borcard *et al.* (2004) y Hernández-Stefanoni *et al.* (2011). Para realizar lo anterior, se organizaron tres grupos de variables predictivas (independientes): el primero se refiere a la edad de abandono de los sitios de muestreo, cuya unidad de medida fue en años. El segundo grupo corresponde a las variables ambientales, por lo que engloba a las características fisicoquímicas del suelo (MO, pH, P, N, K, Na, Mg, Ca, CIC, CE, % limo, %arena, %arcilla) y a la estructura del paisaje (las métricas e índices que fueron calculadas a partir del programa FRAGSTATS: PD, PLAND, ED, SHAPE, TECI, ENN, PROX, SIMI). Por último, el tercer grupo se refiere a las variables espaciales e incluye a los vectores generados por el análisis de PCNM

(vectores 1 a 34). De cada grupo de variables predictivas, se eligieron las que tuvieran mayor importancia y que no estuvieran correlacionadas entre sí. Para ello se realizó un análisis de regresión paso a paso con el método de selección hacia delante (*forward selection*) para cada atributo de la vegetación en cada categoría de tamaño utilizando el programa SPSS versión 13 (Cuadro 3).

**Cuadro 3.** Variables utilizadas para generar los modelos de regresión lineal múltiple en cada zona de estudio.

Variables predictivas									
Ambientales			Espaciales				Temporal		
Zona 1		Zona 2		Zona 1		Zona 2		Zona 1	Zona 2
pH	PD	MO	PLAND	V1	V13	V1	V9	Edad de abandono	
CE	PLAND	N	ED	V2	V17	V3	V11		
% limo	ED	P	TECI	V3	V18	V4	V12		
% arena	SHAPE	Na	PROX	V4	V21	V6	V13		
K	TECI	Ca		V5	V22	V7	V15		
P	SIMI	% arena		V6	V23				
CIC		% limo		V7	V33				
N		% arcilla		V12	V34				

PD: densidad de fragmentos, PROX: índice de proximidad, PLAND: tamaño del fragmento, ED: densidad de borde, SHAPE: índice de forma, TECI: índice de contraste de borde, SIMI: índice de similitud, CE: conductividad eléctrica, K: potasio, P: fósforo, CIC: capacidad de intercambio catiónico, N: nitrógeni, MO: materia orgánica, Na: sodio, Ca: calcio, V1 a V34: variables espaciales.

Con un análisis de regresión lineal múltiple se calculó el porcentaje de variación total que, en conjunto, explican los tres grupos de variables predictivas (ambiente, tiempo y espacio). Posteriormente, fue descompuesta en siete fracciones: las tres primeras corresponden a cada grupo de variables:  $F_{\text{ambiente}}$ ,  $F_{\text{tiempo}}$  y  $F_{\text{espacio}}$ ; las tres fracciones siguientes se calcularon a partir de regresiones lineales múltiples en las que se incluyeron las siguientes combinaciones de grupos de variables:  $F_{\text{ambiente+tiempo}}$ ,  $F_{\text{tiempo+espacio}}$  y

$F_{\text{espacio+ambiente}}$ ; y la última fracción incluye el efecto compartido de los tres grupos de variables ( $F_{\text{compartida}}$ ). El valor de cada una de las fracciones fue calculado en función de los valores de  $R^2$  que arrojaron los modelos de regresión y fue calculada de la siguiente manera (Figura 4):

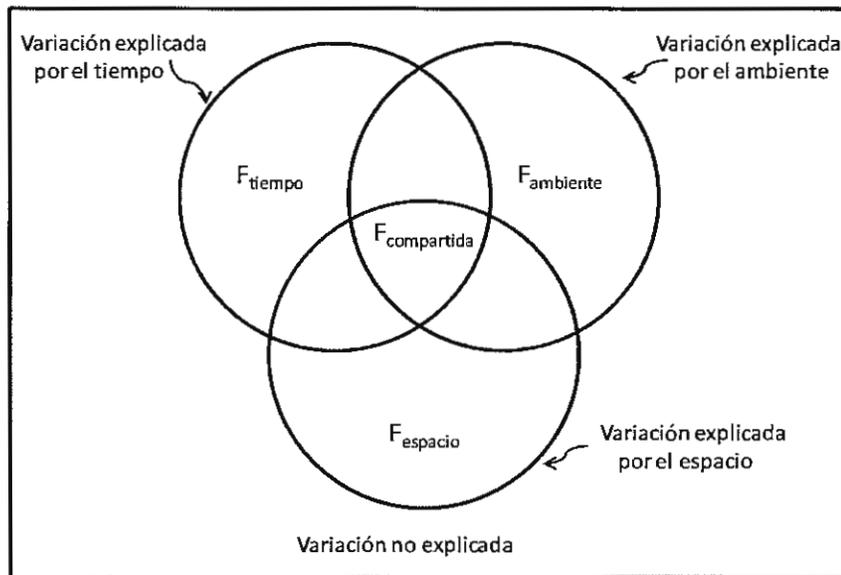
$$F_{\text{ambiente}} = R^2_{\text{ambiente+espacio+tiempo}} - R^2_{\text{espacio+tiempo}}$$

$$F_{\text{tiempo}} = R^2_{\text{ambiente+espacio+tiempo}} - R^2_{\text{ambiente+espacio}}$$

$$F_{\text{espacio}} = R^2_{\text{ambiente+espacio+tiempo}} - R^2_{\text{ambiente+tiempo}}$$

$$F_{\text{compartida}} = R^2_{\text{ambiente+espacio+tiempo}} - R^2_{\text{ambiente}} - R^2_{\text{tiempo}} - R^2_{\text{espacio}}$$

El análisis de partición de la variación se realizó en las dos zonas de estudio, considerando los cuatro atributos de la estructura de la vegetación y sus correspondientes categorías de tamaño.



**Figura 4.** Diagrama de Venn. Representa la partición de la variación de una variable respuesta (atributos de la estructura) ante tres variables explicativas (edad de abandono, estructura del paisaje y autocorrelación espacial). El cuadro negro representa la variación total. Tomado de Hernández-Stefanoni *et al.* (2011).

## RESULTADOS

### Mapa de coberturas de la zona 1

En la zona de estudio 1, que corresponde al BTS subcaducifolio de Yucatán, se encontraron 204 especies de plantas leñosas que pertenecen a 52 familias. La vegetación cubre casi la totalidad del paisaje. La vegetación que es mayor a 15 años de edad de abandono (clases 3 y 4), cubre alrededor del 60% y la más joven un 35%, la cual se distribuye de manera más o menos homogénea, ya que es posible distinguir grandes áreas forestales que incluyen los diferentes tipos de coberturas vegetales (Cuadro 4). La cobertura que representa actividades humanas (zonas urbanas, agricultura y pastizales) corresponde solamente al 5% del total del área y se encuentra dispersa en fragmentos pequeños alrededor de las zonas urbanas (Figura 5). Este mapa tuvo una precisión global de 75.6% y una precisión con el índice de Kappa de 0.7.

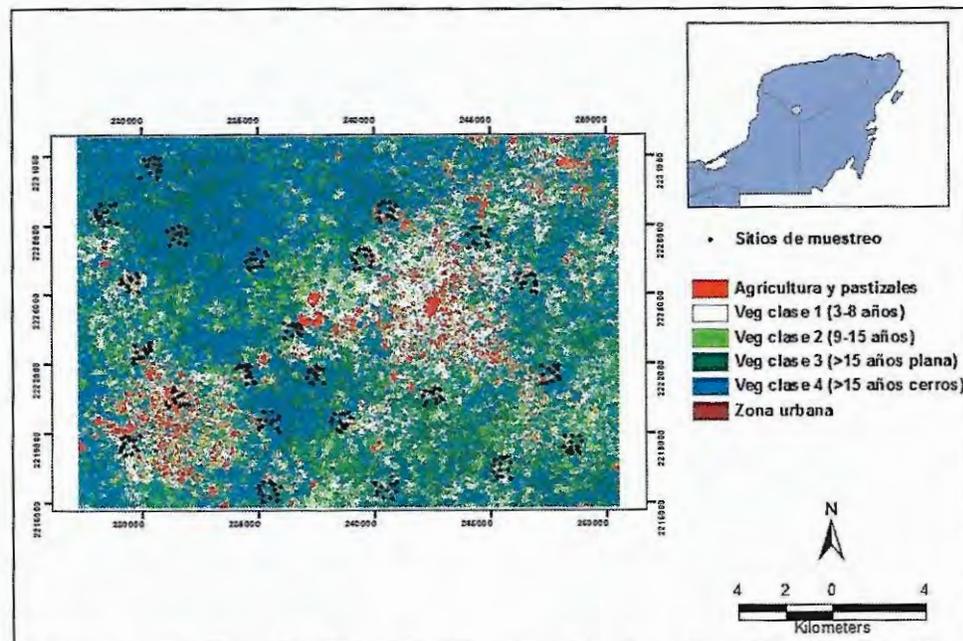
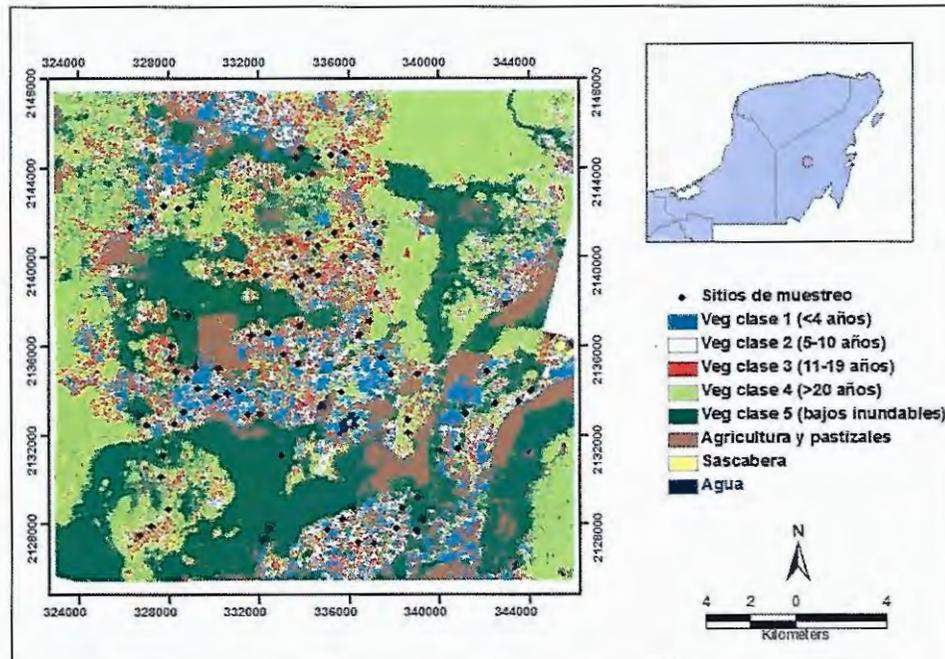


Figura 5. Mapa de coberturas de la zona de estudio 1, ubicada en el estado de Yucatán.

**Mapa de coberturas de la zona 2**

En la zona de estudio 2, que representa al BTS subperennifolio, se encontraron 251 especies correspondientes a 57 familias. El porcentaje de área que corresponde a las actividades humanas es mayor que en el bosque de Yucatán, ya que cubre el 12% de la superficie total del paisaje. En esta zona de estudio la cobertura de la vegetación es menor que en la anterior, abarca 87% del total (Cuadro 4). En este paisaje podemos encontrar dos tipos de vegetación, por un lado, el BTS subperennifolio que fue dividido en diferentes categorías de edad de abandono, y por otro, la selva baja inundable, que también ha sido modificada para su uso agrícola y ganadero y se encuentra en sucesión. De la clasificación realizada en esta zona de estudio destaca que, a diferencia de la zona 1, las clases de vegetación están dispuestas de manera heterogénea, es decir, que se pueden distinguir grandes fragmentos o agrupaciones de fragmentos tanto de vegetación como de zonas agrícolas y pastizales (Figura 6). Este mapa tuvo una precisión global de 75% y con el índice de Kappa fue de 0.71.



**Figura 6.** Mapa de coberturas de la zona de estudio 2 ubicada en el estado de Quintana Roo.

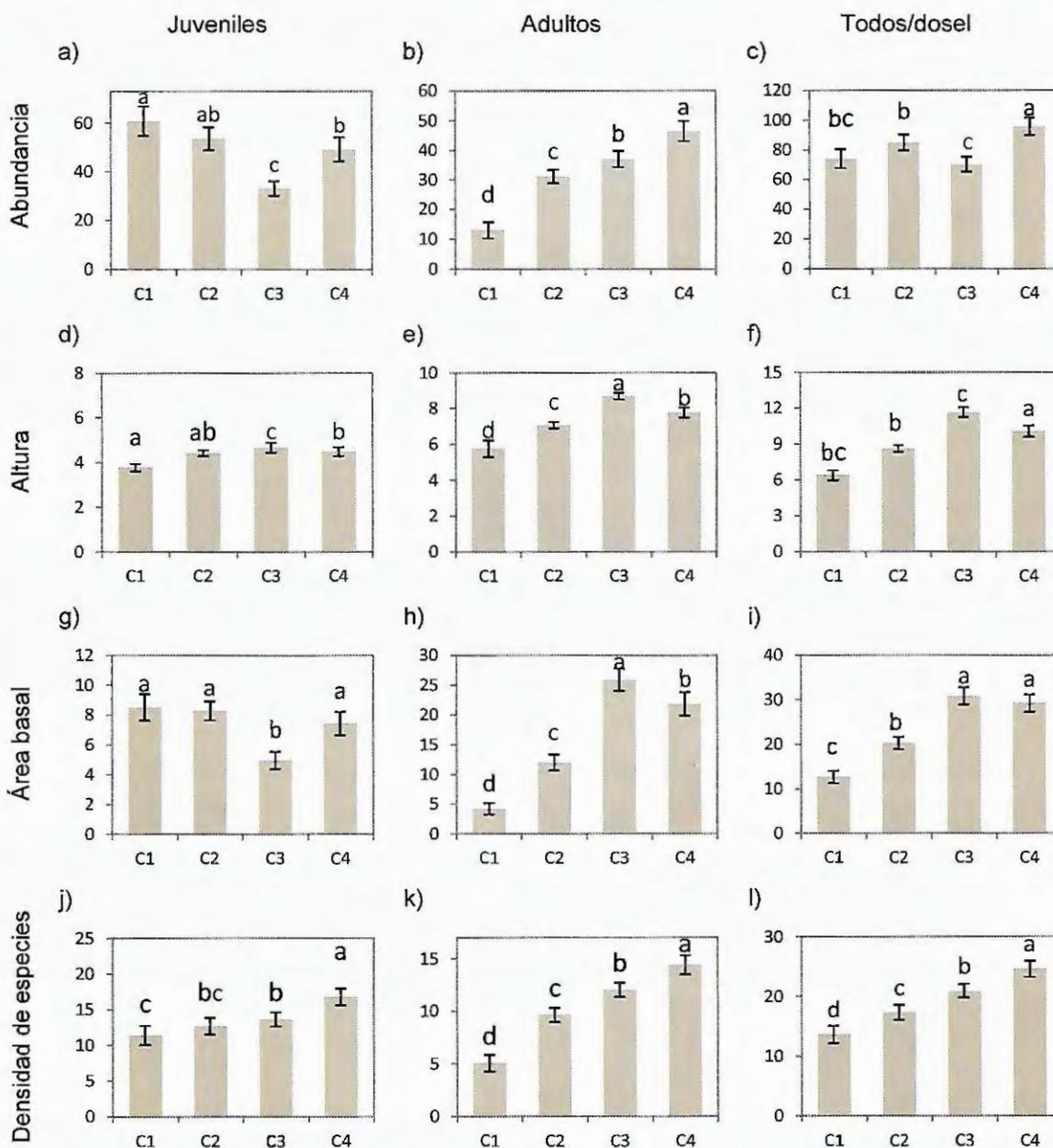
**Cuadro 4.** Tipos de cobertura y porcentaje de superficie de los BTS subcaducifolio y subperennifolio de las zonas de estudio.

