

**DOCTORADO EN CIENCIAS Y
BIOTECNOLOGÍA DE PLANTAS**

**Efectos de las lianas y del huracán Wilma sobre
el crecimiento y la caída de los árboles en
Solferino, Quintana Roo, México**

Tesis que para obtener el grado de
Doctor en Ciencias Presenta:

BIOL. EDGARDO ISRAEL GARRIDO PÉREZ

Centro de Investigación Científica de Yucatán, A.C.

Mérida, Yucatán, México



Reconocimientos

A los Directores de esta tesis: Dr. Juan Manuel Dupuy Rada y Dr. Rafael Durán García; amigos en las malas y en las buenas. Antes que ellos, otro amigo real, el Dr. José Luis Andrade dirigió este trabajo luego del deceso de la Dra. Ingrid Olmsted; primera Directora. ¡Gracias Ingrid por legarme el cariño de un pueblo noble, alegre y machetero! También fueron sínodos los Dres. Víctor Parra Tabla (cuya tolerancia es encomiable), Luz María Calvo, Roger Orellana, y Stefan Schnitzer; todos gente ejemplar. Los dueños de las tierras estudiadas: José "Pepe" Quintal, Rosendo Can, Saúl Ancona, Roberto Antonio Lara (también Comisario ejidal), y mi hermano Mario Ucán May me honraron con su amistad. El propio Mario, Miguel Angel Canul Sosa, Manuel Domínguez y Balbina Ancona de Ucan dieron ayuda vital en el campo. También: Braulio Barredo, Joel Cahum, Leonardo Ancona, Ezequiel Tuz, Eleonael Ancona, José Quintal hijo, Jorge Sanguino, Luis Simá, José Carlos Cervera, Fernanda Ricalde, Carlos Manuel Sánchez, *Amilcar* y *Danny*. Leticia Sánchez Cornelio, mi hermana tabasqueña, también ayudó. El Dr. Gerhard Gerold y sus colaboradores en el Laboratorio de Geografía Física y Ecología del Paisaje de la Universidad de Goettingen (Alemania) dieron apoyo académico, moral y logístico rápidos y accesibles las 24 horas del día, todo el año. Becaron el estudio: el Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACYT, México), el Servicio Alemán de Intercambio Académico (DAAD) y la Organización de Estados Americanos (OEA). Gracias al Dr. Alfonso Larqué y demás autoridades del CICY y a todo México por permitir que un servidor y otros panameños estudiemos aquí. Gracias a los Dioses mayas y a los *Aluxob* por los regalos que posibilitaron esta investigación. ¡Salud a los descendientes naturales y espirituales de los *Cruzob* en todo Quintana Roo! A la memoria de Ingrid Olmsted, Camilo Ancona, Heriberto Tah, Armando Escamilla y Nikolai Piven.

Contenido

Lista de tablas y figuras.....	IX
TABLAS.....	IX
FIGURAS.....	X
Lista de abreviaturas.....	XIII
Resumen.....	XV
Abstract.....	XVII
Capítulo 1: Introducción General.....	1
1.1. ANTECEDENTES.....	1
1.1.a. Abundancia de las lianas y factores que favorecen.....	1
1.1.b. Dos líneas de investigación complementarias sobre las relaciones entre lianas y árboles.....	4
1.1.c. Patrones y evidencias de los estudios de ocurrencia.....	6
1.1.d. Lianas (y epífitas) vs árboles: ¿Existe el parasitismo estructural entre las plantas vasculares?.....	7
1.1.e. ¿Reducen las lianas a la reproducción de los árboles?.....	10
1.1.f. ¿Poseen los árboles adaptaciones para evitar a las lianas y deshacerse de ellas?.....	11

1.1.g. El enfoque competitivo sobre las relaciones entre lianas y árboles.....	12
1.2. HIPÓTESIS.....	16
1.2.a. Hipótesis I (o del efecto diferencial de las lianas sobre los árboles).....	16
1.2.b. Las lianas y los cambios de abundancia relativa de las especies arbóreas.....	18
1.2.c. Efectos de la corta de lianas sobre los brinzales.....	23
1.2.d. Daños mecánicos de las lianas a los árboles.....	24
1.2.e. Dos hipótesis de Francis Putz sobre el rol de las lianas en zonas de huracanes.....	24
1.3. PLANTEAMIENTO DEL PROBLEMA.....	26
1.4. OBJETIVOS.....	27
1.5. ESTRATEGIA EXPERIMENTAL.....	28
1.6. REFERENCIAS.....	29
Capítulo 2: Crecimiento de Árboles y Brinzales en Respuesta a las Lianas en Selvas de Distintas Edades en Quintana Roo, México.....	39
2.1. RESUMEN.....	39
2.2. ABSTRACT.....	40

2.3. INTRODUCCIÓN.....	40
2.4. MATERIALES Y MÉTODOS.....	44
2.4.1. Lugar del estudio y emplazamiento de las parcelas.....	44
2.4.2. El trabajo de campo.....	45
2.4.3. Análisis de los datos.....	48
2.4.3.a. Efectos de la corta de lianas y la edad de la selva sobre la comunidad arbórea.....	49
2.4.3.b. Efecto de la corta de lianas sobre distintas especies arbóreas.....	49
2.4.3.c. Efectos de las abundancias de lianas y de árboles por parcela sobre el crecimiento de la comunidad de árboles.....	50
2.4.3.d. Efectos de la cobertura de lianas (carga de lianas) por árbol sobre el crecimiento de éstos.....	51
2.5. RESULTADOS.....	52
2.5.1. Efectos de la corta de lianas y la edad de la selva sobre la comunidad arbórea.....	54
2.5.2. Efecto de la corta de lianas sobre las diferentes especies de árboles.....	56

2.5.3. Efectos de las abundancias de lianas y árboles por parcela sobre el crecimiento de la comunidad arbórea.....	58
2.5.4. Efecto de la cobertura de lianas de cada árbol sobre el crecimiento de los árboles.....	59
2.5.5. Efecto de la corta de lianas sobre el crecimiento de los brinzales.....	61
2.6. DISCUSIÓN.....	64
2.6.1. Efectos de la abundancia de las lianas.....	64
2.6.2. Las lianas y la sucesión secundaria.....	66
2.6.3. La abundancia de lianas y la hipótesis diferencial.....	67
2.6.4. Lianas y cambios en la composición de especies arbóreas.....	68
2.6.5. Carga de lianas e hipótesis diferencial.....	69
2.7. REFERENCIAS.....	71
Capítulo 3: Efectos de las Lianas y del Huracán Wilma sobre los daños a los árboles en la Península de Yucatán, México.....	79
3.1. RESUMEN.....	79
3.2. ABSTRACT.....	80

3.5. ACKNOWLEDGEMENTS.....87

3.6. REFERENCES.....87

Capítulo 4: Discusión General: enriqueciendo a la hipótesis diferencial y aplicándola a los cambios en las selvas.....91

4.1. RESUMEN.....91

4.2. ABSTRACT.....92

4.3. RESULTADOS QUE ENRIQUECEN A LA HIPÓTESIS DIFERENCIAL.....92

4.4. UNA VERSIÓN ENRIQUECIDA DE LA HIPÓTESIS DIFERENCIAL.....97

4.5. ¿DÓNDE INVESTIGAR LAS RELACIONES LIANA-ÁRBOL USANDO LA HIPÓTESIS DIFERENCIAL ENRIQUECIDA?.....98

4.6. MECANISMOS POR LOS CUALES LAS LIANAS AFECTAN A LOS ÁRBOLES.....99

4.7. RESULTADOS POSIBLES DE LAS INTERACCIONES ENTRE LIANAS Y ÁRBOLES...100

4.8. VARIACIONES ESPACIALES DE LOS EFECTOS DE LAS LIANAS SOBRE LOS ÁRBOLES.....102

4.8.1. El área que ocupa una población arbórea..102

4.8.2. El fragmento de selva como unidad espacial.....	102
4.8.3. El paisaje como unidad espacial.....	103
4.9. VARIACIONES TEMPORALES DE LOS EFECTOS DE LAS LIANAS SOBRE LOS ÁRBOLES.....	106
4.9.1. Estacionalidad.....	106
4.9.2. Ontogenia.....	109
4.9.3. Sucesión secundaria y dinámica de claros..	111
4.11. REFERENCIAS.....	120
Conclusiones Generales.....	131
Perspectivas.....	132
Apéndice I: Lista de especies de árboles.....	134
Apéndice II: Lista de especies de lianas.....	137

Lista de tablas y figuras

TABLAS

Tabla 2.1. Resultados del ANOVA de dos vías que muestran los efectos de la corta de lianas, la edad de la selva y la interacción entre ambas sobre la Tasa de crecimiento relativo del área basal de la comunidad arbórea en 12 parcelas de Selva mediana subperennifolia con edades diferentes en el norte de Quintana Roo, México.....54

Tabla 2.2. Características promedio de los árboles ≥ 3.16 cm de diámetro a la altura del pecho y las lianas ≥ 1 cm de diámetro a nivel del suelo en 12 parcelas experimentales de 20 m x 20-m de Selvas medianas subperennifolias.....55

Tabla 2.3. Resultados de ANCOVA de dos vías que muestran los efectos de: la corta de lianas, la edad de la selva, el factor de interacción entre ambas y la covariable área basal de lianas/área basal de árboles sobre C_{AB} de las comunidades arbóreas en 12 parcelas de Selva mediana subperennifolia de distintas edades en el norte de Quintana Roo, México.....59

Table 3.1. Mean characteristics of trees ≥ 3.16 cm diameter at breast height and lianas ≥ 1 cm diameter at ground level in 12 experimental 20 m x 20-m plots in secondary tropical dry forest stands exposed to Hurricane Wilma in north-east Yucatan Peninsula, Mexico.....82

Tabla 4.1. Características de las parcelas que afectaron a los árboles en este estudio.....93

FIGURAS

Figura 1-1. Dos líneas de investigación complementarias sobre las relaciones entre lianas y árboles.....4

Figura 1-2. Competencia real y competencia aparente entre una especie de árbol y una especie de liana.....14

Figura 2-1. Ejemplos de tres categorías (tipos) de coberturas por lianas que hospedaban los árboles.....47

Figura 2-2. Áreas basales de las especies de lianas presentes en: seis parcelas de selva ≥ 55 años y seis parcelas de selva de 10-18 años.....53

Figura 2-3. Tasas de crecimiento relativo de las circunferencias para los árboles en las selvas: (a) ≥ 55 años y (b) de 10-18 años de abandono para: parcelas con lianas sin cortar y cortadas.....57

Figura 2-4. Tasa de crecimiento relativo de la circunferencia de los árboles con cuatro categorías diferentes de cobertura por lianas para 6 parcelas de selva ≥ 55 años y 6 de selva de 10-18 años.....60

Figura 2-5. Tasas de crecimiento relativo de los brinzales en selvas de (a) ≥ 55 años y (b) 10-18 años para: parcelas con lianas sin cortar y cortadas.....63

Figure 3-1. Frequency distribution of number of hosted Lianas ≥ 3.16 cm dbh in > 55 -y-old and 10-18y-old stands of secondary tropical dry forest in the Yucatan Peninsula.....84

Figura 4-1. Interacción entre lianas y árboles según la hipótesis diferencial modificada y posibles resultados.....95

Figura 4-2. Sucesión secundaria en sitios con: (a) pocos,
y (b) muchos disturbios recurrentes.....113



Lista de abreviaturas

- AB:** área basal
ANCOVA: Análisis de co-varianza
ANOVA: Análisis de varianza
C: Crecimiento anual
c: circunferencia
C_{AB}: Crecimiento anual en área basal
cm: centímetros
com. pers.: comunicación personal
CTFS: Centre for Tropical Forest Science (Centro de Ciencias Forestales Tropicales)
dap: diámetro a la altura del pecho (o sea a 1.3 metros sobre el nivel del suelo)
dbh: diameter at breast height (= dap)
EE: Error Estándar
en prep.: en preparación
F: estadístico de prueba de Fisher
Fig. : figura
gl: grados de libertad
ha: hectáreas
hPa: hectopascales
ICRAF: International Center for Research in Agroforestry
INEGI: Instituto Nacional de Estadísticas, Geografía e Informática
km: kilómetros
km h⁻¹: kilómetros por hora
KW: Estadístico de prueba de Kruskal-Wallis
m: metros
m asl: meters above sea level (metros sobre el nivel del mar)
m²: metros cuadrados
≥ : igual o superior a
mm: milímetros
mo: months (meses)

n: tamaño de muestra
N: Norte; a veces tamaño de muestra
obs. pers.: observación personal
P: valor de probabilidad (P-valor)
pers. com.: personal communication (comunicación personal)
%: porcentaje
%HFT: percentage of hurricane-felled trees (porcentaje de árboles derribados por huracán)
R: coeficiente de correlación
R²: coeficiente de regresión
RAINFOR: Red Amazónica de Inventarios Forestales
TCR: Tasa de crecimiento relativo
TCR_{AB}: Tasa de crecimiento relativo en área basal
TCR_b: Tasa de crecimiento relativo de los brinzales
TCR_c: Tasa de crecimiento relativo en circunferencia
W: western (oeste)

Resumen

Las lianas (bejucos leñosos) colonizan vigorosamente las zonas perturbadas como: los claros que se forman cuando un huracán derriba un árbol y las milpas abandonadas. Hay evidencias de que las lianas: (a) reducen el crecimiento de los árboles, por ejemplo mediante competencia por los recursos del suelo y la luz, y (b) producen un sobrepeso y fuerzas de tensión sobre los árboles que aumenta los riesgos de caída de estos, por ejemplo, cuando azota un huracán. Ambos procesos fueron estudiados en el Ejido Solferino (Noreste de la Península de Yucatán). Se instalaron tres pares de parcelas de 20 m x 20 m en rodales de 10-18 años- y otros tres pares de parcelas en rodales ≥ 55 años de abandono. Se midieron e identificaron todos los árboles de diámetro ≥ 3.16 cm y las lianas ≥ 1 cm de diámetro. Se cortaron las lianas en una parcela de cada par y se volvieron a medir los árboles 17 meses después. Dos meses después de este segundo censo, el huracán Wilma azotó las parcelas, luego de lo cual se cuantificó el porcentaje de árboles caídos. La especie de liana *Dalbergia glabra* Standl. (Leguminosae Papilionoideae) dominó los rodales de 10-18 años y allí el crecimiento de los árboles aumentó y se asoció con una mayor abundancia de lianas y el huracán derribó un porcentaje relativamente bajo de árboles. Todo lo contrario (menor crecimiento y mayor derribo) sucedió en rodales de edad sucesional ≥ 55 años. Allí la abundancia de lianas fue menor y las lianas dominantes pertenecieron a las familias Bignoniaceae y Sapindaceae. Todo eso sugiere que el rol de las lianas varía según su composición taxonómica, sus abundancias y durante la sucesión y otros cambios temporales.

Abstract

Lianas (woody vines) perform a vigorous colonization of disturbed areas like hurricane tree-felled gaps and abandoned fields. Current evidences suggest that lianas: (a) reduce tree-growth, for example outcompeting them per light or soil resources, and (b) overweight and pull trees in the canopy thereby increasing risks of tree-fell, especially during hurricanes. Both processes were studied in the peasant's community of Ejido Solferino (North eastern Yucatan Peninsula). Three pairs of plots 20 m x 20 m each were installed on 10-18 y-old fallows and other three pairs on ≥ 55 -y-old forest. All trees ≥ 3.16 cm diameter and lianas ≥ 1 cm diameter were measured and identified. All lianas were cut on one plot of each pair and trees were re-measured 17 months afterwards. Two months after this second census, Hurricane Wilma stroke the plots. After this, the percentage of hurricane-felled trees per plot was determined. Liana-species *Dalbergia glabra* Standl. (Leguminosae Papilionoideae) dominated plots on the 10-18 y-old forest where tree-growth was enhanced in association to a higher abundance of lianas. Percent of hurricane-felled trees was also relatively low there. Just the opposite occurred on the ≥ 55 y-old forest. They had a lower liana abundance and dominant lianas belonged to the Bignoniaceae and Sapindaceae families. All these suggests that the role of lianas changes depending on their taxonomic composition, abundance and during secondary succession and other temporal changes.

Capítulo 1

Introducción General*

1.1. ANTECEDENTES

1.1.a. Abundancia de las lianas y factores que la favorecen

Las lianas o bejucos trepadores leñosos son muy abundantes en los trópicos y escasos en las zonas templadas (Schnitzer, 2005). Por eso, desde hace más de 50 años se las considera representativas de las selvas tropicales (Leigh, 1982). Allí, dependiendo de la localidad, entre un 33 y un 79% de los árboles hospedan lianas, las cuales componen alrededor del 25% de la flora leñosa en las tierras bajas (Pinard & Putz, 1994; Campbell & Newberry, 1993; Gentry, 1991; Putz, 1984a). Pese a ello, la mayoría de los conocimientos actuales sobre la ecología de las lianas comenzaron a obtenerse en la década de 1980, quizás por lo difícil que es estudiarlas debido a su hábito trepador y a que se desarrollan en el dosel de las selvas.

Evidencias crecientes han llevado a sugerir que las lianas reducen la reproducción de los árboles mediante la competencia por los recursos del suelo, o por el "parasitismo estructural" (ver revisiones en Schnitzer & Bongers 2002 y Lex *et al.* 1998). Se puede definir al parasitismo estructural como: (a) la reducción de la adecuación de una planta debido a que otra que vive sobre ella la afecta anatómica, histológica y fisiológicamente. Lo hace (b) sin quitarle agua o nutrientes de sus tejidos y (c) sin que los órganos externos de la planta hospedada (raíces u hojas) interfieran con la captación de

* Los capítulos 1 y 4 se están integrando en un sólo documento de revisión titulado *Las lianas, su proliferación y sus relaciones con los árboles*. Co-autores: Edgardo I. Garrido-Pérez, Rafael Durán-García, Juan Manuel Dupuy (CICY, México) y Gerhard Gerold (Universidad de Goettingen, Alemania). El manuscrito será enviado a la *Revista de Biología tropical*.

recursos del hospedero en el suelo o en el dosel (Kainer *et al.*, 2006; Montaña *et al.*, 1997; Stevens, 1987). Cualesquiera sean los mecanismos de interacción entre lianas y árboles, el rol de las lianas en las comunidades vegetales es mayor donde éstas proliferan.

Las lianas proliferan en los bordes, los claros y las selvas secundarias (Caballé & Martin, 2001; Laurance *et al.*, 2001; De Walt *et al.*, 2000; Schnitzer *et al.*, 2000). Por ello la creciente fragmentación de las selvas, la incidencia de perturbaciones de mayor intensidad y el abandono de los sitios de uso agropecuario contribuyen a la proliferación de las lianas. Esto se debe a: (1) la gran capacidad de las lianas adultas de sobrevivir a los disturbios, (2) su colonización de sitios abiertos mediante ramas laterales, combinada con (3) la lluvia y bancos de semillas y (4) las lianas juveniles que, antes del disturbio, forman parte de la vegetación de avanzada y que persisten luego del disturbio (Schnitzer & Carson, 2001; Peñalosa, 1984).

Las lianas abundan en selvas con una marcada estación seca (Gentry, 1991). Se ha propuesto que esto se debe a que producen raíces más profundas que los árboles, además de que sus amplios vasos vasculares conducen el agua más eficientemente que los árboles. Ambas cualidades las facultan para adquirir agua durante la estación seca, permitiendo que muchas sean perennifolias (Schnitzer, 2005). También se plantea que esto les brinda ventajas con respecto a los árboles, dado que siguen fotosintetizando durante la sequía mientras los árboles no lo hacen (Cai, 2007; Andrade *et al.*, 2005; Schnitzer, 2005; Restom & Nepstad, 2004).

Al igual que la tala selectiva, el aumento del CO₂ atmosférico puede acelerar la dinámica de claros al hacer que los árboles crezcan y caigan más rápido, incrementando así la abundancia de lianas con respecto a los árboles (Wright *et al.*, 2004; Gerwing & Vidal, 2002; Phillips *et al.*, 2002; Gerwing, 2001; Phillips & Gentry, 1994). Cuando las lianas colonizan un

claro retardan el cierre de éste por los árboles, afectando así su regeneración (Parren, 2003; Schnitzer *et al.*, 2000).

Otro modo como el cambio climático global puede favorecer a las lianas es aumentando la intensidad de los huracanes (Emanuel, 2003; 1987). Cuando los huracanes devastan amplias zonas selváticas, los propágulos de los árboles no llenan muchos de los espacios abiertos (Lomáscolo & Aide, 2001; Vandermeer *et al.*, 2000), lo cual debe favorecer a las lianas. Aún en los casos en que no hay devastación de amplias zonas, sino quiebre o desarraigo de árboles individuales en la selva (e.g. Ostertag *et al.*, 2005; Asner & Goldstein, 1997; Whigham *et al.*, 1991), los claros que produce un huracán son colonizados por las lianas (Schnitzer *et al.*, 2000). En zonas de huracanes, muchos árboles que rebrotan después de que los quiebra un ciclón son rotos otra vez por ciclones posteriores (Ostertag *et al.*, 2005). Eso no sólo retarda al cierre de los claros, sino que contribuye a que aumente el número de éstos a través de los años, dado que los ciclones también quiebran árboles sanos. Todo ello brinda más micrositios disponibles para la colonización por las lianas.

En síntesis, la proliferación de las lianas en los trópicos se ve favorecida por: la fragmentación de las selvas primarias, el abandono de áreas deforestadas y el consiguiente aumento en la cobertura de selvas secundarias, las perturbaciones naturales (ciclones) y humanas (tala selectiva) y el cambio climático global. Por ello, es importante investigar hasta qué grado las lianas parasitan a los árboles o compiten con ellos y qué efectos puede tener esto en la estructura, composición y dinámica de las selvas.

1.1.b. Dos líneas de investigación complementarias sobre las relaciones entre lianas y árboles

Se puede clasificar al estudio de las relaciones entre lianas y árboles en al menos dos líneas de investigación complementarias (Fig. 1-1).



Figura 1-1. Dos líneas de investigación complementarias sobre las relaciones entre lianas y árboles. Ver explicación en el texto.

La primera línea de investigación puede denominarse *estudios de ocurrencia y asociación*, porque averigua dónde y por qué *ocurren* las relaciones entre lianas y árboles, y entre cuáles lianas y cuáles árboles.

La segunda línea de investigación averigua qué sucede una vez que ocurre la relación entre lianas y árboles. Se investigan los efectos de las lianas sobre el crecimiento y reproducción de los árboles y los mecanismos que causan dichos efectos. Estos trabajos se puede denominar como *estudios sobre mecanismos y consecuencias* de las relaciones liana-árbol. Dicha línea de investigación se puede enriquecer en el futuro con estudios sobre las consecuencias de estas relaciones sobre la estructura y dinámica de las comunidades vegetales.

La mayoría de los estudios sobre mecanismos y consecuencias tiene un “enfoque competitivo”. Es el caso de los estudios que demostraron que hay especies arbóreas cuyo crecimiento y obtención de agua mejoran al cortar las lianas (e.g. Vidal *et al.*, 2002; Pérez-Salicrup & Barker, 2000). Sólo dos estudios enfocan las relaciones entre lianas y árboles desde el punto de vista del parasitismo estructural (Kainer *et al.*, 2006; Stevens, 1987). Por su parte, los estudios de ocurrencia incluyen una amplia gama de evidencias biogeográficas (e.g. Gentry, 1991), de inventarios florísticos locales (e.g. Malizia & Grau, 2006) y cuantificaciones del porcentaje de árboles de distintos taxa que hospedan lianas (e.g. Campbell & Newberry, 1993).

Se ha documentado que las lianas afectan la estructura y composición de las selvas. Ello implica que hay una relación entre la ocurrencia de las lianas en una localidad y las consecuencias de esto para la selva. Por ejemplo, las lianas retardan el cierre de claros del dosel (Schnitzer & Carson 2001; Schnitzer *et al.*, 2000). Asimismo, una alta abundancia local de lianas implica más competidores potenciales para los árboles. Más aún, dichas lianas podrían derribar más árboles durante el azote de vientos fuertes, en comparación con sitios donde la abundancia de lianas sea menor. Además, el efecto de las lianas sobre los árboles depende de las propiedades mecánicas de los distintos taxa de lianas. Por ejemplo, las Bignoniaceae de la tribu Bignonieae tienen amplios vasos xilemáticos (e.g. Acevedo-Rodríguez, 2003) y por ende, cuerpo ligero. Por eso su capacidad para derribar árboles o competir con éstos por los recursos del suelo debe ser diferente que el de otras lianas con vasos xilemáticos estrechos y cuerpo pesado, tales como *Dalbergia glabra* (Standl., Papilionoideae). Todo lo anterior ha sido pobremente explorado, pero se enmarca dentro de las evidencias e hipótesis provenientes de los *estudios de ocurrencia* y los *estudios sobre mecanismos y consecuencias*.

1.1.c. Patrones y evidencias de los estudios de ocurrencia

Se ha encontrado que los árboles emergentes de la familia *Dypterocarpaceae* hospedan menos lianas que los no-emergentes de *Euphorbiaceae*, pues sobrepasan el dosel dejando a las lianas en este (Campbell & Newberry, 1993). En dicho estudio se indica que hay *Euphorbiaceae* emergentes que también hospedan pocas lianas, lo cual sugiere que el ser emergente, más que el grupo taxonómico, determina que algunos árboles hospeden menos lianas que otros. De hecho, otros estudios sugieren que no hay asociaciones estrechas y específicas entre especies de lianas y de árboles (Malizia & Grau, 2006; Pérez-Salicrup *et al.*, 2001).