Tipo de cobertura	Superficie cubierta (ha)		Porcentaje cubierto	
	SubC	SubP	SubC	SubP
Vegetación	35,597	43,987.1	95.3	87.5
Clase 1	6,751.9	3,148.3	18.1	6.3
Clase 2	6,455.5	3,917.2	17.3	7.8
Clase 3	11,743.6	4,610.3	31.5	9.2
Clase 4	10,556.6	15,718.4	28.3	31.3
Bajos inundables	0	16,592.9		33.0
Antropogénica	1,735	6,209.6	4.7	12.3
Agua	0	94.6	0	0.2

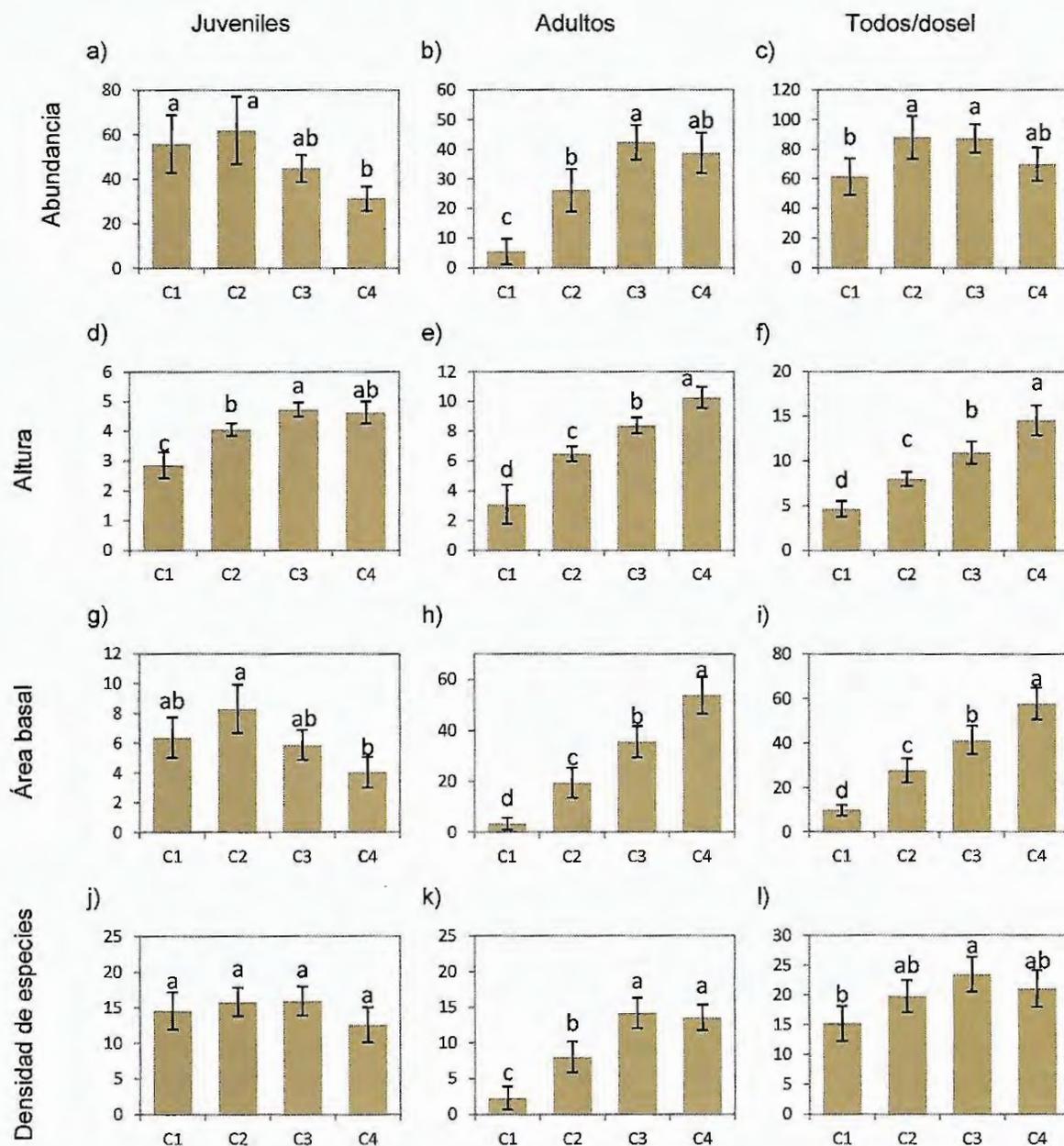
SubC: bosque tropical seco subcaducifolio, SubP: bosque tropical subperennifolio.

### Patrones de sucesión

En la vegetación de la zona de estudio 1, la altura, el área basal y la densidad de especies tienden a aumentar conforme lo hace la edad de abandono ( $F_{[3,275]} = 85, P < 0.001$ ,  $F_{[3,275]} = 128.6, P < 0.001$  y  $F_{[3,275]} = 90.9, P < 0.001$ , respectivamente). Sin embargo, el área basal y la densidad de especies de las plantas juveniles no se ajustan a ese patrón, ya que el área basal disminuye conforme lo hace la edad de abandono ( $F_{[3,275]} = 24.8, P < 0.001$ ) y la densidad de especies no evidencia una tendencia o patrón claro. La abundancia, por otro lado, tiene diferentes patrones en cada categoría de tamaño: entre individuos juveniles tiende a disminuir y entre adultos a aumentar a lo largo de la edad de abandono ( $F_{[3,275]} = 28.3, P < 0.001$  y  $F_{[3,275]} = 79.223, P < 0.001$ , respectivamente), cuando se analizan todos los datos no se encontró un patrón de sucesión claro. Todos estos patrones ocurren de la misma forma en el bosque tropical subperennifolio.



**Figura 7.** Atributos de la estructura entre clases de vegetación del BTS subcaducifolio en cada categoría de tamaño. C1: vegetación de 3 a 8 años de abandono, C2: de 9 a 15 años, C3: más de 15 años en zonas planas, C4: más de 15 años en cerros. Juveniles: DAP <5 cm, Adultos: DAP >5 cm, Todos: Juveniles y Adultos. Las barras representan los valores de la media y los intervalos de confianza  $\pm 2$  E.S. Letras diferentes significan diferencias significativas de acuerdo a la prueba de Scheffé ( $p < 0.05$ ).



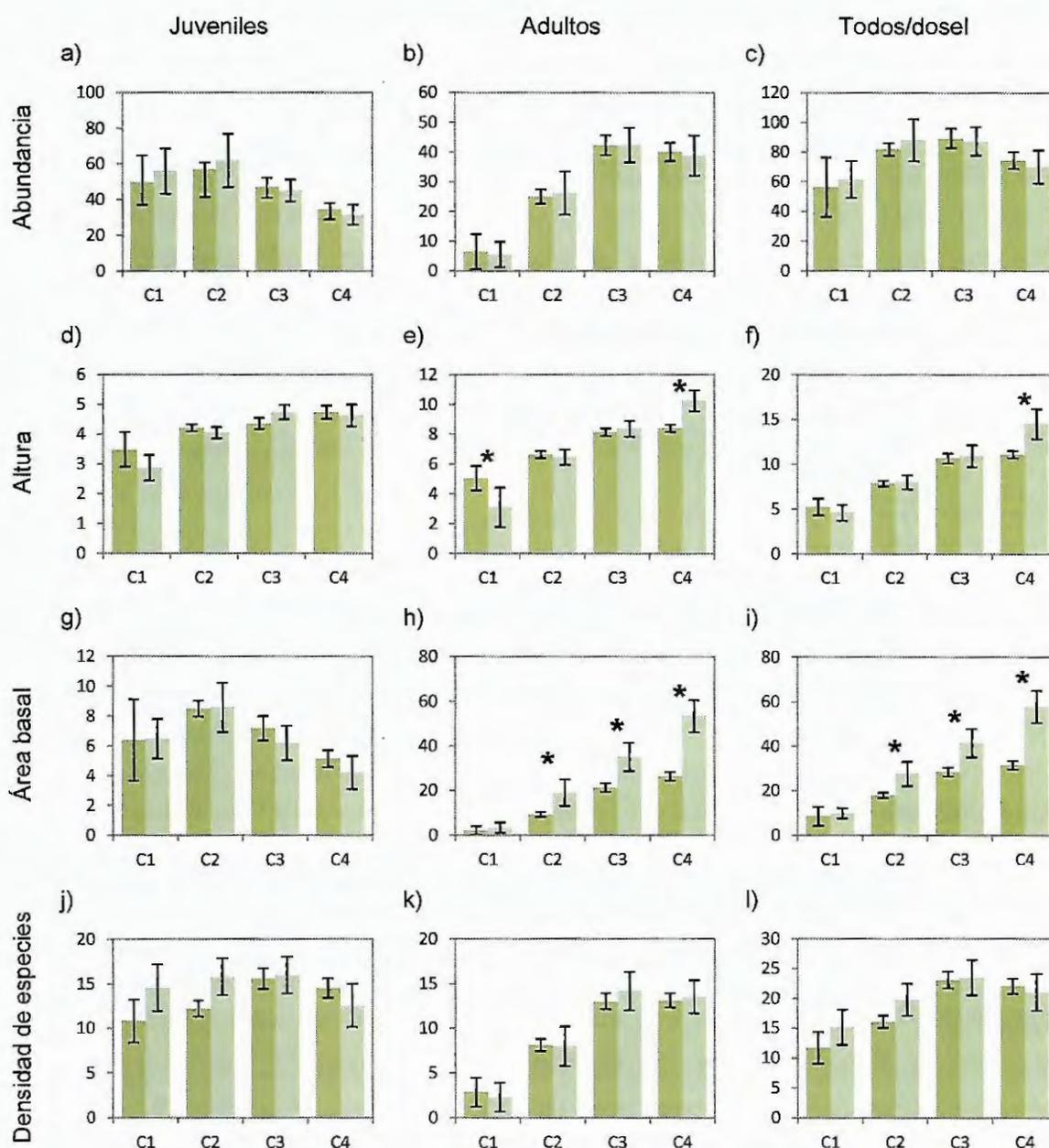
**Figura 8.** Atributos de la estructura entre clases de vegetación del BTS subperennifolio en cada categoría de tamaño. C1: vegetación menor de 4 años de abandono, C2: de 5 a 10 años, C3: de 11 a 19 años, C4: más de 20 años. Juveniles: DAP < 5 cm, Adultos: DAP > 5 cm, Todos: Juveniles y Adultos. Las barras representan los valores de la media y los intervalos de confianza  $\pm 2$  E.S. Letras diferentes significan diferencias significativas de acuerdo a la prueba de Scheffé ( $p < 0.05$ ).

La estructura de la vegetación del BTS subperennifolio (zona de estudio 2) tiene patrones muy similares a los del BTS subcaducifolio. A lo largo del tiempo de abandono la altura, el área basal, la densidad de especies y la abundancia de los árboles adultos tienden a aumentar ( $F_{[3,66]} = 61.6, P < 0.05, F_{[3,66]} = 41.5, P < 0.001, F_{[3,66]} = 24.4, P < 0.001$  y  $F_{[3,66]} = 21.2, P < 0.001$ , respectivamente). Sin embargo, las plantas juveniles muestran patrones diferentes: por un lado, la densidad de especies no es significativamente diferente en ninguna de las categorías de abandono ( $F_{[3,66]} = 2.107, P > 0.05$ ), hay alrededor de 13 especies en cada una. Y por el otro, la abundancia y área basal de los árboles juveniles son mayores en las etapas de recién abandono que en las más viejas ( $F_{[3,66]} = 7.942, P < 0.001$  y  $F_{[3,66]} = 8.149, P < 0.001$ , respectivamente), es decir, disminuyen con el tiempo.

### **Estructura de la vegetación de los dos tipos de BTS**

Las comparaciones entre los dos tipos de vegetación fueron realizadas utilizando las mismas cuatro clases de abandono para ambos tipos de BTS (C1: 0 a 5 años de abandono, C2: 6 a 15 años, C3: 16 a 25 años, C4: más de 25 años). Se utilizaron 276 sitios de muestreo del BTS subcaducifolio y 67 sitios de la zona del BTS subperennifolio. Cada clase de edad de abandono tuvo diferente cantidad de sitios de muestreo en cada tipo de vegetación, en Yucatán C1 – 7 sitios, C2 – 121, C3 – 63 y C4 – 84; en Quintana Roo C1 – 11 sitios, C2 – 17, C3 – 19 y C4 – 20.

La altura y el área basal fueron los atributos que mostraron diferencias significativas entre ambos tipos de vegetación. En cuanto a la altura de los árboles adultos, las diferencias significativas entre ambos tipos de bosque se encontraron en los sitios que tenían menos de 5 años de abandono, donde fue mayor en el BTS subcaducifolio, y en los que tuvieron más de 25 años, donde fue mayor en el BTS subperennifolio ( $F_{[3,341]} = 13.9, P < 0.001$ , figura 9e). La altura del dosel también fue mayor en los sitios de muestreo del BTS subperennifolio con edades de abandono mayor a los 25 años ( $F_{[3,341]} = 9.6, P < 0.001$ , figura 9f). Por otro lado, no se observan diferencias significativas en la altura de los árboles juveniles entre ambos tipos de bosque ( $F_{[3,341]} = 2.4, P > 0.05$ ).