Los árboles que hospedan una liana son más propensos a hospedar otras, pues la primera puede facilitar la colonización por parte de lianas adicionales (Pinard & Putz, 1994; Putz, 1984a). Para siete especies arbóreas de lento crecimiento, Clark & Clark (1990) demostraron que los individuos más gruesos hospedan más lianas; probablemente porque han vivido más tiempo, lo cual brinda más oportunidades para que las lianas los colonicen. Otros estudios encontraron patrones similares (Malizia & Grau, 2006; Pérez-Salicrup & de Meijere, 2005). Esto se relaciona con el tipo de lianas que trepan sobre un árbol, ya que cuando hay mayor densidad de árboles delgados es más probable que las lianas trepen directamente sobre los árboles mediante zarcillos y espinas. Tales lianas colonizan preferentemente a los árboles delgados (De Walt *et al.*, 2000; Balfour & Bond, 1993). Otros estudios indican que las probabilidades de que los árboles hospeden lianas decrecen conforme aumenta la distancia que los separa de las lianas (Kainer *et al.*, 2006).

Las lianas abundan en los sitios con suelos pobres y, como se indicó, con una marcada estación seca (Gentry, 1991). La explicación más plausible para este fenómeno se basa en la capacidad de las profundas raíces de las lianas de

obtener agua de sustratos del suelo más profundos que los árboles. Eso evita que las lianas pierdan sus hojas durante la sequía y les permite seguir fotosintetizando y creciendo cuando los árboles no lo hacen (Schnitzer, 2005, basado en evidencias de Andrade *et al.*, 2005; Restom & Nepstad, 2004).

Varios estudios reportan una mayor abundancia de lianas en selvas secundarias, bordes y claros que en los sitios de selva madura (Caballé & Martin, 2001; Laurance *et al.*, 2001; Babweteera *et al.*, 2000; De Walt *et al.*, 2000; Schnitzer *et al.*, 2000). Se ha documentado que existen "selvas de lianas" que cubren más de 100 000 km² en Bolivia y la Amazonía brasileña. La elevada densidad de lianas allí puede deberse a actividades agrícolas y ulterior abandono de terrenos en tiempos precolombinos (Pérez-Salicrup *et al.*, 2001; Ballée & Campbell, 1990). El lugar donde se realizó la presente investigación (norte de Quintana Roo, México) se ubica en una zona donde: huracanes, una marcada estación seca, tala selectiva, abandono de plantaciones y de prácticas asociadas a la extracción de látex de *Manilkara zapota*, todo lo cual determina una alta abundancia de lianas. Ello hace de éste un buen sitio para estudiar las relaciones entre lianas y árboles, así como sus consecuencias y mecanismos.

1.1.d. Lianas (y epífitas) vs árboles: ¿Existe el parasitismo estructural entre las plantas vasculares?*

Desde 1987 las lianas han sido consideradas parásitas estructurales de los árboles por científicos de todo el mundo (Kainer *et al.*, 2006; Schnitzer & Bongers, 2002; Stevens, 1987). Se puede definir al parasitismo estructural como: la reducción de la adecuación de una planta dada por otra que

* Sometido en Inglés a la revista OIKOS bajo el título: *Lianas and epiphytes vs trees: Does structural parasitism exist in Vascular Plants?* el 29 de Febrero de 2008 (número de registro : 016886). Autor: Edgardo I. Garrido-Pérez.

está obligada a vivir sobre ella, en la que la planta hospedada altera la anatomía, histología y fisiología del hospedero, sin absorber agua y nutrientes de los tejidos de éste. Simultáneamente, las raíces y hojas de la planta hospedada no interfieren en la captación de luz y recursos del suelo por parte de la hospedera (Kainer *et al.*, 2006; Páez-Gerardo *et al.*, 2005; Montaña *et al.*, 1997; Stevens, 1987). Un inconveniente de ésta definición es que secciones del cuerpo de una liana pueden actuar como “parásitas estructurales”, mientras que otras secciones (e.g. raíces u hojas) pueden competir con el árbol por los recursos del suelo o la luz. Eso dificulta que se pueda averiguar si las lianas son parásitas estructurales, así como la importancia de eso con respecto a la competencia.

Sólo dos estudios han demostrado que grandes cargas de lianas reducen la reproducción de: *Bursera simaruba* (L., Stevens, 1987) y *Bertholletia excelsa* (O.Berg, Kainer *et al.*, 2006). Stevens removió las lianas del dosel en su experimento. El problema es que, al hacerlo, pudo haber excluido a competidores (e.g. hojas de las lianas tapando hojas de los árboles) en vez de “parásitos estructurales”. Por su parte, Kainer *et al.* (2006) proponen al parasitismo estructural como una explicación de sus resultados, no como algo que hayan averiguado. Un tercer estudio demostró que las grandes cargas de lianas afectan a la reproducción de cinco especies arbóreas. No obstante, los autores proponen que la competencia por la luz, y no el parasitismo estructural, explican dicho fenómeno (Wright *et al.*, 2005).

En parte, se trata de una discusión semántica. Las lianas son parásitas estructurales porque están obligadas a hospedarse sobre los árboles. Sin embargo, eso no necesariamente significa que las lianas jueguen un rol de parasitismo estructural. Por ejemplo, las cargas ligeras de lianas no reducen la adecuación de los árboles (Kainer *et al.*, 2006, ver también Townsend *et al.*, 2002). Además muchos taxa de lianas probablemente no tienen órganos capaces de

dañar a las ramas delgadas u otros órganos de los árboles. Así, dichas lianas pueden *jugar un rol* como comensales de los árboles, aún *siendo* parásitas estructurales. No es la primera vez que se hace ésta distinción semántica entre ser un parásito estructural y jugar un rol negativo sobre los árboles (Phillips *et al.*, 2005). Por su parte, Stevens (1987) propuso que las lianas, mediante zarcillos y órganos similares, pueden “apretar” a las ramas delgadas de los árboles, obstruyendo así el flujo de fotosintatos hacia los meristemas y reduciendo de este modo la producción de frutos. Sin embargo, dicho mecanismo también puede considerarse un modo de competencia por interferencia (*sensu* Connell, 1990).

La confusión semántica aumenta cuando se consultan textos de Parasitología. Por ejemplo, las verdaderas plantas parásitas (e g Loranthaceae, Benzing, 1990) y muchos parásitos animales consumen parte de sus hospederos. Dicho consumo, sin embargo, es denominado “competencia” en algunos textos de Parasitología (e g Chernin, 2000). Más aún, una liana puede formar una gran maraña sobre un árbol reduciendo así su adecuación (tal vez jugando un rol como parásita estructural), y luego colocar sólo algunas ramas sobre otro árbol vecino sin afectar a este último (jugando un rol como comensal).

Aparentemente, las lianas no se ajustan claramente a ninguna definición de parasitismo. Probablemente hace falta restringir la definición de parasitismo estructural en el Reino Vegetal: cada parásito ubica su cuerpo entero dentro de o sujeto a tan sólo un hospedero a la vez (tal como sucede con los parásitos animales). Esto excluye a las lianas, pero puede incluir al menos a una especie de epífita. Se ha demostrado (Páez-Gerardo *et al.*, 2005; Montaña *et al.*, 1997) que cuando *Tillandsia recurvata* (L.) se hospeda sobre *Parkinsonia praecox* (Ruiz. & Pav.), la primera se ajusta a los mecanismos y conceptos de parasitismo estructural propuestos por Stevens (1987), sin las limitaciones conceptuales que hay para el caso

de las lianas. Sin embargo, hay todavía una gran escasez de evidencias sobre el parasitismo estructural por las epífitas (e.g. Benzing, 1990). El término *parasitismo estructural* es aún muy nuevo, como concepto y como tema de investigación. Por todo lo anterior, el conocimiento actual acerca de las relaciones entre lianas y árboles no permite determinar claramente si se puede o no considerar a las lianas como parásitas (estructurales) de los árboles.

El conocimiento de la taxonomía de las lianas ha aumentado notablemente en los últimos años. Por ejemplo, Stevens (1987) publicó una lista de 14 taxa de lianas hospedados sobre los árboles que estudió. Investigaciones futuras que se enfoquen sobre taxa particulares de lianas y epífitas pueden definir qué taxa se ajustan a cualquier concepto de parasitismo estructural, y de cuáles taxa de árboles. También sigue sin explorarse cuán comunes son los casos de parasitismo estructural por parte de las epífitas, y si *T. recurvata* actúa como parásita de *P. praecox* tan sólo como consecuencia de su coexistencia obligada en una zona semi-árida, o si han evolucionado adaptaciones propias de huéspedes y hospederos. Como indicara Stevens (1987), la exploración de la existencia y los mecanismos del parasitismo estructural todavía promete muchas investigaciones nuevas. Por lo pronto, los estudios sobre el efecto de las lianas sobre la reproducción de los árboles sugieren que no todas las especies arbóreas, ni todos los individuos que hospedan lianas, son afectados por igual.

1.1.e. ¿Reducen las lianas a la reproducción de los árboles?

Stevens (1987) observó la fructificación de más de 105 individuos de *B. simaruba* por 8 años. Luego, para cinco individuos que tenían un 100% de infestación en la copa, quitó las lianas del dosel, pero no las cortó. Los individuos con este tratamiento produjeron 12 veces más frutos que antes. Como

se dijo, este método no permite distinguir entre parasitismo estructural y competencia por la luz. Por otra parte, no se investigó el efecto de infestaciones menores. Kainer *et al.* (2006) sí hicieron esto último. Estudiaron árboles de *B.excel*sa cuyas copas estaban: completamente infestadas, con infestaciones moderadas, bajas, y sin lianas. Luego cuantificaron la producción de frutos y semillas durante dos años. Hallaron que *B.excel*sa se reproduce menos cuando tiene una infestación superior al 25% del área de su corona. También encontraron que los árboles con mayor infestación perdieron más ramas principales en comparación con los árboles sin lianas, probablemente debido al sobrepeso de las lianas. Por su parte, Wright *et al.* (2005) hallaron que altas cargas de lianas reducen las probabilidades de reproducción de especies arbóreas como: *Garcinia intermedia* (Pittier), *Jacaranda copaia* (D.Don), *Prioria copaifera* (Griseb.), *Trichilia pallida* Sw., y *Triplaris cumingiana* Fisch. & Mey., pero no de otras nueve especies. Esto sugiere que el efecto de las lianas sobre los árboles es diferencial: depende de la carga de lianas y de la especie de árbol, lo cual varía entre localidades según la abundancia relativa de las lianas con relación a los árboles.

1.1.f. ¿Poseen los árboles adaptaciones para evitar a las lianas y deshacerse de ellas?

Se ha propuesto que las hojas largas y compuestas, la corteza lisa, el tronco flexible, el crecimiento rápido y dejar caer las ramas (hojas en el caso de las palmas), son adaptaciones de los árboles para deshacerse de las lianas y los bejucos (Rich *et al.*, 1987; Putz, 1984b). Esto implica que las lianas ejercieron alguna presión de selección sobre los árboles en el pasado (Schnitzer & Bongers, 2002). Sin embargo, es difícil demostrar que características como las zonas de abscisión de las hojas de las palmas evolucionaran en respuesta a las plantas trepadoras. Tampoco parecen existir zonas de abscisión definidas en los árboles, allí donde el quiebre de sus ramas coincide con las lianas.

Los estudios sobre mecanismos y consecuencias de las relaciones liana-árbol que más han aportado al entendimiento de dichas relaciones son los que las enfocan desde una perspectiva competitiva.

1.1.g. El enfoque competitivo sobre las relaciones entre lianas y árboles

Una ventaja del hábito trepador comparado con el arbóreo es que les permite a lianas y bejucos llegar al dosel con una inversión en tejidos de soporte relativamente baja. También, desde el dosel las lianas crecen y se reproducen ampliamente tanto sexual como vegetativamente (Putz & Holbrook, 1986). Además, las lianas producen tallos y ramas largas, raíces profundas y amplios vasos xilemáticos, todo lo cual les permite obtener y transportar agua más eficientemente que los árboles (Restom & Nepstad, 2004; Phillips *et al.*, 1999; Ewers *et al.*, 1991; 1990; Fitchner & Schultze, 1990; Gartner *et al.*, 1990). Por otro lado, se han documentado casos en los que lianas y árboles de diámetro similar comparten similares densidades de flujo de savia (Andrade *et al.*, 2005). Pese a ello, predomina la idea de que las lianas ganan la competencia con los árboles por los recursos del suelo, retardando el crecimiento de éstos; muchos experimentos y observaciones apoyan esta interpretación (Kainer *et al.*, 2006; Schnitzer *et al.*, 2005; Grauel & Putz, 2004; Vidal *et al.*, 2002; Gerwing, 2001; Pérez-Salicrup, 2001; Pérez-Salicrup & Barker, 2000; Dillenburg *et al.*, 1993a, b; Clark & Clark, 1990; Whigham, 1984, pero véase Barker & Pérez-Salicrup, 2000).

Se han hecho experimentos cavando trincheras, quitando a las lianas de la copa de los árboles o brinzales, y sembrando a éstos en sitios con muchas lianas. Con tales métodos se confirmó que *Liquidambar styraciflua* (L. Dillenburg *et al.*, 1993a; Whigham, 1984), *Terminalia superba* Engl.& Diels, *Ceiba pentandra* (L.) Gaertn. y *Khaya anthotheca* (C.DC. Schnitzer *et al.*, 2005) crecen menos cuando co-existen con las

lianas. Es muy probable que esto se deba a la competencia de las lianas por los recursos del suelo. Al menos para *L. styraciflua*, dicha competencia fue por el nitrógeno, el agua parece no ser un factor limitante en la plantación donde se realizó el estudio (Dillenburg *et al.*, 1993b). Por su parte, Schnitzer *et al.* (2005), quienes trabajaron en una selva con una marcada estación seca y alta disponibilidad de luz, proponen que, cuando el suministro de agua decrece, las lianas compiten exitosamente contra los árboles por agua y nutrientes (Schnitzer *et al.*, 2005).

En sitios amazónicos con una pronunciada estación seca, la corta de lianas y otras formas de manejo favorecieron al crecimiento de: *Senna multijuga* (Rich., Pérez-Salicrup & Barker, 2000), *Clarisia ilicifolia* (Spreng.), *Astronium fraxinifolium* Schott (Pérez-Salicrup, 2001), *Tachigali paniculata* (Ducke), y árboles de distintas especies analizadas colectivamente (Vidal *et al.*, 2002; Gerwing, 2001). La competencia entre lianas y árboles (e.g. por los recursos del suelo) es hasta ahora la explicación más aceptada y plausible a estos resultados (parte superior de la Fig. 1-2a). Sin embargo, muchos de los estudios citados no averiguaron si esa competencia fue real o aparente (*sensu* Connell, 1990, partes inferiores izquierda y derecha de la Fig. 1-2).

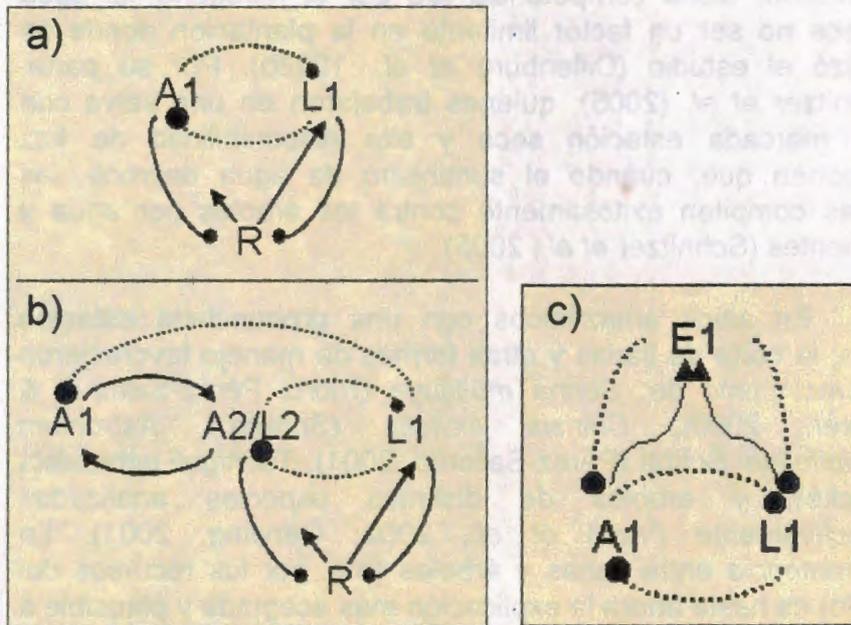


Figura 1-2. Competencia real (arriba) y competencia aparente (abajo) entre una especie de árbol (A1) y una especie de liana (L1) por un recurso (R, adaptado de Connell, 1990). Líneas sólidas = interacciones directas, líneas discontinuas = interacciones indirectas. Círculos = especies desfavorecidas o muy desfavorecidas (círculos grandes), puntas de flechas curvas = especies favorecidas. Las flechas rectas indican plantas que explotan la mayoría del recurso (flechas largas) o la minoría del recurso. A2 es una segunda especie de árbol, L2 es una segunda especie de liana, E1 es un enemigo natural –por ejemplo, un herbívoro.

Después de cortar las lianas puede haber un incremento en el crecimiento de una especie arbórea A1, que aparentemente indica que las lianas compiten con dicha especie. Si la competencia es real, las lianas agotan gran parte del recurso (R) lo cual perjudica a la especie arbórea A1 (fig. 1-2a) y se refleja en un mejor crecimiento de A1.

Sin embargo, en el mismo lugar puede haber otra especie arbórea A2, o incluso otra especie de liana L2, las cuales facilitan el crecimiento de la especie A1, pero que a la vez compiten con la liana L1 (fig. 1-2b). Puesto que A2 (o L2) y A1 son mutualistas, al perjudicar a A2 o a L2, la liana L1 perjudica indirectamente a A1. En experimentos de corta de lianas, se puede favorecer y aumentar el desempeño de A2 o L2. Esto a su vez favorece a A1, lo cual hace creer que las lianas compiten contra A1. Así, el mayor crecimiento de la especie A1 después de cortar las lianas no demuestra que las lianas compiten con dicha especie por algún recurso: otra especie de árbol o liana pueden mediar en este efecto. Por eso la competencia entre la liana L1 y la especie A1 es, según Connell (1990), *aparente*. Esto es, que aparece como resultado del experimento de corta, pero que no refleja una competencia *real*.

Además es posible que dos especies de lianas que se favorecen unas a otras compartan enemigos naturales (e.g. herbívoros, fig. 1-2c). La corta de una de esas especies de lianas puede provocar que los herbívoros consuman las hojas de la otra. Si éstas lianas –ahora altamente consumidas por herbívoros, son competidoras con respecto a los árboles, éstos crecerán mejor. Eso crearía la impresión de que la liana cortada (y no la consumida por herbívoros) es la que compete con los árboles. El ejemplo antedicho también se ajusta al concepto de competencia aparente descrito por Connell (1990). Dicho autor sugiere que muchas “competencias” registradas en la literatura no necesariamente lo son. Sin embargo, independientemente de lo anterior, los experimentos de corta de lianas citados más arriba hallaron que éstas no afectan por igual a todas las especies arbóreas. Por eso se formuló la hipótesis del efecto diferencial de las lianas sobre los árboles (Pérez-Salicrup, 2001).

1.2. HIPÓTESIS

1.2.a. Hipótesis I (o del efecto diferencial de las lianas sobre los árboles)

Hipótesis:

Las lianas afectan a unas especies arbóreas más que a otras.

Corolario:

Debido a lo anterior, las lianas alteran la abundancia relativa de las especies arbóreas.

Tanto esta *hipótesis diferencial* como su corolario fueron formulados inicialmente por Pérez-Salicrup (2001) y respaldados por Schnitzer & Bongers (2002). En una misma localidad las lianas reducen el crecimiento de unas especies arbóreas más que de otras. Así lo sugieren experimentos de corto plazo de corta de lianas (Pérez-Salicrup, 2001; Barker & Pérez-Salicrup, 2000; Pérez-Salicrup & Barker, 2000), y mediciones de largo plazo (Clark & Clark 1990; Putz, 1984a). También Wright *et al.* (2005) encontraron que el efecto de las lianas sobre la reproducción de árboles co-existentes varía entre especies arbóreas. Por eso, asumiendo que los árboles que crecen y se reproducen menos tendrán menor adecuación o *fitness*, se ha planteado como corolario que las lianas son una fuerza que reduce la abundancia de unas especies arbóreas con respecto a otras a través del tiempo. A esto se le conoce como efecto diferencial de las lianas sobre los árboles (Wright *et al.*, 2005; Schnitzer & Bongers, 2002; Pérez-Salicrup, 2001).

La hipótesis diferencial y su corolario pueden orientar nuevas investigaciones, por lo cual son aportes valiosos emanados de los estudios sobre competencia entre lianas y árboles. En el caso de esta tesis la hipótesis enmarca las siguientes preguntas:

1. ¿Cómo varía el efecto de las lianas sobre el crecimiento de los árboles? ¿Es siempre deletéreo?
2. Puesto que los estudios de ocurrencia indican que la abundancia relativa de lianas y árboles varía espacialmente, ¿dependerá el efecto diferencial de las lianas de la abundancia relativa de estas y de los árboles en cada sitio?
3. El efecto de las lianas sobre el crecimiento de los árboles ¿varía para una misma especie de árbol entre sitios de selva mediana de diferentes edades sucesionales y para brinzales con respecto a los árboles de una especie?
4. ¿Cambian los daños estructurales causados por las lianas durante vientos fuertes según la abundancia de lianas con respecto a los árboles y entre edades sucesionales?

Las preguntas anteriores se resumen en una sola: ¿De qué depende el efecto diferencial de las lianas sobre los árboles? Sobre eso se enfoca esta investigación.

Como muestran varios estudios, las lianas favorecen o no perjudican a algunas especies de árboles (Dillenburg *et al.*, 1993b; Schnitzer *et al.*, 2000). También aportan importantes cantidades de fósforo y nitrógeno en el suelo (Cai & Bongers, 2007). Estos efectos favorables enriquecen a la hipótesis diferencial: las lianas no sólo reducen diferencialmente al

crecimiento de los árboles, también pueden no afectarlo e incluso favorecerlo.

El corolario de la hipótesis diferencial sugiere que las lianas alteran la abundancia relativa de las especies arbóreas. A continuación se exponen las evidencias que sugieren que esto es así.

1.2.b. Las lianas y los cambios de abundancia relativa de las especies arbóreas.

Un modo como cambian la riqueza y la abundancia relativa de especies arbóreas es el reemplazo de las especies pioneras por otras de lento crecimiento durante la sucesión secundaria (Guariguata & Ostertag, 2002; Finegan, 1996). Estudios que comparan claros y sitios de dosel cerrado en una selva revelan que las lianas favorecen a las especies pioneras y atrazan el reemplazo de éstas por las de lento crecimiento (Schnitzer *et al.*, 2000); lo cual es consistente con la hipótesis diferencial. Como las lianas abundan en los estadios sucesionales tempranos (e.g. Caballé & Martin, 2001), podrían jugar el mismo rol durante la sucesión, aunque esto ha sido pobremente explorado. En el caso de los claros, la colonización por las lianas retarda el cierre del dosel, formando micrositios muy iluminados que favorecen a las especies pioneras con respecto a las de lento crecimiento (Schnitzer *et al.*, 2000).

Hay evidencias de que en, zonas con baja actividad agrícola donde las selvas son devastadas por huracanes se abren tantos espacios que los bancos de propágulos de las especies pioneras no logran llenarlos todos (Lomáscolo & Aide, 2001; Vandermeer *et al.*, 2000). Esos espacios pueden ocuparlos directamente las especies de lento crecimiento (Vandermeer *et al.*, 2000) junto con las lianas. Es más, durante el período en que los árboles de lento crecimiento sean delgados, las lianas que tipifican a los bosques de edades sucesionales más tempranas pueden trepar sobre ellos (ver

también Gerwing, 2004; De Walt *et al.*, 2000). El resultado sería un período de co-existencia de especies arbóreas típicas de estadios sucesionales posteriores con especies de lianas típicas de estados sucesionales tempranos.

También hay selvas secundarias muy resilientes en zonas de huracanes donde además los grupos humanos han hecho milpas durante milenios (Whigham *et al.*, 1991). Se ha propuesto que los huracanes (Whigham *et al.*, 1991) y otros disturbios recurrentes allí evitan que las selvas alcancen la madurez. Tales disturbios crean claros y amplias zonas abiertas que luego son colonizadas por plantas leñosas típicas de selvas secundarias, incluso lianas (ver también Laurance *et al.*, 2001; De Walt *et al.*, 2000; Schnitzer *et al.*, 2000). A su vez las lianas pueden retardar el proceso de sucesión secundaria, prolongando la duración de las etapas sucesionales tempranas (Schnitzer *et al.*, 2000). Así, combinadas con los vientos fuertes, las lianas pueden aumentar la abundancia de especies de árboles pioneros con respecto a los de lento crecimiento. Este proceso podría acentuarse si se comprueba que el aumento del CO₂ atmosférico acelera la formación de claros y, por ende, la proliferación de las lianas mediante un crecimiento, muerte y caída más rápidos de los árboles (Phillips *et al.*, 2002).

Otro modo como cambia la abundancia relativa de las especies arbóreas, en terrenos con un particular estadio sucesional, es el reemplazo de unas especies por otras dentro del mismo grupo funcional, por ejemplo mediante competencia interespecífica o interacciones con otros niveles tróficos. Por ejemplo, una especie arbórea de lento crecimiento con poblaciones más vigorosas y resistentes a los herbívoros y patógenos puede reemplazar a otra menos vigorosa y resistente (Martínez-Ramos, 1994). Las lianas pueden contribuir a dicho reemplazo al retardar el crecimiento, y tal vez reducir la reproducción, de unas especies más que de otras

(Schnitzer & Bongers, 2002; Pérez-Salicrup, 2001), aunque aún faltan estudios que prueben esto (Lex *et al.*, 1998).