**Figura 9.** Comparación de los atributos de la estructura de la vegetación del BTS subcaducifolio (barras de color oscuro) con el BTS subperennifolio (barras de color claro) en cada categoría de tamaño, mediante un ANOVA bifactorial. C1: vegetación menor de 5 años de abandono, C2: de 6 a 15 años, C3: de 16 a 25 años, C4: más de 25 años. Las barras representan los valores de la media y los intervalos de confianza  $\pm 2$  E.S. Los asteriscos muestran diferencias significativas entre tipos de bosque con la prueba de HSD de Tukey ( $p < 0.05$ ).

A partir de la categoría C2 el área basal de las plantas del BTS subperennifolio fue mayor que en el caducifolio (C2, C3 y C4,  $F_{[3,341]} = 16.2$ ,  $P < 0.001$ , figura 9h) y cuando se analizaron todos los datos ( $F_{[3,341]} = 14.4$ ,  $P < 0.001$ , figura 9i). No se encontraron diferencias significativas en la abundancia y densidad de especies en ninguna de las categorías de tamaño ni al analizar la totalidad de los datos (Figura 9a – 9c y 9j – 9l).

### **Partición de la variación de la estructura de la vegetación**

En el BTS subcaducifolio, las variables ambientales, espaciales y temporales que se propusieron, explicaron más del 50% de la variación total de la altura y el área basal de todos los individuos y de los adultos, así como la densidad de especies de las plantas adultas (Figura 10d – 10i, 10k). Por otro lado, la variación total de la estructura de las plantas juveniles, la abundancia y la densidad de especies de árboles adultos explicada por las variables predictivas fue menor del 50% (Figura 10a – 10c y 10j – 10l).

En el BTS subperennifolio, los modelos explicaron más del 50% de la variación total del área basal en cada categoría de tamaño, de la altura de todos los individuos y de los adultos (Figura 11d – 11i). La variación total de la abundancia y la densidad de especies explicada por las variables propuestas fue menor de 50%.

Al analizar todos los individuos, se encontró que la abundancia de las plantas del BTS subcaducifolio y del subperennifolio está influenciada por la autocorrelación espacial y por el ambiente (nutrientes del suelo y estructura del paisaje), respectivamente. Esto cambia cuando se analizan los datos por categorías de tamaño: el efecto combinado de los tres grupos de variables explicativas tiene mayor influencia en los juveniles y adultos de ambas zonas; sin embargo, hay otras variables que tienen un efecto secundario, aislado y menos importante sobre la abundancia de los árboles juveniles y adultos (Cuadro 5).

Las variables que resultaron más importantes para explicar la altura de los dos BTS, fueron las variables ambientales, sobre todo las que tienen que ver con la estructura del paisaje y el efecto de borde (ED, PD, PLAND) y la estructura del suelo. Los árboles juveniles del BTS subcaducifolio salen de este patrón, ya que la autocorrelación espacial explica su variación con mayor importancia (Cuadro 5).

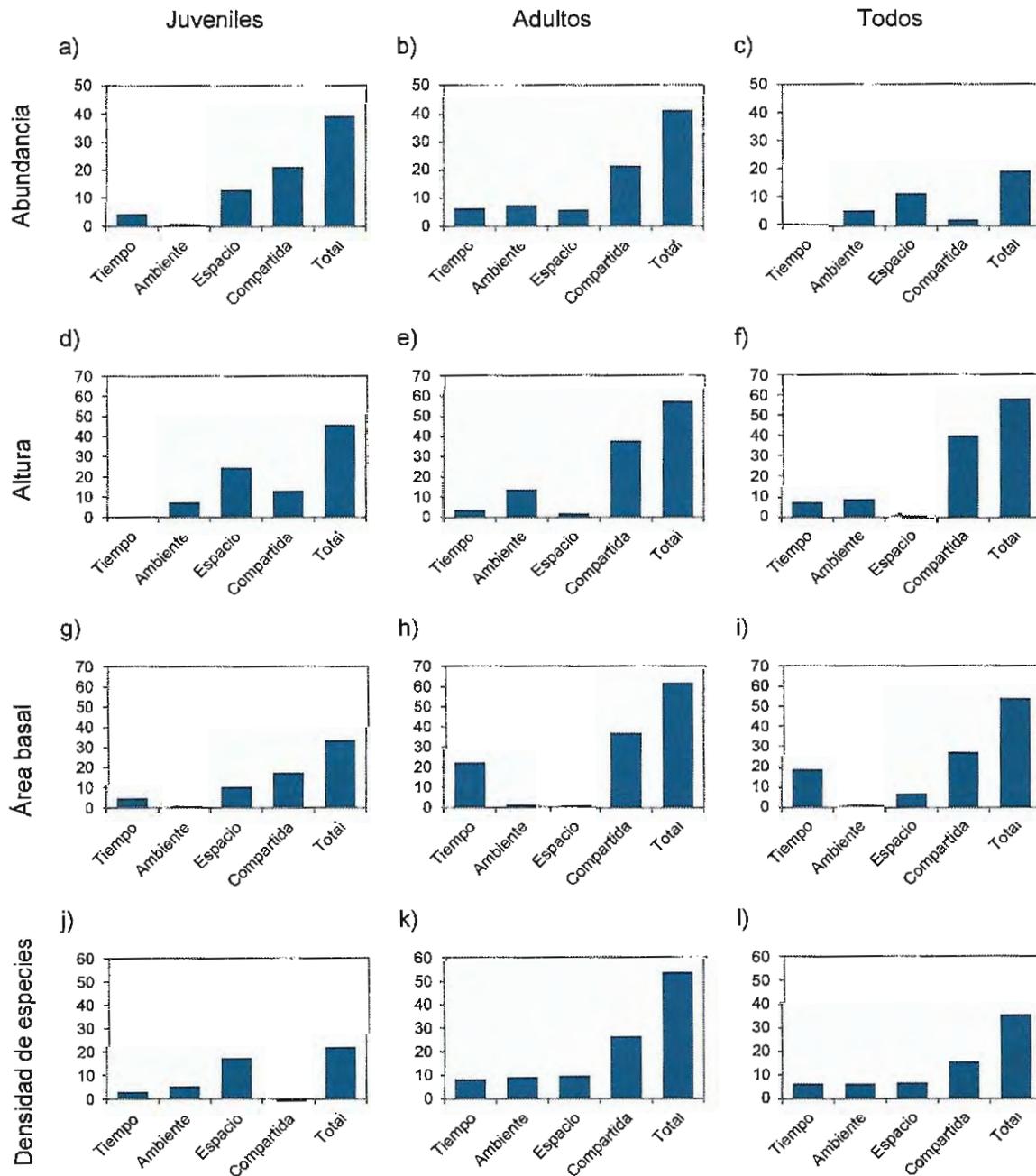
La edad de abandono resulta ser una variable con peso al explicar el área basal y la densidad de especies de todos los individuos y de los adultos en ambas zonas de estudio. En contraste, el área basal y la densidad de especies de los árboles juveniles son influenciadas por la autocorrelación espacial en el BTS subcaducifolio y por el ambiente en el BTS subperennifolio. En ambos tipos de bosque el modelo explicó un bajo porcentaje de la variabilidad total de la densidad de especies (Cuadro 5).

El efecto combinado de las tres variables tuvo mucha importancia sobre los cuatro atributos de la estructura. La densidad de especies y la altura de los árboles juveniles en ambos tipos de bosque fueron los atributos que no tuvieron un efecto fuerte de la combinación de las variables de edad de abandono, autocorrelación espacial, estructura del paisaje y características del suelo.

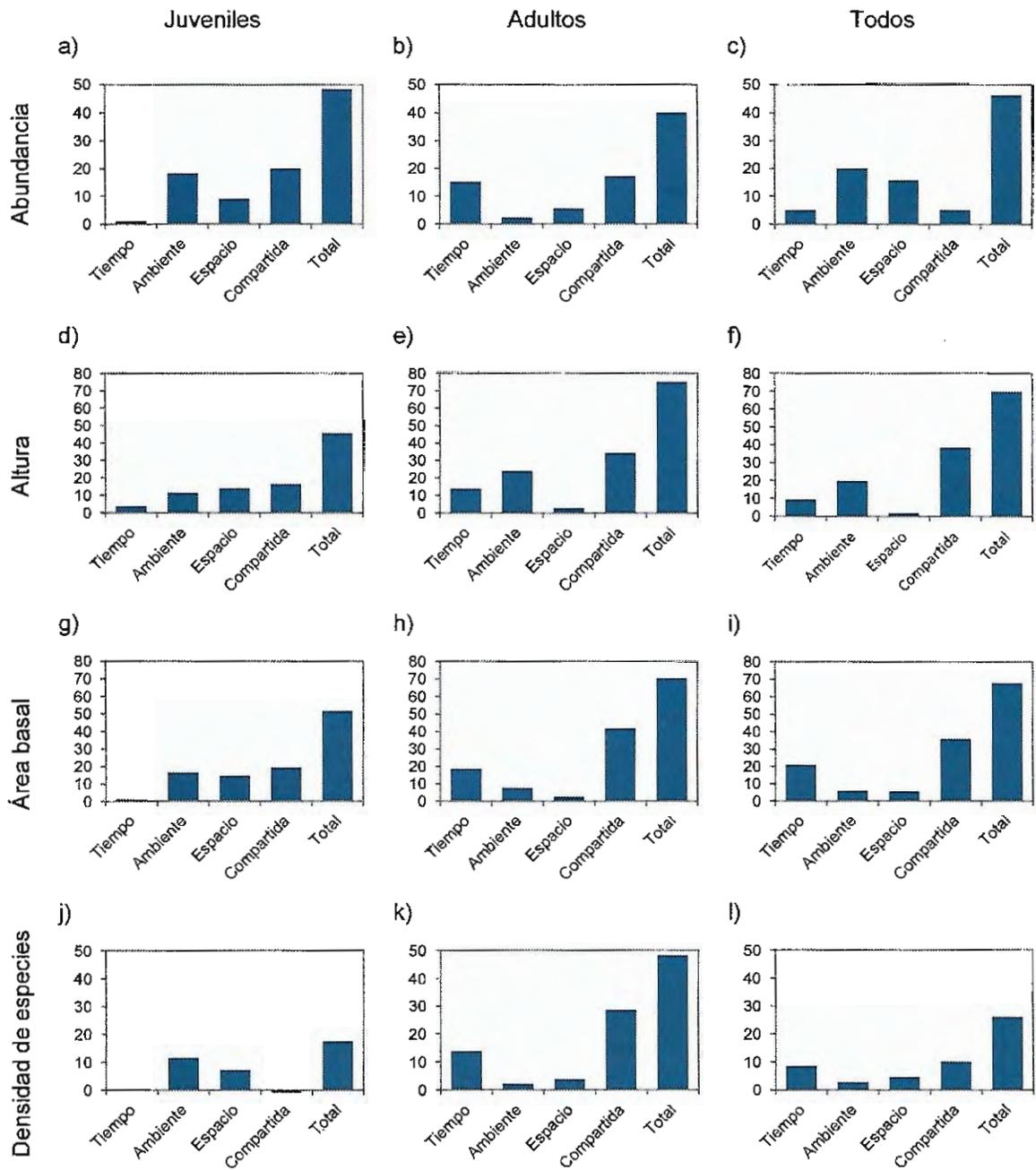
**Cuadro 5.** Resumen de las variables que explican el mayor porcentaje de variabilidad de la estructura de la vegetación de los dos tipos de BTS.

VARIABLES PREDICTIVAS						
	Juveniles		Adultos		Todos	
	SubC	SubP	SubC	SubP	SubC	SubP
ABUNDANCIA	Compartida				Auto. Espacial	TECI (-) P (-)
	Auto. Espacial, Edad abandono (-)	TECI (-)	Arena	Edad abandono		
ALTURA	Auto. Espacial	ED	Compartida			
			PD (-) PLAND (-) ED	Arena ED	PLAND (-) ED	Arena
ÁREA BASAL	Compartida					
	Auto. espacial	Limo (-) TECI (-)	Edad abandono			
DENSIDAD DE ESPECIES	Auto. espacial	P (-)	Compartida			
			Edad abandono			

SubC: BTS subcaducifolio, SubP: BTS subperennifolio, TECI: índice de contraste de borde, PD: densidad de fragmentos, ED: densidad de borde, PLAND: tamaño del fragmento, P: fósforo.



**Figura 10.** Partición de la variación de los atributos de la estructura de la vegetación utilizando las variables del ambiente (características del suelo y estructura del paisaje), tiempo (edad de abandono) y espacio (autocorrelación espacial) para juveniles, adultos y todas las plantas en la zona de estudio 1.



**Figura 11.** Partición de la variación de los atributos de la estructura de la vegetación utilizando las variables del ambiente (características del suelo y estructura del paisaje), tiempo (edad de abandono) y espacio (autocorrelación espacial) para juveniles, adultos y todas las plantas en la zona de estudio 2.

## DISCUSIÓN.

### Patrones de sucesión

La altura, el área basal, la abundancia y la densidad de especies de plantas adultas tienen valores bajos en las parcelas que tienen pocos años de abandono. Sin embargo, con el paso del tiempo los valores de todos estos atributos aumentan, como se ha reportado en otros estudios (Read y Lawrence, 2003). Aunque estos patrones ocurren en ambos tipos de bosque, es posible encontrar algunas excepciones a esta generalidad, como es el caso de la abundancia y el área basal de los árboles juveniles, que disminuye con el tiempo.

La acumulación de biomasa, es decir, el incremento de altura y área basal, aumenta con el tiempo hasta que el crecimiento se estabiliza y la biomasa alcanza dimensiones similares a las del bosque maduro (King, 1990). El área basal de los árboles juveniles es una excepción a este patrón, debido a que tienen tasas de crecimiento y de mortalidad más altas que los adultos (Chazdon, 2007), el incremento de la altura y diámetro de los árboles juveniles ocasiona el reclutamiento de juveniles a adultos y que exista una competencia más intensa por recursos y espacio, lo que simultáneamente disminuye la abundancia de las plantas juveniles y reduce su área basal. Lo anterior se ha documentado en otras investigaciones: en parcelas recién abandonadas las plantas juveniles tienen menores alturas, y tanto mayores abundancias como área basal (Guariguata y Ostertag, 2001), pero estos patrones se invierten conforme pasa el tiempo. Por otro lado, el área basal de los adultos no depende tanto del reclutamiento ni de la mortalidad, sino del crecimiento neto de los árboles que, aunque es lento en las etapas tardías del abandono, aporta una cantidad importante de área basal.