Normalmente se asume que el efecto de las lianas sobre los árboles es deletéreo (Ewel & Hiremath, 2005; Clark & Clark, 1990). Si así es, entonces las poblaciones de las especies comunes de árboles tendrán muchos individuos expuestos a las “lianas deletéreas”. La consecuencia sería una reducción de las poblaciones de árboles comunes en favor de las especies raras. Sin embargo, esto no sólo dependería de la densidad de lianas respecto a las especies arbóreas en un área dada, sino también de la distancia entre lianas y árboles individuales y de la carga de lianas por individuo (Kainer *et al.*, 2006; Wright *et al.*, 2005). Por ejemplo, si muchos individuos de las especies raras tienen una alta carga de lianas, o sus rizósferas coexisten con las de las lianas, entonces las lianas reducirían las poblaciones de estas especies, favoreciendo potencialmente a las especies comunes.

Más aún, un mismo individuo puede hospedar distintas cargas de lianas a través del tiempo. Se ha propuesto que los árboles más gruesos tienen más lianas que los delgados porque, al ser más viejos, han tenido más tiempo para que las lianas los colonicen (Pérez-Salicrup & de Meijere, 2005; Clark & Clark, 1990). Puesto que las bajas infestaciones por lianas no siempre perjudican a los árboles (Kainer *et al.*, 2006), el efecto de las lianas también puede variar temporalmente para un mismo árbol y no sólo entre árboles. Esto sugiere que los efectos de las lianas sobre las comunidades arbóreas no sólo cambian durante la sucesión, sino también a lo interno de una etapa seral; incluso para un mismo individuo. El que un experimento demuestre que las lianas afectan a unos árboles más que a otros en un momento dado no significa que eso seguirá siendo así en el futuro. Ello dificulta las predicciones sobre los cambios que sucederán en la composición de especies de las selvas a través del tiempo.

Otra dificultad para dichas predicciones es que no parece que las lianas se asocien a unas especies arbóreas de un mismo grupo funcional más que a otras (Malizia & Grau, 2006; Pérez-Salicrup & de Meijere, 2005; Pérez-Salicrup *et al.*, 2001). Así, la identidad específica de los árboles en sí misma no parece determinar que las lianas reduzcan las poblaciones de unas especies arbóreas más que de otras. También hay evidencias de que la vegetación de avanzada generalmente es tan diversa (Martínez-Ramos, 1994) que es muy improbable que las lianas tengan efectos sobre algunas especies en muchos micrositios y por muchas generaciones. Esto se debe a que las lianas tienen cuerpos tan o más largos que los árboles, de modo que al trepar sobre un hospedero pasan a los árboles vecinos, cuya identidad específica es muy impredecible, como lo es también la de la vegetación de avanzada.

Por su parte, distintas especies de lianas sí pueden tener efectos distintos sobre los árboles. Por ejemplo, los géneros *Arrabidaea*, *Cydista* y *Melloa* (Bignoniaceae, tribu Bignonieae), y *Serjania* (Sapindaceae) tienen vasos vasculares anchos y crecimiento anómalo (Acevedo-Rodríguez, 2003). Los primeros dos géneros además producen abundantes ramificaciones que se extienden sobre el suelo y de cuyos entrenudos brotan raíces adventicias que penetran en este (E. Garrido-Pérez, obs. pers.). Esto sugiere que tales taxa son potencialmente capaces de competir contra los árboles y brinzales por los recursos del suelo. Mientras, los géneros *Dalbergia* (Fabaceae) y *Tournefortia* (Boraginaceae) tienen vasos vasculares más delgados y se ramifican menos sobre el suelo (E. Garrido-Pérez, obs. pers.), por lo que competirían menos con los árboles por los recursos del suelo. Así, el efecto diferencial de las lianas sobre los árboles mediante competencia por luz y recursos del suelo también dependería de las especies de lianas y sus abundancias en cada localidad. Esto ha sido pobremente explorado, tal vez porque es muy difícil identificar taxonómicamente a las lianas en el campo (Gerwing *et al.*, 2006). Sin embargo, están apareciendo cada

vez más guías y claves taxonómicas de lianas para su uso en el campo (e. g. Acevedo-Rodríguez, 2003) y “en línea” (Raes & Ek, 2002, ver también The Field Museum, 1999).

Finalmente, no sólo la abundancia y composición de especies de lianas afectan a los árboles diferencialmente. Dichos factores además varían espacialmente a nivel de paisaje y entre parches de una misma selva, así como durante la sucesión (De Walt *et al.*, 2000). Eso implica cambios espacio-temporales en el efecto diferencial de las lianas sobre los árboles.

Como un primer paso para someter a prueba la hipótesis diferencial, Wright *et al.* (2005) estudiaron el efecto de las lianas sobre el tamaño mínimo reproductivo de especies co-existentes de árboles. Esto facilitó que ellos especularan sobre los efectos que las lianas pueden estar teniendo sobre los cambios en las abundancias de las especies arbóreas, asumiendo que las especies que se reproducen con mayor éxito tienden a proliferar. Como se mencionó, ellos hallaron que las altas cargas de lianas reducen las probabilidades de reproducción de algunas especies arbóreas, pero no de otras. Así, las cinco especies afectadas tenderían a reducir sus poblaciones con respecto a las nueve especies no afectadas a través del tiempo.

Para someter a prueba experimental la hipótesis diferencial es necesario monitorear los efectos a largo plazo de las lianas sobre poblaciones de árboles co-existentes, dentro del rango geográfico de las especies. Esto es costoso y puede requerir varias décadas. Una alternativa es estudiar los efectos de las lianas sobre el crecimiento y reclutamiento de diferentes estados ontogénicos arbóreas y, de ser posible, la reproducción, de diversas especies arbóreas co-existentes. Si además se estudian selvas con edades sucesionales diferentes (cronosecuencia), se pueden estimar los efectos de las lianas durante la sucesión. Los resultados de estos estudios

experimentales se podrían integrar en modelos matemáticos que predigan el efecto de las lianas sobre la composición de especies arbóreas.

1.2.c. Efectos de la corta de lianas sobre los brinzales

No sólo se han estudiado los efectos de las lianas sobre árboles adultos, sino también sobre brinzales (Pérez-Salicrup, 2001). Estudiar diversos estadios ontogénicos ayuda a generalizar los resultados, porque la estructura de las comunidades arbóreas actuales es el resultado de la mortalidad y crecimiento diferenciales de los estadios ontogénicos inferiores (Martínez-Ramos, 1994).

Se han hecho experimentos sobre el efecto de las lianas sobre brinzales de distintas especies por separado. Los resultados indican que las lianas reducen el crecimiento de los brinzales y los autores sugieren que esto se debe a la competencia de las lianas (Schnitzer *et al.*, 2005; Dillenburg *et al.*, 1993a,b; Wigham, 1984). En cambio, existen pocos estudios que comparen el efecto de las lianas sobre especies co-existentes de brinzales. Una excepción es el experimento de corta de lianas de Pérez-Salicrup (2001), quien encontró que *Clarisia ilicifolia* (Spreng., Moraceae) y *Astronium fraxinifolium* (Schott, Anacardiaceae) crecen menos al dejar las lianas intactas. La segunda especie fué la más afectada, por lo que Pérez-Salicrup señala que: *al retardar al crecimiento de las especies arbóreas de modo diferencial (...), la presencia de lianas puede cambiar el balance de la competencia entre especies de brinzales en el sotobosque, y con ello la capacidad de las especies de regenerarse*" (Pérez-Salicrup, 2001). Lamentablemente, no se han realizado estudios semejantes, de modo que no hay una "base de datos" abundante que compare los efectos de las lianas sobre muchas especies de brinzales.

1.2.d. Daños mecánicos de las lianas a los árboles

Además de sus efectos sobre el crecimiento y la reproducción de los árboles, las lianas pueden contribuir a derribar árboles cuando soplan vientos fuertes. Eso está pobremente explorado y es probable que varíe según la abundancia de las lianas, lo cual enriquecería a la hipótesis diferencial. Aunque aún es tema en discusión, se ha propuesto que el cambio climático global está aumentando la intensidad de los ciclones en general, y la intensidad y frecuencia de los huracanes en particular (Emanuel, 2003; 1987). De ser cierto, los huracanes generarían más claros en muchas selvas de la cuenca del Caribe, lo cual incrementaría la abundancia de las lianas allí (Schnitzer *et al.*, 2000; Phillips *et al.*, 2002).

1.2.e. Dos hipótesis de Francis Putz sobre el rol de las lianas en zonas de huracanes

Hipótesis I (o de las lianas como exacerbantes del disturbio):

Las lianas conectan a distintos árboles en el dosel, de modo que cuando un árbol cae derriba a otros.

Corolario:

Lo anterior forma más, y mayores claros que a su vez son colonizados por más lianas.

Putz (1984a) propuso que, cuando un árbol cae, las lianas pueden halar y derribar a otros árboles que están conectados por ellas con el primero. Si los claros promueven la abundancia de las lianas (Schnitzer & Carson, 2001), y la

abundancia de las lianas aumenta el tamaño de los claros, entonces este efecto de retro-alimentación positiva debe incrementar la abundancia de las lianas en las selvas a través del tiempo (Schnitzer & Bongers, 2002).

Esta hipótesis es la que inmediatamente viene a la mente cuando se consideran los textos que plantean que las lianas son parásitas estructurales de los árboles (ver también Kainer *et al.*, 2006). Sin embargo, las propiedades mecánicas tales como el peso de cada liana pueden influir sobre sus efectos sobre los árboles. Por ejemplo, en nuestro lugar de estudio las lianas de la tribu Bignoniaceae (*Arrabidaea*, *Cydista* y *Melloa*, Bignoniaceae) y Sapindaceae (e.g. *Serjania*) tienen cuerpos más ligeros y flexibles que *D.glabra* (Leguminosae Papilionoideae) y *Tournefortia* (Boraginaceae). Sin embargo, eso sigue pobremente explorado.

El propio Putz (1984a) propuso una hipótesis alternativa:

Hipótesis II (o de las lianas como reductoras del disturbio):

Las lianas sujetan a las copas de los árboles en el dosel, proporcionando estabilidad y menos árboles dañados.

Corolario:

Mediante lo anterior, se producen claros menores que los que habría si no hubiera lianas.

En ésta investigación se someten ambas hipótesis a prueba por primera vez. Otra innovación de este trabajo es que se toma en cuenta la variación de la abundancia de las lianas con respecto a los árboles como factor influyente en el

crecimiento y los daños estructurales a estos. Puesto que además se estudian selvas de edades distintas, los resultados permiten discutir el rol de las lianas en la dinámica y sucesión secundaria en sitios sometidos a tala selectiva y huracanes, enriqueciendo al final a la hipótesis diferencial.

Las lianas no sólo intervienen en los procesos ecológicos mencionados en esta revisión de literatura, sino que también afectan a la producción de madera (Putz, 1991). Lo hacen, ora reduciendo el crecimiento de los árboles y brinzales (e.g. Gerwing, 2001; Pérez-Salicrup, 2001) ora aumentando los daños mecánicos de estos (Putz, 1984a).

Tomando en consideración el marco teórico señalado, se puede resumir el planteamiento del problema del modo que se describe a continuación.

1.3. PLANTEAMIENTO DEL PROBLEMA

En el Noreste de la Península de Yucatán confluyen procesos que coadyuban a que las lianas proliferen. Estos son: (1) Los períodos de descanso o barbecho luego de la agricultura de roza-tumba-quema. Eso genera muchas selvas secundarias y bordes de selvas, donde las lianas abundan (Laurance *et al.*, 2001; De Walt *et al.*, 2000). (2) La frecuente tala selectiva y los huracanes. Ambos forman claros en las selvas, los cuales son colonizados por las lianas (e.g. Schnitzer *et al.*, 2000).

Las lianas suelen retardar al crecimiento de los árboles y brinzales (e.g. Pérez-Salicrup, 2001; Pérez-Salicrup & Barker, 2000; Clark & Clark, 1990). También se asocian a los riesgos de quiebre de las ramas y el tronco de los árboles (e.g. Kainer *et al.*, 2006; Phillips *et al.*, 2005). ¿Hasta qué grado suceden ambas cosas en el Noreste de la Península de Yucatán?

La abundancia, composición de especies y el grosor del cuerpo de las lianas cambian conforme avanza la sucesión. ¿Qué alteraciones causará eso en el modo como las lianas afectan al crecimiento y los daños mecánicos de los árboles durante la sucesión secundaria?

Este estudio busca experimentalmente respuestas a las preguntas arriba indicadas. Además, se sabe que el efecto de las lianas es *diferencial*; o sea, varía entre especies arbóreas (Pérez-Salicrup, 2001). Por eso también se encara al siguiente problema "teórico": ¿qué efectos tienen las lianas sobre las comunidades de árboles y las especies que las componen y cómo varían esos efectos espacial y temporalmente? Todo eso aborda un problema más general: averiguar el rol de las lianas en las selvas.