La abundancia de los árboles adultos aumenta a lo largo del tiempo, posiblemente debido al reclutamiento de juveniles a adultos y a la capacidad de rebrote de algunas plantas que fueron dañadas cuando ocurrió el disturbio, que gradualmente crecen y se integran a la comunidad vegetal. Sin embargo, la capacidad de rebrote de algunas especies de plantas asume una gran importancia en la abundancia de árboles de los BTS, ya que de esta forma las plantas aseguran su sobrevivencia a pesar del disturbio (Chazdon, 2007). Un ejemplo es lo que sucede en el BTS de Nizanda, Oaxaca, donde los autores atribuyen la baja abundancia de plantas a las condiciones ambientales limitantes y la mayor capacidad

de rebrote de las plantas (Lebrija-Trejos *et al.*, 2008).

La densidad de especies de los árboles adultos aumenta con el tiempo hasta llegar a un punto en que se mantiene. La dispersión de semillas por el viento ocasiona que una alta cantidad de ellas llegue a colonizar la zona donde ocurrió el disturbio, aprovechando su resistencia a la desecación y puedan germinar, aunque se ha reportado que la sobrevivencia de las plántulas es baja en los BTS (Chazdon, 2007). Lo anterior puede estar relacionado con la capacidad de las plántulas a establecerse en una zona y también la capacidad de rebrote de tallos y raíces de las plantas, con la disponibilidad de fuentes de semillas e incluso con la naturaleza del disturbio, la intensidad de uso de suelo y el régimen de precipitación de la región (Read y Lawrence, 2003; Guariguata y Ostertag, 2001; Brown y Lugo, 1990). Además, las plantas con mayor cobertura en las etapas de sucesión más viejas podrían estar crenado condiciones adecuadas para el establecimiento de especies tolerantes a la sombra, lo que incrementaría la densidad de especies con el tiempo (Hernández-Stefanoni *et al.*, 2009). La densidad de especies de plantas juveniles muestra ligeras diferencias a lo largo del tiempo en la zona de estudio 1 como se ha visto en otros estudios en bosques tropicales húmedos (Breugel *et al.*, 2006; Peña-Claros, 2003) y en bosques tropicales secos de Yucatán (Dupuy *et al.*, 2012; González-Iturbe *et al.*, 2002; Mizrahi *et al.*, 1997), aunque en la zona de estudio 2 no se encontraron diferencias significativas entre las clases de vegetación. Lo anterior podría referirse a cierta estabilización de la densidad de especies desde etapas tempranas de sucesión.

### **Estructura de la vegetación de los dos tipos de BTS**

La abundancia y densidad de especies no mostraron diferencias significativas entre ambos tipos de BTS en ninguna categoría de tamaño. Sin embargo, este resultado debe tomarse con precaución ya que, probablemente, la menor cantidad de sitios de muestreo en Quintana Roo y en algunas clases de vegetación de Yucatán causó que los análisis comparativos no mostraran diferencias significativas y no se tuviera una muestra representativa de la vegetación. Aunque la densidad de especies no varió entre ambos tipos de bosque, como era de esperarse, algunas de las especies que se encontraron fueron diferentes. Entre ellas, pueden mencionarse especies encontradas exclusivamente en el BTS subcaducifolio como: *Acacia gaumeri*, *Bauhinia unguolata*, *Helicteres baruensis*,

*Leucaena leucocephala*, *Mimosa bahamensis*, *Neea psychotrioides*, *Neomillspaughia emarginata* y *Psidium sartorianum*. Por otro lado, en el BTS subperennifolio se encontraron exclusivamente especies como: *Allophylus cominia*, *Brosimum alicastrum*, *Chrysophyllum mexicanum*, *Manilkara zapota*, *Nectandra salicifolia*, *Piper amalago*, *Pouteria reticulata*, *Sabal gretheriae*, *Spondias radlkoferi*, *Swartzia cubensis*, *Trichilia minutiflora* y *Viguiera dentata*.

La altura y el área basal de los dos tipos de bosque sí tuvieron algunas diferencias. En los sitios donde la edad de abandono es menor a 5 años, la altura de los árboles adultos es mayor en el bosque subcaducifolio, donde las especies suelen presentar altas tasas fotosintéticas y tienen altas tasas de crecimiento, a diferencia de las especies de los bosques subperennifolios, que se asocian con bajas tasas de crecimiento (Casanoves *et al.*, 2011; Finegan, 1996). Por otro lado, los árboles adultos y del dosel más altos se encuentran en el BTS subperennifolio en los sitios donde la edad de abandono supera los 25 años y la competencia por la luz es el principal factor responsable del crecimiento vertical de los árboles (King, 1990). El área basal de todos los árboles y de los adultos se incrementó a lo largo del tiempo en ambos tipos de bosque; sin embargo, en el BTS subperennifolio el área basal fue significativamente mayor que en el subcaducifolio, al menos en las clases que son superiores a los 6 años de abandono (C2, C3 y C4).

Esto puede estar relacionado con las características de cada lugar como la alta compactación, la poca humedad y la baja disponibilidad de nutrientes del suelo, ocasionan que las condiciones sean adversas para las plantas. De tal forma que no puedan tener un buen desarrollo radicular o que, debido a la poca capacidad de retener la precipitación en el suelo, los nutrientes no sean aprovechados y, por lo tanto, su crecimiento sea deficiente (Griscom y Ashton, 2011; Chazdon *et al.*, 2007; Read y Lawrence, 2003). Se esperaba que la acumulación de área basal estuviera influida por la abundancia de plantas; sin embargo, no se encontraron diferencias significativas en la abundancia de plantas entre ambos tipos de bosque. Sumado a lo anterior, generalmente, la biomasa forestal de los bosques tropicales aumenta cuando también lo hace la precipitación (Chazdon *et al.*, 2007). Lo cual podría significar que la mayor cantidad de área basal que se encuentre en el BTS subperennifolio se deba a que las especies de este bosque son especies de mayor tamaño (Pennington y Sarukhán, 2005).

### Partición de la variación

En la zona de estudio 1, la autocorrelación espacial fue la variable que tuvo mayor asociación con la abundancia de plantas leñosas. Esta generalidad está dada por el comportamiento de los juveniles, cuya abundancia tiende a disminuir a lo largo del tiempo. Se sugiere que la mayor abundancia de plantas juveniles en las áreas recién alteradas (primeras edades de abandono) pueda deberse a procesos relacionados con la autocorrelación espacial, es decir, a la capacidad de dispersión y a la probabilidad de colonización que tienen las semillas de fuentes cercanas, cuyas limitaciones de dispersión pueden estar influidas por la distancia entre las matrices forestales y las áreas abiertas (Guariguata y Ostertag, 2001). Después, al aumentar la edad de abandono esto cambia, ya que la abundancia de juveniles disminuye en respuesta a la competencia por el espacio y los recursos, que es ocasionada por su crecimiento y el de las plantas alrededor (Breugel *et al.* 2006).

En la zona de estudio 2, las variables ambientales, particularmente la cantidad de fósforo en el suelo y el índice de contraste de borde (TECI) de los fragmentos, son las que tuvieron mayor asociación con la abundancia de plantas leñosas. Esta generalización está dada por el comportamiento de la abundancia de los árboles juveniles, que tiende a disminuir conforme aumenta la edad de abandono. En esta zona de estudio la abundancia de plantas juveniles resultó ser mayor cuando el contraste de borde (TECI) es menor, es decir, cuando los paisajes están menos fragmentados y son más homogéneos. Un paisaje con una matriz forestal homogénea provee a los árboles juveniles las condiciones que facilitan su sobrevivencia, a diferencia de un paisaje fragmentado en el que el efecto de borde propicia microclimas que pueden estar influyendo negativamente sobre la permanencia de los individuos. Welden y colaboradores (1991) en su estudio en Barro Colorado, Panamá, proponen que la mortalidad de los árboles juveniles ocurre por dos razones: 1) la competencia asimétrica entre los individuos que crecen más rápido y los que crecen lentamente, estos últimos siendo desplazados por los más altos y 2) por la caída de árboles más grandes o de sus ramas sobre las plantas juveniles, situación que es más frecuente en los bordes de los claros que dentro del bosque maduro.

El porcentaje de arena presente en el suelo del BTS subcaducifolio y la edad de abandono de las parcelas del subperennifolio tienen un efecto importante sobre la

abundancia de los árboles adultos. La arena otorga a los suelos un componente estructural con el que aumenta su porosidad, le permite adecuados procesos de drenaje, aereación, exploración radicular y resistencia mecánica (Fernández y Camacho, 2008; Rucks *et al.*, 2004; Tisdale y Nelson, 1982), cuyos efectos se traducen en el exitoso establecimiento de las plantas, una adecuada absorción de los nutrientes del suelo y altas tasas de crecimiento a lo largo del tiempo, ocasionando el aumento de la abundancia de las plantas adultas.

En ambas zonas de estudio la edad de abandono es el factor que tiene mayor asociación con el área basal de los árboles. Sin embargo, los juveniles no cumplen con este patrón. En el BTS subcaducifolio, la acumulación de área basal por parte de los árboles juveniles está muy relacionada con la autocorrelación espacial y con el tiempo de abandono, de manera similar como ocurre con la abundancia de plantas. El área basal tiende a disminuir con la edad porque con el tiempo algunas plantas de tamaño pequeño no sobreviven a la competencia y otras más, que sí tuvieron éxito, crecen rápidamente y son reclutadas a la siguiente categoría de tamaño.

En el BTS subperennifolio, la presencia de limo en el suelo y la fragmentación del paisaje son variables que podrían limitar la acumulación del área basal de las plantas juveniles. La reducción de humedad cerca de los bordes de los fragmentos, que se ocasiona por el aumento en la intensidad de la radiación solar en los sitios expuestos, podría estar ocasionando que algunas especies sensibles a estos factores (humedad y radiación solar) disminuyan su producción de biomasa (Chen *et al.*, 1999; Finegan, 1996). La acumulación del área basal de los árboles juveniles está relacionada con su abundancia, por lo que la disminución de las plantas en el tiempo tiene implicaciones directas en la cantidad de área basal acumulada. Entre los árboles adultos, la tendencia del área basal es aumentar, ya que las plantas que están bien establecidas, crecen, acumulan más área basal y disminuye su probabilidad de muerte (Chazdon, 2007).

En las dos zonas de estudio la edad de abandono es el factor que tiene mayor asociación con la densidad de especies. En los bosques tropicales húmedos es común que después de algunas décadas de abandono, la vegetación secundaria sufra la apertura de claros debido a la senescencia del dosel. Esto abre espacios que pueden ser colonizados por especies nuevas y se recupere la cantidad de especies que solía tener el bosque antes

del disturbio (Guariguata y Ostertag, 2011). Sin embargo, en los BTS es probable que el aumento en la densidad de especies pueda explicarse por el aumento de especies asociadas a un tipo de hábitat en particular. En este caso, en las etapas de sucesión con vegetación más vieja el dosel crea las condiciones adecuadas para que más especies tolerantes a la sombra puedan establecerse (Hernández-Stefanoni *et al.*, 2009). Es así que se espera que en las etapas de sucesión maduras se encuentre una mayor cantidad de especies que en las más jóvenes como se ha reportado en otros estudios (Dupuy *et al.*, 2012; Breugel *et al.*, 2006; Peña-Claros, 2003; González-Iturbe *et al.*, 2002; Mizrahi *et al.*, 1997; Finegan, 1996).

La densidad de especies de los árboles juveniles del BTS subcaducifolio no responde a la edad de abandono como lo hicieron los adultos; más bien responde a la autocorrelación espacial. Lo anterior puede sugerir que las fuentes cercanas de semillas están implicadas en el mantenimiento de la riqueza de especies en esta zona (Vieira y Scariot, 2006). En el bosque subperennifolio, la cantidad de fósforo en el suelo es la variable que influye con mayor importancia a la densidad de especies de árboles juveniles; sin embargo, la relación que se encontró entre estas dos variables es negativa, es decir, que mientras aumenta el contenido de fósforo en el suelo, la densidad de especies disminuye. De acuerdo a la NOM-021-SEMARNAT-2000 y al análisis de fósforo disponible en el suelo de la zona de estudio 2, las concentraciones de este macronutriente se encuentran en un intervalo de medio a alto. Se encontró que en los sitios donde las concentraciones de fósforo son altas se encuentra una menor cantidad de especies. Algunos estudios relacionan la presencia del fósforo disponible en los suelos con la formación de nódulos en las raíces de las leguminosas, dichos nódulos favorecen su establecimiento y elevan la disponibilidad de nitrógeno en el suelo. Lo anterior brinda a las leguminosas una gran oportunidad de desplazar a sus competidores y reducir la riqueza de especies de la comunidad (Janssens, 1998; Huston, 1980). En el BTS subperennifolio de este estudio, la familia de las leguminosas fue la mejor representada con un total de 38 especies; de las cuales 31 están dentro de la categoría de árboles juveniles. En el BTS subcaducifolio se registraron 32 especies de esta familia y de las cuales 29 especies fueron encontradas en la categoría de los juveniles.

En ambas zonas de estudio las variables ambientales tienen una alta asociación con la

altura de los árboles. En ambas zonas de estudio, la variable que tuvo mayor influencia sobre su altura fue la estructura del paisaje (ED: densidad de borde, PD: densidad de fragmentos; PLAND: tamaño del fragmento), ya que en los paisajes más fragmentados y, por lo tanto, con mayor cantidad de borde, se encontraron árboles juveniles con mayor altura que en los menos fragmentados y con menos borde. Los bordes crean condiciones microclimáticas que pueden beneficiar a algunas plantas a través de una mayor disponibilidad de luz que influye en el desarrollo y distribución de la vegetación del sotobosque (Chen *et al.*, 1999). En lugares donde la vegetación es uniforme, la competencia por la luz es el proceso que podría estar determinando la altura de los árboles (King, 1990), cuya competencia por este recurso ocasiona que obtengan una mayor altura. Por el contrario, donde hay una mayor disponibilidad de luz, como lo es en los bordes de los fragmentos, también se tiene mayor crecimiento de la planta pero en cuanto a su área basal y diámetro de copa, no tanto en altura. La estructura del suelo, como se mencionó anteriormente, es mejorada con la presencia de arena que favorece el establecimiento, la absorción de nutrientes y el crecimiento de la planta.

## REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Ackerman, J. D. (2010) *Spatial and Temporal Analysis in Ecology: A Primer*. (IBIO\*6000 Advances in Ecology and Behaviour: A Class Project). Department of Integrative Biology. University of Guelph, Canada. 99 p.
- Anderson, M. J. y Gribble N. A (1998). Partitioning the variation among spatial, temporal and environmental components in a multivariate data set. *Australian Journal of Ecology*, 23, 158-167.
- Bautista-Zúñiga, F., E. Batllori-Sampedro, M. A. Ortiz-Pérez, G. Palacio-Aponte y M. Castillo-González (2003). Geoformas, agua y suelo en la Península de Yucatán. En: *Naturaleza y Sociedad en el Área Maya: Pasado, Presente y Futuro*. P. Colunga-García y S. A. Larque (eds). Academia Mexicana de Ciencias – Centro de Investigación científica de Yucatán A. C. México. pp. 21–35.
- Beale, C. M., J. J. Lennon, J. M. Yearsley, J. M., Brewer, M. J. y D. A. Elston. (2010), Regression analysis of spatial data. *Ecology Letters*, 13, 246-264.
- Borcard D., P. Legendre, C. Avois-Jacquet y H. Tuomisto (2004). Dissecting the spatial structure of ecological data at multiple scales. *Ecology*, 85,1826-1832.
- Breugel, M., M. Martínez-Ramos y F. Bongers. (2006). Community dynamics during early secondary succession in Mexican tropical rain forests. *Journal of Tropical Ecology*, 22, 663-674.
- Brown, S. y A. E. Lugo (1990). Tropical secondary forests. *Journal of Tropical Ecology*, 6, 1–32.
- Carnevali, G., I. Ramirez y J. Gonzales-Iturbide (2003). Flora y vegetación de la Península de Yucatán. En: *Naturaleza y Sociedad en el Área Maya. Pasado, Presente y Futuro*. Colunga-García, P. y S. A. Larqué (eds.). Academia Mexicana de Ciencias – Centro de Investigación Científica de Yucatán, A.C. México. pp. 53-68.
- Casanoves, F., Pla, L. y J. A. Di Rienzo (2011). Valoración y Análisis de la Diversidad Funcional y su Relación con los Servicios Ecosistémicos. Informe Técnico. Centro

- Agronómico Tropical de Investigación y Enseñanza. Turrialba, Costa Rica. 84 p.
- Ceccon E., Huante P. y E. Rincón (2006). Abiotic factors influencing tropical dry forests regeneration. *Brazilian Archives of Biology and Technology*, 49, 305-312.
- Chazdon, R. L. (2008). Chance and determinism in tropical forest succession. En: *Tropical Forest Community Ecology*. Carson W. P. y Schnitzer S. A. (eds). Wiley-Blackwell. Oxford. pp. 384-408.
- Chazdon, R. L., S. G. Letcher, M. van Breugel, M. Martínez-Ramos, F. Bongers y B. Finegan (2007). Rates of change in tree communities of secondary Neotropical forests following major disturbances. *Philosophical Transactions of the Royal Society*, 362, 273-289.
- Chen, J., S. C. Saunders, T. R. Crow, R. J. Naiman, K. D. Brosofske, G. D. Mroz, B. L. Brookshire y J. F. Franklin (1999). *BioScience*, 49, 288-297.
- Dormann, C., J. McPherson, M. Araújo, R. Bivand, J. Bolliger, G. Carl, R. Davies, A. Hirzel, W. Jetz, W. Kissling, I. Kühn, R. Ohlemüller, P. Peres-Neto, B. Reineking, B. Schröder, F. Schurr y R. Wilson (2007). Methods to account for spatial autocorrelation in the analysis of species distributional data: a review. *Ecography*, 30, 609-628.
- Dupuy, J. M., J. L. Hernández-Stefanoni, R. A. Hernández-Juárez, E. Tetetla-Rangel, J. O. López-Martínez, E. Leyequién-Abarca, F. J. Tun-Dzul y F. May-Pat (2012). Patterns and correlates of tropical dry forest structure and composition in a highly replicated chronosequence in Yucatan, Mexico. *Biotrópica*, 44, 151-162.
- Fernández, E. J. y F. Camacho (2008). *Manual práctico de fertirrigación en riego por goteo*. Ediciones Agrotécnicas, S. L. Madrid. 176 p.
- Finegan, B. (1996). Pattern and process in neotropical secondary rain forests: the first 100 years of succession. *Trends in Ecology and Evolution*, 11, 119-124.
- González-Iturbe J. A., Olmsted I. y Tun-Dzul F. (2002). Tropical dry forest recovery after long term Henequen (sisal, *Agave fourcroides* Lem.) plantation in northern Yucatan,

- Mexico. *Forest Ecology and Management*, 167, 67-82.
- Griffith, D. A. y P. R. Peres-Neto (2006). Spatial modeling in ecology: the flexibility of eigenfunction spatial analyses. *Ecology*, 87, 2603-2613.
- Griscom, P. H. y M. S. Ashton (2011). Restoration of dry tropical forests in Central America: A review of pattern and process. *Forest Ecology and Management*, 261, 1564-1579.
- Guariguata, M. R. y R. Ostertag (2001). Neotropical secondary forest succession: changes in structural and functional characteristics. *Forest Ecology and Management*, 148, 185-206.
- Hernández-Stefanoni, J. L. (2006). The role of landscape patterns of habitat types on plant species diversity of a tropical forest in Mexico. *Biodiversity and Conservation*, 15, 1441-1457.
- Hernández-Stefanoni, J. L. y R. Ponce-Hernández (2006). Mapping the spatial variability of plant diversity in a tropical forest: comparison of spatial interpolation methods. *Environmental Monitoring and Assessment*, 117, 307-334.
- Hernández-Stefanoni, J. L., J. M. Dupuy y M. A. Castillo-Santiago (2009). Assessing species density and abundance of tropical trees from remotely sensed data and geostatistics. *Applied Vegetation Science*, 12, 398-414.
- Hernández-Stefanoni, J. L., J. M. Dupuy, F. Tun-Dzul y F. May-Pat (2011). Influence of landscape structure and stand age on species density and biomass of a tropical dry forest across spatial scales. *Landscape Ecology*, 26, 355-370.
- Huston, M. (1980). Soil nutrients and tree species richness in costa rican forests. *Journal of Biogeography*, 7, 147-157.
- Janssens, F., A. Peeters, J. R. B. Tallowin, J. P. Bakker, R. M. Bakker, F. Fillat y M. J. M. Oomes (1998). Relationship between soil chemical factors and grassland diversity. *Plant and Soil*, 202, 69-78.

- Jones, M. M., H. Tuomisto, D. Borcard, P. Legendre, D. B. Clark y P. C. Olivas (2008). Explaining variation in tropical plant community composition: influence of environmental and spatial data quality. *Oecologia*, 155, 593-604.
- King, D. A. (1990). The adaptive significance of the tree height. *The American Naturalist*, 135, 809-828.
- Lamb, D., P. D. Erskine y J. A. Parrotta (2005). Restoration of degraded tropical forest landscapes. *Science*, 310, 1628-1632.
- Lebrija-Trejos, E., F. Bongers, E. A. Pérez-García y J. A. Meave (2008). Successional change and resilience of a very dry tropical deciduous forest following shifting agricultura. *Biotropica*, 40, 422-431.
- Maass, J., P. Balvanera, A. Castillo, G. C. Daily, H. A. Mooney, P. Ehrlich, M. Quesada, A. Miranda, V. J. Jaramillo, F. García-Oliva, A. Martínez-Yrizar, H. Cotler, J. López-Blanco, A. Pérez-Jiménez, A. Búrquez, C. Tinoco, G. Ceballos, L. Barraza, R. Ayala y J. Sarukhán (2005). Ecosystem services of tropical dry forests: insights from long-term ecological and social research on the Pacific Coast of Mexico. *Ecology and Society*, 10, 17.
- McGarigal, K. (2013). Landscape pattern metrics, en: *Encyclopedia of Environmetrics*. El-Shaarawi, A. H. y W. W. Piegorsch (eds). John Wiley & Sons. Chichester, England. pp 1135-1142.
- McGarigal, K., S. A. Cushman, M. C. Neel y E. Ene (2002). *FRAGSTATS: Spatial Pattern Analysis for Categorical Maps*. University of Massachusetts. 170 p.
- Miles, L., A. Newton, R. DeFries, C. Ravilious, I. May, S. Blyth, V. Kapos y J. Gordon (2006). A global overview of the conservation status of tropical dry forests. *Diversity and Distributions*, 33, 491-505.
- Mizrahi, A., J. M. Ramos y J. Jiménez-Osornio (1997). Composition, structure, and management potential of secondary dry tropical vegetation in two abandoned henequén plantations of Yucatan, Mexico. *Forest Ecology and Management*, 96, 273-282.

- Morlon, H., G. Chuyong, R. Condit, S. Hubbell, D. Kenfack, D. Thomas, R. Valencia y J. L. Green (2008). A general framework for the distance-decay of similarity in ecological communities. *Ecology Letters*, 11, 904-917.
- Peña-Claros, M., L. Poorter, A. Alarcón, G. Blate, U. Choque, T. S. Fredericksen, M. J. Justiniano, C. Leañó, J. C. Licona, W. Pariona, F. E. Putz, L. Quevedo y M. Toledo (2012). Soil effects on forest structure and diversity in a moist and a dry tropical forest. 44, 276-283.
- Pennington, T. D. y J. Sarukhán (2005). *Árboles Tropicales de México. Manual para la Identificación de las Principales Especies*. 3ª ed. Universidad Nacional Autónoma de México-Fondo de Cultura Económica. México. 523 p.
- Powers, J. S., J. M. Becknell, J. Irving y D. Pérez-Aviles (2009). Diversity and structure of regenerating tropical dry forests in Costa Rica: Geographic patterns and environmental drivers. *Forest Ecology and Management*, 258, 959-970.
- Read, L. y D. Lawrence (2003). Recovery of biomass following shifting cultivation in dry tropical forests of the Yucatan. *Ecological Applications*, 13, 85-97.
- Rucks, L., F. García, A. Kaplán, J. Ponce de León y M. Hill (2004). *Propiedades Físicas del Suelo*. Universidad De La República. Facultad de Agronomía. Departamento de Suelos y Agua. Montevideo, Uruguay. 68 p.
- Tello-Taracena, H. (2011). Suelo. En: *Riqueza Biológica de Quintana Roo. Un análisis para su conservación*, Tomo I. Pozo, C., N. Armijo Canto y S. Calmé. (eds). El Colegio de la Frontera Sur (ECOSUR), Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad (CONABIO), Gobierno del Estado de Quintana Roo y Programa de Pequeñas Donaciones. México, D. F. pp. 57-61.
- Tisdale, S. y W. Nelson (1982). *Fertilidad de Suelos y Fertilizantes*. Traducción al español de J. Balasch y C. Piña. UTHEA, México. 760 p.
- Vargas, R., E. B. Allen y M. F. Allen (2009). Effects of vegetation thinning on above and belowground carbon in a seasonally dry tropical forest in Mexico. *Biotropica*, 41, 302-311.

Vieira, D., y A. Scariot (2006). Principles of natural regeneration of tropical dry forest for restoration. Society for Ecological Restoration International, 14, 11-20.

Welden, C. W., Hewett S. H., Hubell S. P. y R. B. Foster (1991). Sapling survival, growth, and recruitment: relationship to canopy height in a Neotropical forest. Ecology, 72, 35-50.



## CONCLUSIONES Y PERSPECTIVAS

### Conclusiones

La estructura de la vegetación sigue diferentes patrones de sucesión dependiendo de la categoría de tamaño a la que pertenezcan los árboles de los BTS. La abundancia, la altura, el área basal y la densidad de especies de los árboles adultos tienden a aumentar conforme lo hace la edad de abandono, así como también lo hace la altura de los árboles juveniles. Con lo anterior se cumple parcialmente con lo esperado en nuestra primera hipótesis, ya que hay algunos atributos de la estructura de la vegetación que disminuyen con el tiempo. La abundancia y el área basal de los árboles juveniles disminuyen conforme aumenta el tiempo de abandono, probablemente a causa de la competencia por recursos y espacio. Esos patrones suceden en el BTS subcaducifolio y también en el subperennifolio. La clasificación de las plantas en diferentes categorías de tamaño permite identificar patrones que podrían estar enmascarados cuando se analizan todos los datos juntos.

Los BTS subcaducifolios y subperennifolios de la península de Yucatán son muy parecidos estructuralmente: su abundancia de árboles juveniles y adultos es similar; su densidad de especies, aunque ligeramente mayor en el BTS subperennifolio, no difiere significativamente en ambos tipos de bosque. Las principales diferencias residen en los atributos que representan la acumulación de biomasa, es decir, la altura y el área basal de los árboles adultos, cuyos valores más altos se encuentran en el bosque subperennifolio, ya que las condiciones ambientales son menos limitantes para el crecimiento de las plantas de este tipo de bosque.

La clasificación y análisis de los árboles en adultos y juveniles permite descubrir qué variables explican mejor la estructura de la vegetación de cada tipo de BTS y en cada categoría de tamaño. Así como se pasa por alto que el área basal y la abundancia de los árboles juveniles disminuyen con el tiempo cuando se analizan los datos de manera general, también hay variables cuyos efectos pueden estar enmascarados cuando se analizan todos los individuos sin tomar en cuenta sus tamaños. Los árboles adultos contribuyen más a la variación de la altura, la densidad y el área basal de la vegetación,

por lo tanto pueden enmascarar el efecto que las variables espaciales tienen sobre los árboles juveniles del BTS subcaducifolio y que las variables ambientales tienen sobre los árboles juveniles del BTS subperennifolio. Por otro lado, los árboles juveniles contribuyen más a la variación de la abundancia, por lo que pueden enmascarar el efecto que las variables del suelo tienen sobre los árboles adultos del BTS subcaducifolio y que la edad de abandono tiene sobre los árboles adultos del BTS subperennifolio.

Algunas variables pueden afectar negativa o positivamente a diferentes atributos de la estructura de la vegetación en cada tipo de bosque y a cada categoría de tamaño de los árboles. En ambas zonas de estudio, la edad de abandono influye positivamente sobre el área basal y la densidad de especies de los árboles adultos mientras que influye negativamente sobre la abundancia de los juveniles. Por otro lado, la autocorrelación espacial influye positivamente sobre los cuatro atributos de la estructura de los árboles juveniles del BTS subcaducifolio. Finalmente, el suelo y la fragmentación del paisaje influyen negativamente sobre los árboles juveniles del BTS subperennifolio y sobre la abundancia y altura de los adultos de ambos bosques.

Las características fisicoquímicas del suelo, aunque muestran relación con ciertos atributos de la estructura de la vegetación, no necesariamente tienen causalidad directa sobre ellos. La relación negativa entre la concentración de fósforo en el suelo con la densidad de especies es un ejemplo. La alta cantidad de fósforo disponible en el suelo podría favorecer a ciertas especies, que desplazan a sus competidores y tendrían un efecto negativo sobre la riqueza de especies del lugar.

La estructura de los árboles adultos sigue ciertos patrones a lo largo del tiempo dependiendo del atributo que se estudie. La abundancia y la altura de las plantas adultas, por ejemplo, son atributos de la estructura afectados principalmente por la estructura física del suelo y por la fragmentación del paisaje en ambos tipos de bosque. Sin embargo, en el BTS subperennifolio la abundancia de árboles adultos es explicada con mayor importancia por la edad de abandono del lugar, al igual que la densidad de especies y el área basal en ambos tipos de bosque.