1.4. OBJETIVOS

1. Determinar los efectos que tienen las lianas sobre el crecimiento del conjunto de árboles y brinzales de una comunidad arbórea y de las distintas especies de éstos.
2. Averiguar si las lianas contribuyen a aumentar los daños generados por vientos huracanados sobre la comunidad arbórea, o si, por el contrario, los reducen.
3. Integrar dichas informaciones en el conocimiento sobre el rol de las lianas en la dinámica de claros y la sucesión secundaria.

1.5. ESTRATEGIA EXPERIMENTAL

En una zona de Selva mediana subperennifolia de crecimiento secundario se establecieron doce parcelas de 20 x 20m cada una. Seis parcelas estaban en una selva ≥ 55 años de abandono, las otras seis en otra selva de 10-18 años de abandono. Se censaron los árboles, las lianas y una submuestra de brinzales en todas las parcelas. Se estimó la cobertura por lianas que tenía cada árbol. Al final del censo, las lianas fueron cortadas en la mitad de las parcelas, las cuales estaban pareadas para realizar dicho tratamiento. Los árboles y brinzales fueron medidos 15 meses después de la corta, el Huracán Wilma azotó las parcelas 18 meses después de la corta. Usando a cada parcela como unidad experimental, se averiguaron los efectos de: la corta, la edad de la selva, la interacción entre ambos sobre el crecimiento y el derribo de individuos de la comunidad arbórea (sólo crecimiento para los brinzales, ANOVA). Se calcularon diversos indicadores de la abundancia y el tamaño de las lianas y los árboles (e.g. densidad, área basal) y de la abundancia de lianas con respecto a los árboles (e.g. densidad de lianas/densidad de árboles). se usaron ANCOVAs usando dichos valores como covariables para determinar sus efectos sobre el crecimiento y el derribo de la comunidad árboles, así como el crecimiento de la comunidad de brinzales. Se estimó el promedio de la tasa de crecimiento relativo de cada especie de árbol y de brinzal en cada parcela, reduciendo los riesgos de autocorrelación espacial. Para cada edad de selva, se compararon dichos valores para cada especie entre parcelas con lianas cortadas y sin cortar a fin de detectar qué especies son más afectadas que otras. También se compararon los crecimientos de los árboles con diferentes categorías de cobertura por lianas para cada edad de selva. Esto se hizo mediante pruebas de Kruskal-Wallis.

1.5. REFERENCIAS

Acevedo-Rodríguez, P. (2003). *Bejucos y plantas trepadoras de Puerto Rico e Islas Vírgenes*. Sheridan Press, Pensilvania. 491 p.

Andrade, J.L., R. Meinzer, Goldstein, G. and S.A. Schnitzer (2005). *Water uptake and transport in lianas of a seasonally dry tropical forest*, *Trees*, 19, 282-289.

Asner, G.P. and G. Goldstein (1997). *Correlating stem biomechanical properties of Hawaiian canopy trees with hurricane wind damage*. *Biotropica*, 29, 145-150.

Babweteera, F., Plumptre, A. and J. Obua (2000). *Effect of gap size and age on climber abundance and diversity in Budongo Forest Reserve, Uganda*. *African Journal of Ecology*, 38, 230-237.

Balée, W. and D.G. Campbell (1990). *Evidence for the Successional Status of Liana Forest (Xingu River Basin, Amazonian Bolivia)*. *Biotropica*, 22, 36-47.

Balfour, D.A. and W.J. Bond (1993). *Factors limiting climber distribution and abundance in a southern African forest*. *Journal of Ecology*, 81, 93-99.

Barker, M.G. and D.R. Pérez-Salicrup (2000). *Comparative water relations of mature mahogany (Switenia macrophylla) trees with and without lianas in a subhumid seasonally dry forest in Bolivia*. *Tree Physiology*, 20, 1167-1174.

Benzing, D.H. (1990). *Vascular Epiphytes*. Cambridge University Press, Cambridge. 372 p.

Caballé Guy and A. Martin (2001). *Thirteen years of change in trees and lianas in a Gabonese rainforest*. *Plant Ecology*, 152, 167-173.

Cai, Z. (2007). *Lianas and trees in tropical forests in south China*, Ph.D. Thesis. Wageningen University, Wageningen, Holanda. 163 p. (también disponible en línea: http://webdoocs.dow.wur.nl/internet/fem/uk/pdf/cai_thesis.pdf).

Cai, Z. and F. Bongers (2007). *Contrasting nitrogen and phosphorus resorption in trees and lianas from a tropical montane rain forest in Xishuangbanna, south-west China*. *Journal of Tropical Ecology*, 23, 115-118.

Campbell, E.J.F. and D.McC. Newberry (1993). *Ecological relationships between lianas and trees in lowland rain forest in Sabah, East Malaysia*. *Journal of Tropical Ecology*, 9, 469-490.

Chernin, J. (2000). *Parasitology*. Taylor y Francis Publishers, Londres. 152 p.

Clark, D. and D. Clark (1990). *Distribution and effects on tree growth of lianas and woody hemiepiphytes in a Costa Rican tropical wet forest*. *Journal of Tropical Ecology*, 6, 321-331.

Connell, J. H. (1990). "Apparent versus "Real" competition in plants", in *Perspectives in plant competition*, Grace, J.B. and D. Tillman (eds). Academic Press, San Diego. pp. 9-26.

De Walt, S.J., S.A. Schnitzer, Denslow, J.S. (2000). *Density and diversity of lianas along a chronosequence in a central Panamanian lowland forest*. *Journal of Tropical Ecology*, 16, 1-19.

Dillenburg, L.R., D.F. Whigham, Teramura, A.H., and I.N. Forseth (1993-a). *Effects of vine competition on availability of light, water and nitrogen to a tree host (Liquidambar styraciflua)*. *American Journal of Botany*, 80, 244-252.

Dillenburg, L.R., D.F. Whigham, Teramura, A.H., and I.N. Forseth (1993-b). *Effects of below and above ground competition from the vines Lonicera japonica and Parthenocissus quinquefolia on the growth of the host Liquidambar styraciflua*. *Oecologia*, 93, 48-54.

Emanuel, K.A. (1987). *The dependence of hurricane intensity on climate*. *Nature*, 326(6112), 483-485.

Emanuel, K.A. (2003). *Tropical Cyclones*. *Annual Review of Earth and Planet Science*, 31, 75-104.

Ewel, J.J. & A.J. Hiremath (2005). *Plant-plant interactions in tropical forests*, in *Biotic interactions in the Tropics, their role in the maintenance of species diversity*, Burslem, D.F.R.P., M.A. Pinard & Hartley S.E. (eds.). Cambridge University Press, Cambridge. 580 p.

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

Ewers, F.W., J.B. Fischer, and Fitchner, K. (1991). *Water flux and xylem structure in vines*, in *The biology of vines*, Putz, F.E. & H.A. Mooney (eds.). Cambridge University Press, Cambridge. pp.127-160.

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.

Fitchner, K. and E.D. Schultze (1990). *Xylem water flow in tropical vines as measured by a steady state heating method*. *Oecologia*, 82, 355-361.

Gartner, B.L., S.H. Bullock, Mooney, H.A., V.B. Brown, and J.L. Whitbeck (1990). *Water transport properties of vines and tree stems in a tropical deciduous forest*. *American Journal of Botany*, 77, 742-749.

Gentry, A.H. (1991). The distribution and evolution of climbing plants, in *The biology of vines*, Putz, F.E. & H.A. Mooney (eds.). Cambridge University Press, Cambridge. pp. 3-49.

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

Gerwing, J.J. (2004). *Life history diversity among six species of canopy lianas in an old-growth forest of the eastern Brazilian Amazon*. *Forest Ecology and Management*. 190: 57-72.

Gerwing, J.J. and E. Vidal (2002). *Changes in liana abundance and species diversity eight years after liana cutting and logging in an Eastern Amazonian Forest*. *Conservation Biology*, 16, 544-548.

Grauel, W.T. and F.E. Putz (2004). *Effects of lianas on growth and regeneration of *Prioria copaifera* in Darién, Panama*. *Forest Ecology and Management*, 190, 99-108.

Guariguata, M.R. & R. Ostertag. (2002). *Sucesión Secundaria*, in *Ecología y Conservación de Bosques Neotropicales*, M.R. Guariguata & G.H. Catan (eds.). LUR, Cartago, Costa Rica. pp. 591-623.

Kainer, K.A., L.H.O. Wadt, Gomes-Silva D.A.P. and M. Capanu (2006). *Liana loads and their association with Bertholletia excelsa fruit and nut production, diameter growth and crown attributes*. Journal of Tropical Ecology, 22, 147-154.

Laurance, W.F., D. Pérez-Salicrup, Delamonica, P., P.M. Fearnside, Agra, S., A. Jerzolinski, Pohl, L. and T.E. Lovejoy (2001). *Rain forest fragmentation and the structure of Amazonian liana communities*. Ecology, 82, 105-116.

Leigh, E.G. 1982. Estructura y clima en la pluviselva tropical, in *Evolución en los trópicos*, De Alba, G. & R. Rubínoff (eds.). Editorial Universitaria, Panamá. pp. 161-175.

Lex, V., R.C. Batista, and De Oliveira, R.E. (1998). *Ecología de lianas e o manejo de fragmentos florestais*. Série Técnica IPEF 12: 43-64 (también disponible en línea: <http://www.ipef.br/publicacoes/stecnica/nr32/cap04.pdf>).

Lomáscolo, T. and T.M. Aide (2001). *Seed and Seedling bank dynamics in Secondary Forest following Hurricane Georges in Puerto Rico*. Caribbean Journal of Science, 37, 259-270.

Malizia, A. and R. Grau (2006). *Liana-host tree associations in a subtropical montane forest of north-western Argentina*. Journal of Tropical Ecology, 22, 331-339.

Martínez-Ramos, M. (1994). *Regeneración natural y diversidad de especies arbóreas en selvas húmedas*. Boletín de la Sociedad Botánica de México, 54, 179-224.

Montaña, C., R. Dirzo, and Flores, A. (1997). *Structural Parasitism of an Epiphytic Bromeliad upon Cercidium praecox in an Intertropical Semiarid Ecosystem*. Biotropica, 29(4), 517-521.

Ostertag, R., W.L. Silver and Lugo, A.E. (2005). *Factors affecting mortality and resistance to damage following Hurricanes in rehabilitated Subtropical Moist Forest*. *Biotropica*, 37, 16-24.

Páez Gerardo, L.E., S. Aguilar Rodríguez, Terrazas, T., M.E. Huidrobo Salas, and Aguirre León, E. (2005). *Cambios anatómicos en la corteza de Parkinsonia praecox (Ruíz et Pavón) Hawkins causados por la epífita Tillandsia recurvata L. (Bromeliaceae)*. *Boletín de la Sociedad Botánica de México*, 77, 59-64.

Parren, M., 2003. *Lianas and logging in West Africa*, PhD. Thesis. Wageningen, Holanda p. 168. (también disponible en línea: <http://library.wur.nl/wda/dissertations/dis3449.pdf>).

Peñalosa, J. (1984). *Basal branching and vegetative spread in two tropical rain forest lianas*. *Biotropica*, 16, 1-9.

Pérez Salicrup, D. R. (2001). *Effect of liana-cutting on tree regeneration in a liana forest in Amazonian Bolivia*. *Ecology*, 82, 389-396.

Pérez-Salicrup, D.R., V.L. Sork, and Putz, F.E. (2001). *Lianas and trees in a Liana Forest of Amazonian Bolivia*. *Biotropica*, 33, 34-47.

Pérez-Salicrup, D.R. and M.G. Barker. (2000). *Effect of liana cutting on water potential and growth of adult Senna multijuga (Caesalpiniodae) trees in a Bolivian tropical forest*. *Oekologia*, 124, 469-475.

Pérez-Salicrup, D.R. and W. De Meijere (2005). *Number of lianas per tree and number of trees climbed by lianas at Los Tuxtlas, Mexico*. *Biotropica*, 37, 153-156.

Phillips, O. L. and A.H. Gentry (1994). *Increasing*

turnover through time in tropical forests. Science, 263,954-958.

Phillips, O.L., Vásquez Martínez, R., L. Arroyo, Baker, T.R., T. Kileen, Lewis, S.L., M. Yadvinder, Monteagudo Mendoza, A., D. Neill, Núñez Vargas, P., M. Alexiades, Cerón, C., A. Di Fiore, Erwin, T., A. Jardim, Palacios, W., M. Saldias, and Vinceti, B. (2002). *Increasing dominance of large lianas in Amazonian forests. Nature, 418, 770-774.*

Phillips, O.L., Vásquez Martínez, R., A. Monteagudo Mendoza, Baker, T. R., and P. Núñez Vargas. (2005). *Large lianas as hyperdynamic elements of the Tropical forest canopy. Ecology, 86, 1250-1258.*

Phillips, N., R. Oren, Zimmermann, R. and S.J. Wright. (1999). *Temporal patterns of water flux in trees and lianas in a Panamanian moist forest. Trees, 14, 116-123.*

Pinard, M.A. and F.E. Putz (1994). *Vine infestation of large remnant trees in logged forest in Sabah, Malaysia: Biomechanical facilitation in vine succession. Journal of Tropical Forest Science, 6, 302-309.*

Putz, F.E. (1991). "Silvicultural effects of lianas", in *The biology of vines*, Putz, F.E. & H.A. Mooney (eds.).Cambridge University Press, Cambridge. pp. 493-501.

Putz, F.E. (1984a). *The natural history of lianas on Barro Colorado Island, Panama. Ecology, 65, 1713-1724.*

Putz, F.E. (1984b). *How trees avoid and shed lianas. Biotropica, 16, 19-23.*

Putz, F.E. and N. Holbrook (1986). *Notes on the natural history of hemiepiphytes. Selbyana, 9, 61-69.*

Raes, N., & R.C. Ek. (2002). *Climbers of Guyana-website*. Universidad de Utrecht, Utrecht, Holanda. Disponible en línea : <http://www.bio.uu.nl/~herba/lianas>.

Restom, T.G. and D.C. Nepstad (2004). *Seedling growth dynamics of a deeply rooting liana in a secondary forest in eastern Amazonia*. *Forest Ecology and Management*, 190, 109-118.

Rich, P., L. Shawn, Muñoz. L. and M. Quesada (1987). *Shedding of vines by the palms Welfia georgii and Iriartea gigantea*. *Principes*, 31, 31-34.

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

Schnitzer, S.A. and W.P. Carson (2001). *Treefall gaps and the maintenance of species diversity in a tropical forest*. *Ecology*, 82(4), 913-919.

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

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

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

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

The Field Museum. (1999). *Rapid color guides*.
Environmental and conservation programs, Chicago, Illinois.
Disponible en línea :
http://fm2.fieldmuseum.org/plantguides/rcg_intro.asp.

Townsend, C.R., J.L. Harper, & Begon, M. (2002).
Oekologie. Springer Verlag, Berlin. 647 p.

Vandermeer, J., I. Granzow de la Cerda, Boucher, D., I.
Perfecto and Ruiz, J. (2000). *Hurricane disturbance and tropical
tree species diversity*. *Science*, 290, 788-791.

Vidal, E., V.M. Viana, and Ferreira, J.L. (2002).
*Crescimento de floresta tropical três anos após colheita de
madeira com e sem manejo florestal na Amazônia oriental*.
Scientia Forestalis, 61, 133-143.

Whigham, D. (1984). *The influence of vines on the
growth of Liquidambar styraciflua L. (sweetgum)*. *Canadian
Journal of Forest Research*, 14, 37-39.

Whigham, D.F., I. Olmsted, Cabrera Cano, E. and M.E.
Harmon (1991). *The impact of Hurricane Gilbert on trees,
litterfall, and woody debris in a Dry Tropical Forest in the
Northeastern Yucatan Peninsula*. *Biotropica*, 23, 434-441.

Wright, S.J., O. Calderón, Hernández, A. and S. Patton
(2004). *Are lianas increasing in importance in tropical forests?
A 17-year record from Panama*. *Ecology*, 85, 484-489.

Wright, S.J., M.A. Jaramillo, Pavón, J., R. Condit,
Hubbell, S.P., and R.B. Foster (2005). *Reproductive size
thresholds in tropical trees: variation among individuals, species
and forests*. *Journal of Tropical Ecology*, 21, 307-315.

Capítulo 2

Crecimiento de Árboles y Brinzales en Respuesta a las Lianas en Selvas de Distintas Edades en Quintana Roo, México

2.1. RESUMEN

Las lianas generalmente reducen al crecimiento de los árboles, pero su abundancia varía durante la sucesión secundaria, por lo que sus efectos deben variar entre selvas de diferentes edades. En seis parcelas de una selva ≥ 55 años y seis en otra de 10-18 años, se censaron los árboles ≥ 3.16 cm dap, las lianas ≥ 1 cm de diámetro a nivel del suelo, y una submuestra de brinzales >30 cm de largo y < 3.16 cm de diámetro. Se estimó la carga de lianas por árbol y se cortaron las lianas en la mitad de las parcelas, midiendo el grosor de los árboles y el largo de los brinzales antes de la corta y 15 meses después. La corta de lianas no tuvo efectos a nivel comunitario. Los árboles crecieron más en la selva más joven, lo cual se asoció a una mayor razón área basal de lianas/área basal de los árboles. *Coccoloba spicata* creció más donde las lianas no fueron cortadas en la selva ≥ 55 años, pero no fue afectada en la selva más joven. Los brinzales crecieron más donde la razón densidad de lianas/área basal de lianas fue menor. En los rodales de 10-18 años los árboles que hospedaban lianas crecieron más que los que no las tenían; en los rodales ≥ 55 años ocurrió lo contrario. Se confirma que los efectos de las lianas: varían entre especies arbóreas -pero también espacio-temporalmente y no siempre son deletéreos para los árboles, la captura de carbono y la recuperación de las selvas.

2.2. ABSTRACT

Lianas generally delay the growth of trees but, because liana abundance changes during secondary succession, their effects should differ among forest ages. Lianas ≥ 1 cm diameter at ground level and trees ≥ 3.16 cm dbh were censused in six plots on a ≥ 55 -y-old forest and in six 10-18-y-old forest plots. A sub-sample of saplings > 30 cm length and < 3.16 cm dbh were also censused; liana-load per tree was estimated. Lianas were cut in 6 of the 12 plots. Widths of trees and lengths of saplings were measured before and 15 mo after liana-cutting. This treatment had no-effects on the growth of tree and sapling communities. Tree-growth was greater in the younger stands and this was associated to a greater liana /tree basal area ratio. *Coccoloba spicata* grew more in the liana-uncut ≥ 55 -y-old stands, but was unaffected in the younger stands. Saplings grew more where the liana density/basal area ratio was smaller. For the 10-18-y-old stands, trees hosting lianas had a greater growth compared to trees hosting no-lianas, but the opposite pattern occurred in the ≥ 55 -y-old stands. Results confirm that liana-effects on trees change according to tree species, but also spatially and temporally. Such liana-effects are not always deleterious for trees, their carbon sequestration and forest recovery.

2.3. INTRODUCCIÓN

Las lianas o bejucos leñosos constituyen cerca del 25% de la flora en las selvas tropicales, donde 33 – 79% de los árboles hospedan lianas (Pinard & Putz, 1994; Campbell & Newberry, 1993; Gentry, 1991; Putz, 1984). Cuando cae un árbol, las lianas colonizan lateralmente el claro que se forma, retardando el cierre de este, lo cual afecta a la regeneración de

los árboles (Parren, 2003; Schnitzer *et al.*, 2000). El aumento global del CO₂ atmosférico puede incrementar la dinámica de claros al hacer que los árboles crezcan y caigan más rápido, aumentando de este modo la abundancia relativa de las lianas con respecto a los árboles en las selvas tropicales (Wright *et al.*, 2004; Granados & Körner, 2002; Phillips *et al.*, 2002). Las lianas también abundan en las selvas secundarias y en los bordes de las selvas (Laurance *et al.*, 2001; De Walt *et al.*, 2000). Consecuentemente, se espera que dicha abundancia aumente a causa de la fragmentación de las selvas y del creciente abandono de los sitios de uso agrícola (Cramer *et al.*, 2008; Guariguata & Ostertag, 2002; Gerold, 1994).

Diversos estudios indican que las lianas reducen el crecimiento de distintas especies de árboles (Pérez-Salicrup & Barker, 2000; Clark & Clark, 1990; Putz, 1984; Whigham 1984) y brinzales (Schnitzer *et al.*, 2005; Pérez-Salicrup, 2001). Se ha propuesto eso se debe a la competencia ejercida por las lianas (e.g. Schnitzer & Bongers, 2002; Pérez-Salicrup & Barker, 2000). Ello es plausible dado que las lianas tienen vasos xilemáticos más anchos que los de los árboles, lo cual les permite conducir el agua y los nutrientes del suelo más eficientemente que éstos (Schnitzer *et al.*, 2005; Pérez-Salicrup & Barker, 2000; Phillips *et al.*, 1999; Dillenburg *et al.*, 1993a-b; Ewers *et al.*, 1991; 1990; Fitchner & Schultze, 1990; Gartner *et al.*, 1990; pero véase Barker & Pérez-Salicrup, 2000). Sin embargo, en comparación con los árboles, las lianas pueden extraer agua de capas más profundas del suelo, por lo que pueden evitar competir con los árboles por los recursos del suelo (Andrade *et al.*, 2005). También se ha reportado que algunas lianas reducen más que otras al crecimiento de los árboles (Dillenburg *et al.*, 1993b). Así, es posible que la "competencia" ocurra en algunos sitios, pero no en otros, debido a que la abundancia y composición de especies de las lianas varía durante la sucesión secundaria (Caballé & Martin, 2001; Laurance *et al.*, 2001; De-Walt *et al.*, 2000). Sin embargo, no existen estudios que comparen los efectos de las

lianas entre selvas de edades distintas -hasta donde tenemos conocimiento.

Durante la sucesión secundaria ocurren cambios en la abundancia de unas especies con respecto a otras (Guariguata & Ostertag, 2002). Los estudios que demuestran que hay efectos deletéreos de las lianas sobre los árboles han servido como base para proponer la hipótesis de que éstas afectan los cambios en las abundancias de unas especies arbóreas con respecto a otras (Hipótesis diferencial, Schnitzer & Bongers, 2002; Pérez-Salicrup, 2001). La mayoría de los estudios sobre eso analizaron lo que sucede con árboles individuales de una o dos especies (Schnitzer *et al.*, 2005; Parren, 2003; Schnitzer & Bongers, 2002; Barker & Pérez-Salicrup, 2000; Pérez-Salicrup & Barker, 2000; Putz, 1984; pero véase Pérez-Salicrup, 2001). Son pocos los estudios que han abarcado más especies (Wright *et al.*, 2005; Clark & Clark, 1990). También la carga de lianas por árbol puede afectar a estos (e.g. Kainer *et al.*, 2006; Stevens, 1987), y sus efectos podrían variar durante la sucesión, lo cual aún está pobremente estudiado. Junto a lo antedicho, las actuales comunidades de brinzales se relacionan con el posterior reemplazo de unas especies arbóreas por otras (e.g. Martínez-Ramos, 1994), por lo que la comprensión de los efectos de las lianas sobre los brinzales ayudaría a completar las ideas sobre el rol de estas durante la sucesión.

Las selvas jóvenes tienen una mayor densidad de árboles y de lianas que las selvas maduras (Guariguata & Ostertag, 2002; Caballé & Martin, 2001; Laurance *et al.*, 2001; De-Walt *et al.*, 2000). Si las lianas reducen al crecimiento de los árboles y los brinzales, entonces deben retardar la sucesión en los rodales más jóvenes con respecto a los más viejos. Un paso inicial para averiguarlo es corroborar si el retardo del crecimiento debido a las lianas es más acentuado en los rodales más jóvenes.

En este estudio se evaluaron los efectos de las lianas sobre el crecimiento de las comunidades de árboles y brinzales mediante la corta experimental de las lianas en parcelas de selvas medianas subperennifolias secundarias jóvenes (10 – 18 años) y viejas (≥ 55 años) en Quintana Roo, México. Se exploraron también los efectos de la cobertura de lianas (porcentaje del área leñosa del cuerpo cubierta por lianas) para cada árbol sobre el crecimiento de estos. Con base en los resultados de estudios previos se plantearon las siguientes predicciones: (1) La corta de lianas debería favorecer al crecimiento de los árboles y brinzales, afectando a unas especies más que a otras (Pérez-Salicrup, 2001). Como las selvas jóvenes tienen una mayor densidad de árboles y de lianas que las selvas maduras (Guariguata & Ostertag, 2002; Caballé & Martin, 2001; Laurance *et al.*, 2001; De-Walt *et al.*, 2000), se esperaría que: (2) la corta favorezca a los árboles y brinzales en ambos rodales y que el crecimiento sea más lento en las parcelas con lianas sin cortar en los rodales más jóvenes. Sin embargo, el resultado puede depender de la abundancia de: lianas, árboles y lianas con respecto a los árboles así como del grosor de las lianas y los árboles; independientemente de la edad sucesional. Por eso otra predicción es: (3) Los árboles en áreas con mayor abundancia de lianas crecerán menos que los ubicados en áreas con menos lianas (Phillips *et al.*, 2002); se espera que lo mismo suceda con los brinzales. (4) Los árboles con cargas de lianas mayores deberían crecer menos que los que hospedan cargas de lianas menores (Kainer *et al.*, 2006).

2.4. MATERIALES Y MÉTODOS

2.4.1. Lugar del estudio y emplazamiento de las parcelas

El estudio fue realizado en el Ejido Solferino, Quintana Roo, México, el cual colinda con la Reserva de Flora y Fauna Yum Balam (21°26'N, 87°28'W; 10 m sobre el nivel del mar; INEGI, 1993). Los suelos emergieron luego del Pleistoceno, están pobremente desarrollados y consisten mayormente de luvisoles, rendzinas y vertisoles sobre una roca madre calcárea, con mantos freáticos entre 2-8 m de profundidad (Bautista-Zúñiga *et al.*, 2003; Olmsted *et al.*, 2000; Municipio de Lázaro Cárdenas, 1987). La topografía es principalmente plana, la vegetación está clasificada como Selva mediana subperennifolia (*sensu* Miranda & Hernández, 1963; Bosque tropical seco, *sensu* Holdridge *et al.*, 1971). Las lluvias anuales promedian los 1250 mm, la estación seca se extiende de Marzo a Mayo; la época de lluvias va desde Junio hasta Noviembre e incluye vientos fuertes y algunos huracanes, especialmente entre Septiembre y Octubre; la temperatura media anual es de 25.7°C (Orellana *et al.*, 2003; 1999).