### **Perspectivas**

La cuantificación de los parámetros de la estructura de la vegetación por separado nos permite tener una buena estimación de la biomasa y diversidad que se encuentra en los bosques de nuestro interés. Sin embargo, pueden obtenerse estimaciones más precisas si se cuantifica la biomasa de los árboles mediante ecuaciones alométricas. Deben tomarse en consideración qué ecuaciones se van a utilizar, ya que su construcción y utilización depende de las especies de interés y del sitio donde se realice el estudio. También se requiere una cantidad grande de muestreos que permita reducir la variabilidad de los datos y la cuantificación de otros datos además del tronco de los árboles, como la biomasa radicular, aunque actualmente sea complicado incluirla.

Un elemento que otorga mayor fineza y capacidad de explicación al estudio es el análisis de la composición florística de la vegetación de ambos tipos de bosque; sin embargo, no se realizó debido a que el enfoque general del proyecto fue dirigirse a los atributos estructurales relacionados con la biomasa de los BTS. Con información obtenida de los análisis de composición es posible conocer cuáles son las especies o gremios que tienen mayor importancia por su abundancia, frecuencia de aparición y cobertura en cada tipo de cobertura vegetal propuesta para cada uno de los bosques estudiados. Además, se conocería la variación y similitud de la composición en cada tipo de cobertura de la vegetación y en cada tipo de bosque, ya que, aunque no se encontraron diferencias significativas en la riqueza de las especies entre ambos tipos de bosque, es probable que la composición de las especies de los árboles adultos y juveniles sí tenga variaciones.

Para dar continuidad a lo planteado anteriormente, se podrían poner a prueba los factores ambientales, espaciales y temporales que tengan mayor importancia sobre las variables respuesta: biomasa, diversidad y composición de la vegetación, de igual manera que como se hizo en este estudio, y no sólo eso, sino que podría hacerse uso de otras herramientas estadísticas multivariadas con la finalidad de hacer comparaciones metodológicas y que nos permitan discernir entre resultados con mayor explicación biológica.

Los análisis multivariados se han convertido en una herramienta muy útil en ecología de comunidades, con la cual es posible reducir la complejidad que una gran cantidad de

variables puede aportar a un análisis estadístico. En este estudio podrían ser de utilidad para conocer la identidad de las especies que están teniendo mayor importancia en alguno de nuestros atributos de la estructura de vegetación en cada tipo de BTS. Además se podrían corroborar los resultados que se obtuvieron de la partición de la variación con el uso de la regresión múltiple, es decir, las variables que explicaron la mayor variación de la estructura de la vegetación, comparándolos con los resultados que puedan arrojar los análisis multivariados que se propongan.

## ANEXOS

Anexo 1. Lista de especies encontradas en la zona de estudio 1.

Familia	Especie	Coberturas de vegetación			
		CV1	CV2	CV3	CV4
<b>Acanthaceae</b>					
	<i>Aphelandra scabra</i>	X		X	X
<b>Agavaceae</b>					
	<i>Agave angustifolia</i>				X
<b>Anacardiaceae</b>					
	<i>Spondias mombin</i>		X	X	X
<b>Annonaceae</b>					
	<i>Malmea depressa</i>		X	X	X
	<i>Sapranthus campechianus</i>	X	X	X	X
<b>Apocynaceae</b>					
	<i>Cascabela gaumeri</i>	X	X	X	X
	<i>Cynanchum schlechtendalii</i>		X	X	X
	<i>Plumeria obtusa</i>		X	X	X
	<i>Tabernaemontana alba</i>	X	X		
<b>Arecaceae</b>					
	<i>Acrocomia mexicana</i>		X		
	<i>Sabal japa</i>		X	X	
	<i>Sabal mexicana</i>		X		
<b>Aristolochiaceae</b>					
	<i>Aristolochia maxima</i>	X	X		
<b>Asteraceae</b>					
	<i>Calea jamaicensis</i>	X			
	<i>Calea urticifolia</i>	X			
	<i>Lasianthaea fruticosa</i>				
	<i>Montanoa atriplicifolia</i>	X			
	<i>Otopappus scaber</i>	X	X	X	X
	<i>Otopappus sp.</i>				X
<b>Bignoniaceae</b>					
	<i>Amphilophium paniculatum var molle</i>	X	X	X	X
	<i>Amphilophium paniculatum var. paniculatum</i>	X	X	X	X

## Anexos

	<i>Arrabidaea floribunda</i>			X	
	<i>Arrabidaea podopogon</i>			X	
	<i>Arrabidaea pubescens</i>	X	X	X	X
	<i>Arrabidaea sp.</i>		X	X	
	<i>Cydista diversifolia</i>	X	X	X	X
	<i>Cydista heterophylla</i>		X	X	
	<i>Cydista potosina</i>	X	X	X	X
	<i>Cydista sp.</i>		X		
	<i>Macfadyena unguis-cati</i>		X	X	X
	<i>Mansoa verrucifera</i>	X	X	X	X
	<i>Parmentiera millspaughiana</i>	X	X	X	
	<i>Pithecoctenium crucigerum</i>	X	X	X	X
	<i>Stizophyllum riparium</i>		X	X	X
	<i>Tabebuia chrysantha</i>	X	X	X	X
	<i>Xylophragma seemannianum</i>		X	X	X
<b>Bixaceae</b>					
	<i>Cochlospermum vitifolium</i>	X	X	X	X
<b>Boraginaceae</b>					
	<i>Bourreria pulchra</i>	X	X	X	X
	<i>Cordia dodecandra</i>	X			
	<i>Cordia gerascanthus</i>		X		
	<i>Cordia sp.</i>	X	X	X	X
	<i>Ehretia tinifolia</i>		X	X	X
	<i>Heliotropium procumbens</i>		X		
	<i>Tournefortia volubilis</i>	X			
<b>Brassicaceae</b>					
	<i>Capparis flexuosa</i>			X	X
	<i>Forchhammeria trifoliata</i>		X		X
<b>Burseraceae</b>					
	<i>Bursera simaruba</i>	X	X	X	X
<b>Cactaceae</b>					
	<i>Nopalea gaumeri</i>				X
	<i>Nopalea inaperta</i>			X	X
<b>Caricaceae</b>					
	<i>Jacaratia mexicana</i>			X	

<b>Celastraceae</b>					
	<i>Crossopetalum rhacoma</i>			X	
	<i>Hippocratea excelsa</i>	X	X	X	X
<b>Celtidaceae</b>					
	<i>Celtis iguanaea</i>		X		
<b>Ceratophyllaceae</b>					
	<i>Ceratophytum tetragonolobum</i>	X		X	X
<b>Convolvulaceae</b>					
	<i>Jacquemontia nodiflora</i>	X			
	<i>Jacquemontia pentantha</i>		X		
<b>Ebenaceae</b>					
	<i>Diospyros anisandra</i>	X	X	X	X
	<i>Diospyros cuneata</i>	X	X	X	X
	<i>Diospyros salicifolia</i>	X	X	X	X
	<i>Diospyros verae-crucis</i>	X	X	X	X
	<i>Diospyros yatesiana</i>	X	X	X	
<b>Erythroxylaceae</b>					
	<i>Erythroxylum rotundifolium</i>	X	X	X	X
<b>Euphorbiaceae</b>					
	<i>Acalypha villosa</i>			X	
	<i>Cnidoscolus aconitifolius</i>	X	X	X	X
	<i>Croton arboreus</i>		X		
	<i>Croton glabellus</i>	X	X	X	X
	<i>Croton lundellii</i>		X	X	
	<i>Croton reflexifolius</i>	X	X	X	X
	<i>Croton yucatanensis</i>	X		X	
	<i>Gymnanthes lucida</i>			X	
	<i>Jatropha gaumeri</i>		X	X	X
	<i>Manihot carthaginensis</i>			X	
	<i>Savia sessiliflora</i>			X	
<b>Fabaceae</b>					
	<i>Acacia angustissima</i>	X			
	<i>Acacia cornigera</i>	X	X	X	X
	<i>Acacia gaumeri</i>	X	X	X	X
	<i>Acacia pennatula</i>	X	X	X	X

## Anexos

<i>Aeschynomene fascicularis</i>	X			
<i>Albizia tomentosa</i>	X	X	X	X
<i>Apoplanesia paniculata</i>			X	X
<i>Bauhinia divaricata</i>	X	X	X	X
<i>Bauhinia unguolata</i>	X	X	X	X
<i>Caesalpinia gaumeri</i>	X	X	X	X
<i>Caesalpinia mollis</i>			X	X
<i>Caesalpinia yucatanensis</i>	X	X	X	X
<i>Chaetocalyx scandens</i>		X	X	X
<i>Chloroleucon mangense</i>	X	X	X	X
<i>Cojoba arborea</i>		X		
<i>Diphysa carthagenensis</i>	X	X	X	
<i>Havardia albicans</i>	X	X	X	X
<i>Leucaena leucocephala</i>	X	X	X	X
<i>Lonchocarpus hondurensis</i>	X	X	X	X
<i>Lonchocarpus rugosus</i>	X	X	X	X
<i>Lonchocarpus sp.</i>	X			X
<i>Lonchocarpus xuul</i>	X	X	X	X
<i>Lysiloma latisiliquum</i>	X	X	X	X
<i>Mimosa bahamensis</i>	X	X	X	X
<i>Mimosa pigra</i>	X	X		X
<i>Piscidia piscipula</i>	X	X	X	X
<i>Pithecellobium dulce</i>		X	X	X
<i>Pithecellobium sp.</i>		X		
<i>Platymiscium yucatanum</i>		X	X	X
<i>Senna atomaria</i>	X	X	X	
<i>Senna racemosa</i>	X	X	X	X
<i>Zapoteca formosa</i>		X	X	X
<b>Hernandiaceae</b>				
<i>Gyrocarpus americanus</i>			X	
<b>Lamiaceae</b>				
<i>Callicarpa acuminata</i>	X	X	X	X
<i>Vitex gaumeri</i>	X	X	X	X
<b>Leguminoceae</b>				
<i>Dalbergia glabra</i>		X	X	

<b>Malpighiaceae</b>					
	<i>Bunchosia glandulosa</i>		X	X	X
	<i>Bunchosia swartziana</i>	X	X	X	X
	<i>Heteropterys brachiata</i>		X	X	X
	<i>Heteropterys laurifolia</i>		X	X	X
	<i>Heteropterys sp.</i>		X	X	
	<i>Hiraea reclinata</i>			X	
	<i>Malpighia glabra</i>	X	X	X	X
<b>Malvaceae</b>					
	<i>Ceiba aesculifolia</i>		X		X
	<i>Ceiba schottii</i>			X	X
	<i>Hampea trilobata</i>	X	X		
	<i>Helicteres baruensis</i>	X	X	X	X
	<i>Heliocarpus donnell-smithii</i>	X	X	X	X
	<i>Luehea candida</i>	X	X	X	
	<i>Luehea speciosa</i>	X	X	X	X
<b>Meliaceae</b>					
	<i>Trichilia glabra</i>		X	X	X
	<i>Trichilia hirta</i>				X
<b>Moraceae</b>					
	<i>Ficus cotinifolia</i>			X	
<b>Myrsinaceae</b>					
	<i>Ardisia escallonioides</i>		X	X	X
	<i>Parathesis cubana</i>		X	X	X
<b>Myrtaceae</b>					
	<i>Calyptranthes pallens</i>	X	X	X	X
	<i>Calyptranthes sp.</i>		X	X	X
	<i>Eugenia axillaris</i>	X	X	X	X
	<i>Eugenia buxifolia</i>		X	X	X
	<i>Psidium sartorianum</i>	X	X	X	X
<b>Nyctaginaceae</b>					
	<i>Neea psychotrioides</i>	X	X	X	X
	<i>Neea sp.</i>			X	X
	<i>Pisonia aculeata</i>	X	X	X	X
<b>Olacaceae</b>					

## Anexos

	<i>Schoepfia schreberi</i>				X
	<i>Ximenia americana</i>	X	X	X	
<b>Opiliaceae</b>					
	<i>Agonandra obtusifolia</i>		X	X	X
<b>Phyllantaceae</b>					
	<i>Astrocacia tremula</i>				X
<b>Polygalaceae</b>					
	<i>Securidaca diversifolia</i>	X		X	
<b>Polygonaceae</b>					
	<i>Coccoloba acapulcensis</i>		X	X	X
	<i>Coccoloba diversifolia</i>	X	X	X	X
	<i>Coccoloba sp.</i>			X	
	<i>Coccoloba spicata</i>	X	X	X	X
	<i>Gymnopodium floribundum</i>	X	X	X	X
	<i>Neomillspaughia emarginata</i>	X	X	X	X
<b>Ranunculaceae</b>					
	<i>Clematis dioica</i>				X
<b>Rhamnaceae</b>					
	<i>Colubrina elliptica</i>		X	X	X
	<i>Colubrina greggii</i>	X	X	X	X
	<i>Karwinskia humboldtiana</i>		X	X	X
	<i>Krugiodendron ferreum</i>	X	X	X	X
<b>Rubiaceae</b>					
	<i>Alseis yucatanensis</i>			X	
	<i>Asemnantha pubescens</i>		X	X	X
	<i>Chiococca alba</i>	X	X	X	X
	<i>Exostema caribaeum</i>	X	X	X	X
	<i>Exostema mexicanum</i>				X
	<i>Guettarda combsii</i>		X	X	X
	<i>Guettarda elliptica</i>	X	X	X	X
	<i>Guettarda gaumeri</i>	X	X	X	X
	<i>Hamelia patens</i>	X		X	
	<i>Hintonia octomera</i>		X	X	
	<i>Machaonia lindeniana</i>	X	X	X	X
	<i>Morinda yucatanensis</i>	X	X	X	X

	<i>Psychotria microdon</i>	X	X	X	X
	<i>Psychotria nervosa</i>		X		
	<i>Randia aculeata</i>	X			
	<i>Randia longiloba</i>		X	X	X
	<i>Randia obcordata</i>	X	X	X	X
	<i>Randia truncata</i>	X	X	X	X
<b>Rutaceae</b>					
	<i>Casimiroa tetrameria</i>	X	X		
	<i>Zanthoxylum caribaeum</i>		X	X	
	<i>Zanthoxylum procerum</i>			X	X
<b>Salicaceae</b>					
	<i>Casearia corymbosa</i>				X
	<i>Casearia emarginata</i>	X	X	X	X
	<i>Casearia sp.</i>			X	
	<i>Laetia thamnia</i>	X	X	X	X
	<i>Samyda yucatanensis</i>		X	X	X
	<i>Xylosma flexuosa</i>		X		
	<i>Zuelania guidonia</i>		X	X	X
<b>Sapindaceae</b>					
	<i>Blomia sp.</i>	X			
	<i>Cardiospermum corindum</i>		X	X	X
	<i>Paullinia cururu</i>		X	X	X
	<i>Serjania goniocarpa</i>	X	X	X	X
	<i>Talisia floresis</i>				
	<i>Talisia olivaeformis</i>	X	X	X	X
	<i>Thouinia paucidentata</i>	X	X	X	X
<b>Sapotaceae</b>					
	<i>Manilkara zapota</i>			X	
	<i>Sideroxylon obtusifolium</i>	X	X	X	X
<b>Solanaceae</b>					
	<i>Solanum erianthum</i>	X			
<b>Sterculiaceae</b>					
	<i>Ayenia fasciculata</i>	X	X	X	
<b>Theophrastaceae</b>					
	<i>Bonelia macrocarpa</i>		X	X	X

## Anexos

<b>Ulmaceae</b>					
	<i>Trema micrantha</i>	X			X
<b>Verbenaceae</b>					
	<i>Duranta repens</i>	X	X	X	X
	<i>Lantana camara</i>		X		
	<i>Lantana canescens</i>	X			X
	<i>Petrea volubilis</i>		X	X	X
<b>Violaceae</b>					
	<i>Hybanthus yucatanensis</i>	X	X	X	X
<b>Vitaceae</b>					
	<i>Cissus gossypifolia</i>		X	X	
	<i>Cissus microcarpa</i>		X	X	

La cruz indica presencia de la especie.

### Anexo 2. Lista de especies encontradas en la zona de estudio 2

Familia	Especie	Coberturas de vegetación				
		CV1	CV2	CV3	CV4	CV5
<b>Anacardiaceae</b>						
	<i>Astronium graveolens</i>	X	X	X	X	
	<i>Metopium brownei</i>		X	X	X	X
	<i>Spondias purpurea</i>				X	
	<i>Spondias radlkoferi</i>	X	X	X	X	X
	<i>Toxicodendron radicans</i>		X			
<b>Annonaceae</b>						
	<i>Annona primigenia</i>	X	X	X	X	
	<i>Malmea depressa</i>		X	X	X	X
	<i>Sapranthus campechianus</i>	X	X	X	X	X
<b>Apocynaceae</b>						
	<i>Cameraria latifolia</i>					X
	<i>Gonolobus cteniophorus</i>			X	X	
	<i>Marsdenia coulteri</i>			X		
	<i>Plumeria obtusa</i>					X
	<i>Tabernaemontana amygdalifolia</i>				X	

	<i>Thevetia ahouai</i>					X
	<i>Thevetia gaumeri</i>	X				X
	<i>Urechites andrieuxii</i>					X
<b>Araliaceae</b>						
	<i>Dendropanax arboreus</i>	X	X	X	X	X
	<i>Dendropanax schippii</i>		X			
<b>Areaceae</b>						
	<i>Chamaedorea seifrizii</i>	X				
	<i>Cryosophila stauracantha</i>				X	
	<i>Desmoncus orthacanthos</i>	X				
	<i>Desmoncus quasillarius</i>				X	
	<i>Sabal gretheriae</i>	X	X	X	X	X
	<i>Sabal japa</i>	X	X	X	X	X
	<i>Sabal mexicana</i>			X		
	<i>Sabal sp</i>			X	X	
	<i>Thrinax radiata</i>				X	X
<b>Asteraceae</b>						
	<i>Asteraceae sp</i>		X			
	<i>Eupatorium albicaule</i>		X	X		
	<i>Eupatorium odoratum</i>	X		X		
	<i>Lasianthaea fruticosa</i>	X	X	X		
	<i>Verbesine gigantea</i>	X	X			
	<i>Viguiera dentata</i>	X				
<b>Bignoniaceae</b>						
	<i>Amphilophium paniculatum var. Molle</i>	X				X
	<i>Amphilophium paniculatum var. panic</i>		X	X		
	<i>Arrabidaea floribunda</i>		X	X	X	
	<i>Arrabidaea podopogon</i>				X	X
	<i>Arrabidaea pubescens</i>	X	X	X	X	
	<i>Crescentia cujete</i>					X
	<i>Cydista potosina</i>	X	X	X	X	
	<i>Stizophyllum riparium</i>				X	
	<i>Tabebuia rosea</i>					X
<b>Bixaceae</b>						
	<i>Bixa orellana</i>	X				

## Anexos

	<i>Cochlospermum vitifolium</i>	X	X	X	X	X
<b>Bombacaceae</b>						
	<i>Ceiba pentandra</i>		X	X		X
	<i>Ceiba schottii</i>					X
	<i>Pseudobombax ellipticum</i>			X		
<b>Boraginaceae</b>						
	<i>Bouyeria pulchra</i>		X			
	<i>Cordia dodecandra</i>					X
	<i>Cordia gerascanthus</i>	X	X	X		
	<i>Cordia sp</i>			X		
	<i>Ehretia tinifolia</i>	X	X	X	X	
	<i>Toumefortia volubilis</i>			X		
<b>Brassicaceae</b>						
	<i>Forchhammeria trifoliata</i>			X		X
<b>Burseraceae</b>						
	<i>Bursera simaruba</i>	X	X	X	X	X
	<i>Protium copal</i>				X	
<b>Capparaceae</b>						
	<i>Capparis sp</i>					X
	<i>Crataeva tapia</i>					X
<b>Caricaceae</b>						
	<i>Carica papaya</i>	X			X	
<b>Cecropiaceae</b>						
	<i>Cedrela odorata</i>					X
<b>Celastraceae</b>						
	<i>Hippocratea excelsa</i>		X	X	X	X
	<i>Hippocratea volubilis</i>			X		
<b>Combretaceae</b>						
	<i>Bucida buceras</i>					X
	<i>Bucida spinosa</i>				X	X
<b>Ebenaceae</b>						
	<i>Diospyros anisandra</i>				X	X
	<i>Diospyros cuneata</i>		X	X	X	X
	<i>Diospyros verae-crucis</i>	X	X	X	X	X
	<i>Diospyros yatesiana</i>	X	X	X	X	

<b>Elaeocarpaceae</b>					
<i>Muntigia calabura</i>	X				
<b>Erythroxylaceae</b>					
<i>Erythroxylum confusum</i>			X		X
<i>Erythroxylum rotundifolium</i>			X		X
<b>Euphorbiaceae</b>					
<i>Cnidoscolus aconitifolius</i>	X	X	X		
<i>Cnidoscolus sp</i>	X				
<i>Croton arboreus</i>		X	X	X	X
<i>Croton glabellus</i>	X	X	X	X	X
<i>Croton icche</i>	X		X		X
<i>Croton lobatus</i>				X	
<i>Croton lundellii</i>				X	
<i>Croton reflexifolius</i>	X	X	X	X	X
<i>Gymnanthes lucida</i>			X	X	X
<i>Jatropha gaumeri</i>		X	X		X
<i>Sebastiania adenophora</i>		X	X		X
<b>Fabaceae</b>					
<i>Acacia cornigera</i>	X	X	X	X	X
<i>Acacia pennatula</i>			X		
<i>Albizia tomentosa</i>	X	X	X	X	
<i>Ateleia gummifera</i>					X
<i>Bauhinia divaricata</i>	X	X	X	X	
<i>Bauhinia unguolata</i>				X	X
<i>Caesalpinia gaumeri</i>		X	X		
<i>Caesalpinia mollis</i>				X	X
<i>Caesalpinia yucatanensis</i>			X		X
<i>Chloroleucon mangense</i>				X	
<i>Cojoba arborea</i>		X			
<i>Dalbergia glabra</i>	X	X	X	X	X
<i>Diphysa carthagenensis</i>					X
<i>Erythrina standleyana</i>			X	X	X
<i>Gliricidia maculata</i>		X			X
<i>Haematoxylum campechianum</i>		X			X
<i>Havardia albicans</i>					X

## Anexos

<i>Lonchocarpus castilloi</i>	X	X			X
<i>Lonchocarpus hondurensis</i>		X		X	X
<i>Lonchocarpus longistylus</i>		X			
<i>Lonchocarpus rugosus</i>	X	X	X	X	X
<i>Lonchocarpus xuul</i>	X	X		X	X
<i>Lonchocarpus yucatanensis</i>	X			X	
<i>Lysiloma latisiliquum</i>	X	X	X	X	X
<i>Mimosa bahamensis</i>		X	X		X
<i>Mucuna pruriens</i>	X				
<i>Phaseolus lunatus</i>	X				
<i>Piscidia piscipula</i>	X	X	X	X	X
<i>Pithecellobium dulce</i>					X
<i>Pithecellobium lanceolatum</i>	X		X		X
<i>Pithecellobium unguis-cati</i>		X	X		
<i>Platymiscium yucatanum</i>	X	X	X		X
<i>Senna undulata</i>	X			X	
<i>Senna villosa</i>		X			
<i>Swartzia cubensis</i>		X	X	X	
<i>Zygia sp</i>		X		X	X
<b>Lamiaceae</b>					
<i>Callicarpa acuminata</i>	X				
<i>Hyptis suaveolens</i>	X				
<b>Lauraceae</b>					
<i>Nectandra coriacea</i>		X	X	X	X
<i>Nectandra salicifolia</i>		X	X	X	X
<b>Malpighiaceae</b>					
<i>Bunchosia glandulosa</i>	X		X	X	X
<i>Bunchosia swartziana</i>		X	X	X	X
<i>Byrsonima bucidaefolia</i>			X		X
<i>Byrsonima crassifolia</i>			X		
<i>Heteropterys brachiata</i>			X	X	X
<i>Heteropterys laurifolia</i>					X
<i>Heteropterys lindeliana</i>					X
<i>Malpighia glabra</i>		X			X
<i>Malpighia lundellii</i>	X				X

<b>Malvaceae</b>					
<i>Abelmoschus esculentus</i>	X				
<i>Hampea trilobata</i>	X	X	X	X	X
<i>Luehea candida</i>	X	X	X	X	X
<i>Luehea speciosa</i>	X		X		
<i>Malvaviscus arboreus</i>	X	X	X		
<b>Meliaceae</b>					
<i>Guarea glabra</i>				X	X
<i>Swietenia macrophylla</i>		X	X	X	X
<i>Trichilia glabra</i>			X	X	X
<i>Trichilia hirta</i>	X		X		
<i>Trichilia minutiflora</i>				X	
<b>Menispermaceae</b>					
<i>Hyperbaena mexicana</i>					X
<i>Hyperbaena winzerlingii</i>					X
<b>Moraceae</b>					
<i>Brosimum alicastrum</i>			X	X	
<i>Chlorophora tinctoria</i>		X			
<i>Ficus carica</i>		X			X
<i>Ficus sp</i>				X	
<i>Ficus trigonata</i>	X				
<i>Trophys racemosa</i>	X	X			
<b>Myrsinaceae</b>					
<i>Ardisia escallonioides</i>		X	X	X	X
<i>Parathesis cubana</i>		X			X
<b>Myrtaceae</b>					
<i>Calyptranthes pallens</i>				X	
<i>Eugenia acapulcensis</i>		X	X	X	X
<i>Eugenia axillaris</i>		X	X		X
<i>Eugenia biflora</i>		X	X	X	X
<i>Eugenia buxifolia</i>		X	X	X	X
<i>Eugenia sp</i>			X	X	
<i>Eugenia sp2</i>		X		X	
<i>Eugenia sp3</i>		X			
<i>Eugenia winzerlingii</i>			X	X	X

## Anexos

	<i>Psidium sartorianum</i>	X	X	X	X	X
<b>Nyctaginaceae</b>						
	<i>Nea psychotrioides</i>					X
	<i>Neea psychotrioides</i>	X	X	X	X	X
	<i>Pisonia aculeata</i>	X	X	X	X	X
<b>Olacaceae</b>						
	<i>Ximenia americana</i>		X	X		X
<b>Opiliaceae</b>						
	<i>Agonandra macrocarpa</i>				X	X
<b>Passifloraceae</b>						
	<i>Passiflora foetida</i>	X		X		
<b>Piperaceae</b>						
	<i>Piper amalago</i>	X	X	X	X	
<b>Polygalaceae</b>						
	<i>Securidaca diversifolia</i>		X	X	X	X
<b>Polygonaceae</b>						
	<i>Coccoloba acapulcensis</i>	X	X	X	X	X
	<i>Coccoloba cozumelensis</i>		X	X	X	X
	<i>Coccoloba diversifolia</i>	X	X	X	X	X
	<i>Coccoloba sp</i>		X			
	<i>Coccoloba spicata</i>	X	X	X	X	X
	<i>Gymnopodium floribundum</i>		X			X
	<i>Neomillspaughia emarginata</i>		X	X	X	
<b>Putranjivaceae</b>						
	<i>Drypetes lateriflora</i>	X	X		X	X
<b>Rhamnaceae</b>						
	<i>Colubrina arborescens</i>	X	X	X		X
	<i>Krugiodendron ferreum</i>				X	X
<b>Rubiaceae</b>						
	<i>Alseis yucatanensis</i>		X	X	X	
	<i>Antirhea lucida</i>				X	X
	<i>Aseminantha pubescens</i>					X
	<i>Chiococca alba</i>					X
	<i>Chiococca coriacea</i>	X		X	X	
	<i>Cosmocalyx spectabilis</i>		X			X

<i>Exostema caribaeum</i>			X		
<i>Exostema mexicanum</i>			X	X	X
<i>Guettarda combsii</i>	X	X	X	X	
<i>Guettarda elliptica</i>		X	X		X
<i>Guettarda gaumeri</i>			X		X
<i>Guettarda macrosperma</i>					X
<i>Hamelia patens</i>	X	X	X	X	X
<i>Machaonia lindeniana</i>			X		X
<i>Psychotria microdon</i>	X	X	X		X
<i>Psychotria nervosa</i>	X	X		X	X
<i>Randia aculeata</i>			X		X
<i>Randia longiloba</i>					X
<i>Randia obcordata</i>		X	X	X	X
<i>Randia truncata</i>		X	X		X
<b>Rutaceae</b>					
<i>Amyris elemifera</i>	X	X	X	X	X
<i>Casimiroa tetrameria</i>		X	X		
<i>Esembeckia pentaphylla</i>		X			
<i>Zanthoxylum caribaeum</i>			X		
<i>Zanthoxylum procerum</i>			X		
<b>Salicaceae</b>					
<i>Casearia corymbosa</i>	X	X	X		X
<i>Laetia thamnia</i>	X	X	X	X	X
<i>Samyda yucatanensis</i>				X	
<i>Zuelania guidonia</i>	X	X	X	X	X
<b>Sapindaceae</b>					
<i>Allophylus cominia</i>	X	X	X	X	X
<i>Blomia prisca</i>				X	X
<i>Blomia sp</i>				X	
<i>Blomia sp2</i>				X	
<i>Cupania belizensis</i>	X		X	X	X
<i>Cupania dentata</i>		X			
<i>Exothea diphylla</i>	X	X	X	X	X
<i>Exothea paniculata</i>	X	X	X	X	X
<i>Paullinia cururu</i>		X	X	X	

## Anexos

	<i>Serjania yucatanensis</i>		X	X		X
	<i>Talisia floresii</i>		X			X
	<i>Talisia olivaeformis</i>	X	X	X	X	
	<i>Thinouia tomocarpa</i>				X	
	<i>Thouinia paucidentata</i>		X	X	X	
	<i>Urvillea ulmacea</i>			X		
<b>Sapotaceae</b>						
	<i>Chrysophyllum mexicanum</i>	X	X	X	X	X
	<i>Manilkara zapota</i>				X	X
	<i>Pouteria campechiana</i>		X	X	X	X
	<i>Pouteria reticulata</i>		X		X	X
	<i>Pouteria unicularis</i>			X		
	<i>Sideroxylon foetidissimum</i>					X
	<i>Sideroxylon obtusifolium</i>					X
	<i>Sideroxylon sp</i>			X		
<b>Simaroubaceae</b>						
	<i>Alvaradoa amorphoides</i>			X	X	
	<i>Picramnia antidesma</i>	X				
<b>Smilacaceae</b>						
	<i>Smilax spinosa</i>	X		X		
<b>Solanaceae</b>						
	<i>Solanum erianthum</i>	X	X	X		
<b>Sterculiaceae</b>						
	<i>Byttneria aculeata</i>		X			
	<i>Guazuma ulmifolia</i>	X	X			X
<b>Theaceae</b>						
	<i>Ternstroemia tepezapote</i>				X	X
<b>Theophrastaceae</b>						
	<i>Bonellia macrocarpa</i>			X		X
<b>Tiliaceae</b>						
	<i>Heliocarpus donnell-smithii</i>		X			
<b>Ulmaceae</b>						
	<i>Celtis iguanaea</i>		X			
	<i>Celtis trinervia</i>			X	X	
	<i>Trema micrantha</i>	X	X			

<b>Urticaceae</b>						
	<i>Cecropia peltata</i>	X	X	X		
<b>Verbenaceae</b>						
	<i>Comutia pyramidata</i>	X	X	X		X
	<i>Lantana canescens</i>	X				
	<i>Petrea volubilis</i>	X	X	X	X	X
	<i>Vitex gaumeri</i>	X	X	X	X	X
<b>Violaceae</b>						
	<i>Hybanthus yucatanensis</i>	X	X		X	
<b>Vitaceae</b>						
	<i>Cissus gossypifolia</i>		X	X	X	
	<i>Cissus microcarpa</i>				X	X
	<i>Cissus sp</i>			X		
	<i>Vitis tiliifolia</i>					X

La cruz indica presencia de la especie.

**Anexo 3.** Tablas de ANOVA de la comparación de cada atributo de la estructura de la vegetación de plantas juveniles, adultos y todos entre clases de vegetación de la zona de estudio 1.

		Grados de Libertad	Suma de Cuadrados	Cuadrado Medio	F	Sig.
<b>Abundancia</b>						
<b>Juveniles</b>	Entre grupos	3	30274.692	10091.564	28.355	.000
	Dentro grupos	272	96805.492	355.903		
	Total	275	127080.185			
<b>Adultos</b>	Entre grupos	3	32906.958	10968.986	79.223	.000
	Dentro grupos	272	37660.444	138.458		
	Total	275	70567.402			
<b>Todos</b>	Entre grupos	3	27363.373	9121.124	16.099	.000
	Dentro grupos	272	154102.612	566.554		
	Total	275	181465.986			
<b>Altura</b>						

## Anexos

<b>Juveniles</b>	Entre grupos	3	25.839	8.613	13.410	.000
	Dentro grupos	272	174.693	0.642		
	Total	275	200.531			
<b>Adultos</b>	Entre grupos	3	292.610	97.537	85.026	.000
	Dentro grupos	272	312.020	1.147		
	Total	275	604.629			
<b>Dosel</b>	Entre grupos	3	1027.966	342.655	56.991	.000
	Dentro grupos	272	1635.378	6.012		
	Total	275	2663.344			
<b>Área basal</b>						
<b>Juveniles</b>	Entre grupos	3	609.904	203.301	24.883	.000
	Dentro grupos	272	2222.360	8.170		
	Total	275	2832.265			
<b>Adultos</b>	Entre grupos	3	18495.757	6165.252	128.609	.000
	Dentro grupos	272	13039.113	47.938		
	Total	275	31534.870			
<b>Todos</b>	Entre grupos	3	13293.904	4431.301	82.841	.000
	Dentro grupos	272	14549.769	53.492		
	Total	275	27843.673			
<b>Densidad de especies</b>						
<b>Juveniles</b>	Entre grupos	3	957.532	319.177	14.049	.000
	Dentro grupos	272	6179.378	22.718		
	Total	275	7136.909			
<b>Adultos</b>	Entre grupos	3	2703.689	901.230	90.984	.000
	Dentro grupos	272	2694.264	9.905		
	Total	275	5397.953			
<b>Todos</b>	Entre grupos	3	3943.827	1314.609	46.909	.000
	Dentro grupos	272	7622.735	28.025		
	Total	275	11566.562			

**Anexo 4.** Tablas de ANOVA de la comparación de cada atributo de la estructura de la vegetación de plantas juveniles, adultos y todos entre clases de vegetación de la zona de estudio 2.

		Grados de Libertad	Suma de Cuadrados	Cuadrado Medio	F	Sig.
<b>Abundancia</b>						
<b>Juveniles</b>	Entre grupos	3	9836.063	3278.688	7.942	.000
	Dentro grupos	63	26007.608	412.819		
	Total	66	35843.672			
<b>Adultos</b>	Entre grupos	3	11098.260	3699.420	21.198	.000
	Dentro grupos	63	10994.814	174.521		
	Total	66	22093.075			
<b>Todos</b>	Entre grupos	3	7668.625	2556.208	4.243	.009
	Dentro grupos	63	37950.569	602.390		
	Total	66	45619.194	3278.688		
<b>Altura</b>						
<b>Juveniles</b>	Entre grupos	3	29.259	9.753	23.304	.000
	Dentro grupos	63	26.366	.419		
	Total	66	55.625			
<b>Adultos</b>	Entre grupos	3	397.206	132.402	61.633	.000
	Dentro grupos	63	135.339	2.148		
	Total	66	532.545			
<b>Dosel</b>	Entre grupos	3	1376.286	458.762	71.864	.000
	Dentro grupos	63	402.178	6.384		
	Total	66	1778.465			
<b>Área basal</b>						
<b>Juveniles</b>	Entre grupos	3	178.147	59.382	8.149	.000
	Dentro grupos	63	459.107	7.287		
	Total	66	637.254			
<b>Adultos</b>	Entre grupos	3	21465.039	7155.013	41.577	.000
	Dentro grupos	63	10841.786	172.092		
	Total	66	32306.826			
<b>Todos</b>	Entre grupos	3	18742.496	6247.499	37.557	.000
	Dentro grupos	63	10479.844	166.347		
	Total	66	29222.340			

## Anexos

<b>Densidad de especies</b>						
<b>Juveniles</b>	Entre grupos	3	141.421	47.140	2.107	.108
	Dentro grupos	63	1409.683	22.376		
	Total	66	1551.104			
<b>Adultos</b>	Entre grupos	3	1284.859	428.286	24.447	.000
	Dentro grupos	63	1103.708	17.519		
	Total	66	2388.567			
<b>Todos</b>	Entre grupos	3	494.185	164.728	4.334	.008
	Dentro grupos	63	2394.382	38.006		
	Total	66	2888.567			

**Anexo 5.** Tablas de ANOVA bifactorial de la comparación de la estructura de la vegetación de ambos tipos de bosque tropical seco en plantas juveniles, adultos y todos.

		<b>Grados de Libertad</b>	<b>Suma de Cuadrados</b>	<b>Cuadrado Medio</b>	<b>F</b>	<b>Sig.</b>
<b>Abundancia</b>						
<b>Juveniles</b>	Bosques	1	83.1	83.1	0.2176	0.641182
	Edad sucesión	3	22742.1	7580.7	19.8483	0.000000
	Interacción	3	766.0	255.3	0.6685	0.571884
	Total	341	162483.5			
<b>Adultos</b>	Bosques	1	2.1	2.1	0.0118	0.913445
	Edad sucesión	3	23464.6	7821.5	43.8635	0.000000
	Interacción	3	54.1	18.0	0.1012	0.959295
	Total	341	93308.6			
<b>Todos</b>	Bosques	1	57.2	57.2	0.093	0.761202
	Edad sucesión	3	17086.9	5695.6	9.211	0.000007
	Interacción	3	1069.0	356.3	0.576	0.630970
	Total	341	226927.8			
<b>Altura</b>						
<b>Juveniles</b>	Bosques	1	0.576	0.576	0.968	0.325952

	Edad sucesión	3	36.020	12.007	20.187	0.000000
	Interacción	3	4.195	1.398	2.351	0.072196
	Total	341	249.199			
	Bosques	1	0.002	0.002	0.002	0.968691
<b>Adultos</b>	Edad sucesión	3	490.509	163.503	108.204	0.000000
	Interacción	3	62.967	20.989	13.890	0.000000
	Total	341	1125.850			
	Bosques	1	23.06	23.06	5.462	0.020028
<b>Dosel</b>	Edad sucesión	3	1242.30	414.10	98.088	0.000000
	Interacción	3	121.36	40.45	9.582	0.000004
	Total	341	3004.89			
<b>Área basal</b>						
	Bosques	1	6.978	6.978	0.858	0.355
<b>Juveniles</b>	Edad sucesión	3	468.074	156.025	19.190	0.000
	Interacción	3	13.726	4.575	0.563	0.640
	Total	341	3495.730			
	Bosques	1	6287.27	6287.27	83.7984	0.000000
<b>Adultos</b>	Edad sucesión	3	30546.45	10182.15	135.7103	0.000000
	Interacción	3	3650.52	1216.84	16.2184	0.000000
	Total	341	74765.68			
	Bosques	1	5954.8	5954.8	76.585	0.000000
<b>Todos</b>	Edad sucesión	3	24978.1	8326.0	107.082	0.000000
	Interacción	3	3359.4	1119.8	14.402	0.000000
	Total	341	66878.9			
<b>Densidad de especies</b>						
	Bosques	1	73.03	73.03	3.076	0.080363
<b>Juveniles</b>	Edad sucesión	3	214.20	71.40	3.007	0.030433
	Interacción	3	273.90	91.30	3.846	0.009935
	Total	341	8727.98			
	Bosques	1	1.82	1.82	0.1371	0.711454
<b>Adultos</b>	Edad sucesión	3	2459.80	819.93	61.6465	0.000000
	Interacción	3	16.72	5.57	0.4190	0.739453
	Total	341	7781.21			
<b>Todos</b>	Bosques	1	100.13	100.13	3.116	0.078437

## Anexos

Edad sucesión	3	1761.87	587.29	18.276	0.000000
Interacción	3	205.11	68.37	2.128	0.096528
Total	341	14504.51			

**Anexo 6.** Coeficientes de regresión estandarizados de los tres grupos de variables para los atributos de la estructura de la vegetación en la zona de estudio 1.

Variable dependiente	Variable predictiva	Plantas juveniles	Plantas adultas	Todas las plantas
Abundancia		$R^2 = 0.394$	$R^2 = 0.414$	$R^2 = 0.198$
	Edad	-0.308	0.341	
	Arena		0.241	0.24
	TECI		-0.167	
	V1			0.130
	V3	0.17		
	V4	-0.143		-0.161
	V7		-0.204	
	V12	0.123		0.166
	V17	0.182		0.191
V18	-0.102			
V22	-0.146			
Altura		$R^2 = 0.46$	$R^2 = 0.577$	$R^2 = 0.59$
	Edad		0.314	0.438
	Arena		0.16	
	Limo			-0.101
	K		-0.145	
	CIC		0.269	
	CE	0.144		
	PD		-0.296	-0.225
	PLAND	-0.418	-0.78	-0.537
	ED	0.518	0.747	0.502
	TECI			-0.201
	V1	-0.256		
	V2	0.245		
	V3	-0.201		
	V7	0.149		
	V9	-0.188		
	V10	0.103		
V17	-0.228			
V23	0.110			
V34			-0.082	
Área basal		$R^2 = 0.338$	$R^2 = 0.624$	$R^2 = 0.548$
	Edad	-0.321	0.724	0.63
	TECI		-0.151	
	ED		-0.143	
	V1	0.107		
V4	-0.174			

	V7			-0.195
	V12	0.147		0.153
	V17	0.14		
	V34			-0.1
Densidad de especies		$R^2 = 0.222$	$R^2 = 0.539$	$R^2 = 0.356$
	Edad	0.184	0.401	0.368
	Arena	0.243	0.226	0.225
	P		-0.138	-0.155
	CE			0.147
	CIC		0.27	
	V2	-0.21		-0.202
	V5		0.101	
	V7		-0.192	
	V13		0.11	
	V15		0.112	
	V17	0.209		
	V21	-0.119		-0.114
	V32		0.107	
	V34		-0.107	-0.126

**Anexo 7.** Coeficientes de regresión estandarizados de los tres grupos de variables para los atributos de la estructura de la vegetación en la zona de estudio 2.

Variable dependiente	Variable predictiva	Plantas juveniles	Plantas adultas	Todas las plantas
Abundancia		$R^2 = 0.484$	$R^2 = 0.401$	$R^2 = 0.463$
	Edad		0.452	0.328
	P			-0.296
	Na	0.176		
	MO	0.233		
	TECI	-0.354		-0.445
	ED	-0.265		
	V1		0.241	
	V3	0.215		0.237
	V11	-0.196		
	V13			0.176
V15			0.227	
Altura		$R^2 = 0.455$	$R^2 = 0.75$	$R^2 = 0.697$
	Edad	0.218	0.595	0.486
	Arena		0.312	0.404
	ED	0.356	0.367	
	V7	0.182		
	V11	0.25	0.166	0.144
Área basal		$R^2 = 0.516$	$R^2 = 0.707$	$R^2 = 0.68$
	Edad		0.683	0.762
	Limo	-0.313		
	P		0.198	0.194
	ED	-0.18		

## Anexos

---

---

	TECI	-0.333		
	V1		0.172	0.241
	V3	0.295		
	V12	-0.184		
	V13	0.195		
Densidad de especies		$R^2 = 0.174$	$R^2 = 0.483$	$R^2 = 0.26$
	Edad		0.606	0.319
	P	-0.34		
	V11	0.27	0.204	0.221