Los habitantes, mayormente indígenas Mayas y mestizos, practican un uso múltiple de los recursos naturales semejante al descrito por Toledo *et al.* (2008). Este incluye: la agricultura de milpa (policultivos realizados luego de roza-tumba-quema) y traspatio, la cría de ganado (aunque la cobertura de pastizales se ha reducido desde 1983), la cacería, la tala selectiva y la extracción de recursos vegetales no-maderables de las selvas circundantes, mayormente látex de árboles de *Manilkara zapota* (chicle, Dupuy *et al.*, 2007; Kiernan, 2000; INEGI, 1993; Municipio de Lázaro Cárdenas, 1987).

Entre noviembre de 2003 y marzo de 2004, se establecieron doce parcelas de 20 m x 20 m cada una, seis en los rodales \geq 55 años de edad de abandono, y seis en rodales de 10-18 años. Debido a que nuestro objetivo era averiguar los

efectos de las lianas sobre el crecimiento de los árboles, la selección de sitios para las parcelas se sesgó hacia lugares con alta densidad de lianas.

2.4.2. El trabajo de campo

Todos los árboles con circunferencia ≥ 10 cm (≥ 3.16 cm de diámetro a la altura del pecho (dap, o sea 1.3 m sobre el suelo) fueron identificados (ver el listado de especies arbóreas en el Apéndice I), etiquetados con un código único, y el punto de medición de la circunferencia fue pintado. Todas las lianas de diámetro ≥ 1 cm a nivel del suelo fueron medidas e identificadas hasta el menor taxon posible (ver listado de lianas en el Apéndice II), cada liana fue etiquetada con un código único. Dichos diámetros fueron medidos con un vernier en las regiones no-hinchadas de los entrenudos del tallo. Cuando los tallos de una liana no eran transversalmente circulares sino elípticos, sólo se registró el diámetro menor. Se incluyeron las pocas lianas que estaban arraigadas fuera de algunas parcelas, pero trepando sobre árboles dentro de la parcela, asumiendo que pueden competir con los árboles por la luz (Schnitzer *et al.*, 2005). Muy pocas lianas estaban arraigadas dentro de las parcelas pero trepando sobre árboles fuera de ellas y fueron excluidas de los cálculos para mantener congruencias con el capítulo 3, especialmente porque no provocaron diferencias significativas con respecto a lo que se reporta aquí (datos no mostrados). Se marcaron todos los tallos y ramas de una misma liana que estuvieran a nuestro alcance con el código único de la liana respectiva para evitar

cada liana se identificó con un código único.

considerándose a la suma de las áreas basales como una estimación del área basal del individuo. Se incluyó como lianas *ad honorem* a los bejucos herbáceos que tenían un diámetro \geq 1 cm, suponiendo que podían competir con los árboles y causarles estrés mecánico.

Cada árbol fue clasificado visualmente de acuerdo con el porcentaje del área leñosa de su cuerpo cubierta por lianas. Las categorías fueron: cero = sin lianas, uno = 1-25%, dos = 25-75% y tres > 75% (métodos con base en Kainer *et al.*, 2006; Clark & Clark, 1990, Fig. 2.1.). Estas categorías de cobertura no siempre estaban correlacionadas con el área basal de las lianas hospedadas por cada árbol (ver resultados). Sin embargo, elegimos a la cobertura de lianas para nuestros análisis estadísticos porque ha sido un indicador de carga de lianas más ampliamente usado que el área basal de lianas hospedadas por árbol (Kainer *et al.*, 2006, Wright *et al.*, 2005).



Figura 2-1. Ejemplos de las tres categorías (tipos) de cobertura de lianas que hospedaban los árboles. La categoría cero (sin lianas) no aparece en la figura. El número de lianas por cada categoría no es necesariamente el mismo que aparece en la figura. Ver explicación completa en el texto.

Durante los días 22 y 23 de Mayo de 2004 se cortaron todas las lianas y bejucos herbáceos en la mitad de las parcelas, pero sin quitarlos de los árboles para evitar que esto los dañara. Se cortaron las lianas y bejucos cada dos o tres

meses para controlar los rebrotes (De la Torre, 2003; Parren, 2003; Apanah & Putz, 1984). Se volvió a censar a los árboles entre el 18 y el 20 de Agosto de 2005, o sea 18 meses después del censo inicial y 15 meses (dos temporadas de crecimiento) después de la corta de lianas. En dicho censo se midió la circunferencia de cada árbol sobre el punto marcado durante el censo previo a la corta. Tanto las mediciones pre-corta como post-corta se hicieron con la misma cinta métrica, evitando protuberancias de la corteza. Los árboles que tenían contrafuertes fueron medidos por encima de estos.

Dentro de cada parcela se establecieron sistemáticamente 10 sub-parceals de 2 m². Allí se marcaron, identificaron y midieron las longitudes de todos los brinzales > 30 cm de longitud y < 9.9 cm de circunferencia (dap < 3.16 cm). Las longitudes se midieron con un flexómetro desde el suelo hasta la base del meristemo apical de la rama más larga, siguiendo el contorno del tallo. Dichas mediciones se hicieron entre el 19 de Mayo y el 26 de Junio de 2004, volviendo a realizarse entre el 18 y el 20 de Agosto de 2005 (15 meses después de la corta de lianas).

2.4.3. Análisis de los datos

Para cada árbol se calculó la tasa anual de crecimiento relativo ($TCR = [(X_f - X_i) / X_i] + 1.25$), así como el crecimiento anual ($C = [(X_f - X_i)] \div 1.25$). Para ambas ecuaciones, X_i = circunferencia pre-corta y X_f = circunferencia post-corta, la división por 1.25 se hizo para estandarizar los resultados a valores anuales, dado que los árboles crecieron durante 15 meses = 1.25 años.

La tasa de crecimiento relativo de cada árbol se calculó en dos medidas diferentes: (a) con base en el área basal pre- y post-corta de cada árbol: $TCR_{AB} = [m^2ha^{-1}/(m^2ha^{-1} \text{ año})]$, la cual resulta en unidades de medida convencionalmente usadas para describir el efecto de la corta de lianas sobre toda la

comunidad arbórea. También (b) con base en la circunferencia pre- y post-corta de cada árbol: $TCR_C = [cm/(cm^{-1} \text{ año})]$, que son unidades de medida útiles para comparar especies dentro de la comunidad. Un procedimiento similar se aplicó para las estimaciones de crecimiento anual (C): $C_{AB} = [m^2 ha^{-1}/año]$, y $c_c = [cm/año]$.

Se calculó la tasa de crecimiento relativo anual de cada brinzal (TCR_b) usando la fórmula: $TCR_b = [(L_f - L_i) / L_i] \div 1.25$, donde L_f y L_i son respectivamente las longitudes final e inicial de los brinzales (en centímetros).

Se usaron regresiones lineales para evaluar el efecto de la circunferencia de los árboles antes de la corta para cada edad de la selva por separado. La circunferencia pre-corta se usó como variable explicativa, mientras que TCR_C (y C_C) fueron las variables de respuesta.

2.4.3.a. Efectos de la corta de lianas y la edad de la selva sobre la comunidad arbórea

Se sumaron las TCR_{AB} de todos los árboles vivos en cada parcela. Luego se averiguaron los efectos de la corta de lianas mediante ANOVA de dos vías de factores fijos, usando a cada parcela como unidad experimental ($N = 12$ parcelas). Las variables explicativas fueron: tratamiento (dos niveles: lianas cortadas y sin cortar), y edad de la selva (dos niveles: ≥ 55 años y 10-18 años). El crecimiento de los árboles puede ser afectado por diferencias en las abundancias y tamaños de las lianas y los árboles entre parcelas. Por eso incluimos a diversas variables relacionadas con dichos aspectos como covariables (ANCOVA, ver inciso 2.4.3.c más adelante). Repetimos los cálculos usando C_{AB} como variable de respuesta, así como TCR_b (para los brinzales).

2.4.3.b. Efecto de la corta de lianas sobre las distintas especies arbóreas

Fue imposible realizar un diseño experimental pareado para averiguar el efecto de la corta de lianas sobre especies co-existentes de árboles porque dichas especies tenían muy pocos individuos por parcela. Además, un análisis basado en los individuos arbóreos podía generar autocorrelaciones en los resultados, lo cual impide averiguar los efectos de la corta de lianas entre especies. Por ello, para cada especie promediamos las TCR_C de todos los individuos en cada parcela y usamos dicho promedio como la TCR_C de dichas especies en cada parcela. Se calculó el intervalo de confianza al 95% de los TCR_C de cada especie que estuviera a la vez en al menos dos parcelas con lianas cortadas y dos parcelas con lianas sin cortar. Si los intervalos de confianza se sobreponen, entonces se consideró que la corta de lianas no afecta el crecimiento de los árboles. Por otro lado, si los intervalos no se sobreponen, se consideró que las lianas si afectan el crecimiento de éstos. Todo eso se hizo por separado para las dos edades de selva porque éstas tenían diferentes composiciones de especies de lianas y de árboles (datos no mostrados).

2.4.3.c. Efectos de las abundancias de lianas y de árboles por parcela sobre el crecimiento de la comunidad de árboles

Las diferencias en la densidad, área basa total y área basal promedio de las lianas y los árboles entre parcelas pueden influir sobre el crecimiento de los árboles. Por ejemplo, donde el área basal de lianas es mayor, los árboles y los brinzales estarían más expuestos a la competencia de éstas, pudiendo crecer menos. Por eso, los efectos de dichas variables sobre TCR_{AB} y C_{AB} se averiguaron mediante ANCOVA usando las siguientes covariables: (1) densidad de árboles, (2) área basal de árboles, (3) área basal promedio de árboles, (4) densidad de lianas, (5) área basal de lianas, (6)

área basal promedio de lianas, (7) razón densidad de lianas/densidad de árboles, (8) razón área basal de lianas/área basal de árboles, y (9) razón densidad de lianas/área basal de lianas. Las covariables 1-3 indican la abundancia y tamaño de árboles y sus efectos y se averiguaron asumiendo que la competencia (aparente) entre árboles podía afectar los resultados. Las covariables 4-8 indican la abundancia y tamaño de las lianas (en sí mismas y con respecto a los árboles). Finalmente, la covariable (9) indica la talla de las lianas con respecto al número de individuos de éstas y los valores menores corresponden a parcelas donde las lianas son más grandes. Así, la existencia de valores bajos de la razón densidad de lianas/área basal de lianas asociados con un menor crecimiento de los árboles implicaría que las lianas más grandes están vinculadas a dicho efecto.

Para explorar los efectos de la razón área basal de lianas/área basal de árboles sobre el crecimiento de la comunidad arbórea, se utilizó C_{AB} como variable de respuesta, dado que TCR_{AB} incluye al área basal inicial de los árboles.

Para explorar si la corta de lianas afectó a los brinzales durante nuestro estudio, se repitieron los procedimientos indicados en b) y c) para los brinzales. Eso se hizo luego de combinar los datos de todas las sub-parcelas de cada parcela, usando a TCR_b como variable de respuesta.

Por último, se hicieron regresiones lineales para investigar la asociación entre aquellas covariables que resultaron significativas y las variables de respuesta estudiadas.

2.4.3.d. Efectos de la cobertura de lianas (carga de lianas) por árbol sobre el crecimiento de estos

Usando pruebas de Kruskal Wallis se exploraron los efectos de la cobertura por lianas sobre TCR_C de los árboles para las cuatro categorías de lianas. Sin embargo, fue necesario combinar los datos de las seis parcelas de cada edad de selva, a fin de lograr tamaños muestrales (n) adecuados por cada categoría de cobertura por lianas. Se hicieron correlaciones de Spearman para averiguar si las categorías de cobertura por lianas se asociaban al área basal de lianas hospedadas por los árboles.

2.5. RESULTADOS

Juntas, todas las parcelas tuvieron 1826 árboles y 1717 lianas en el censo pre-corta y 1770 árboles en el censo post-corta (las lianas no fueron censadas después de la corta). Antes de la corta, más del 85% de los árboles eran < 12 cm dap y virtualmente todos eran < 20cm dap. La circunferencia pre-corta de los árboles no se asoció al TCR_C ni a C_{AB} ($P > 0.05$). Las comunidades de lianas estuvieron dominadas por los géneros *Cydista* y *Arrabidaea* (Bignoniaceae) en las parcelas de selva ≥ 55 años, y por *Dalbergia glabra* (Standl. Fabaceae Papilionoidae), en las parcelas de selva de 10-18 años (Fig. 2.2.)

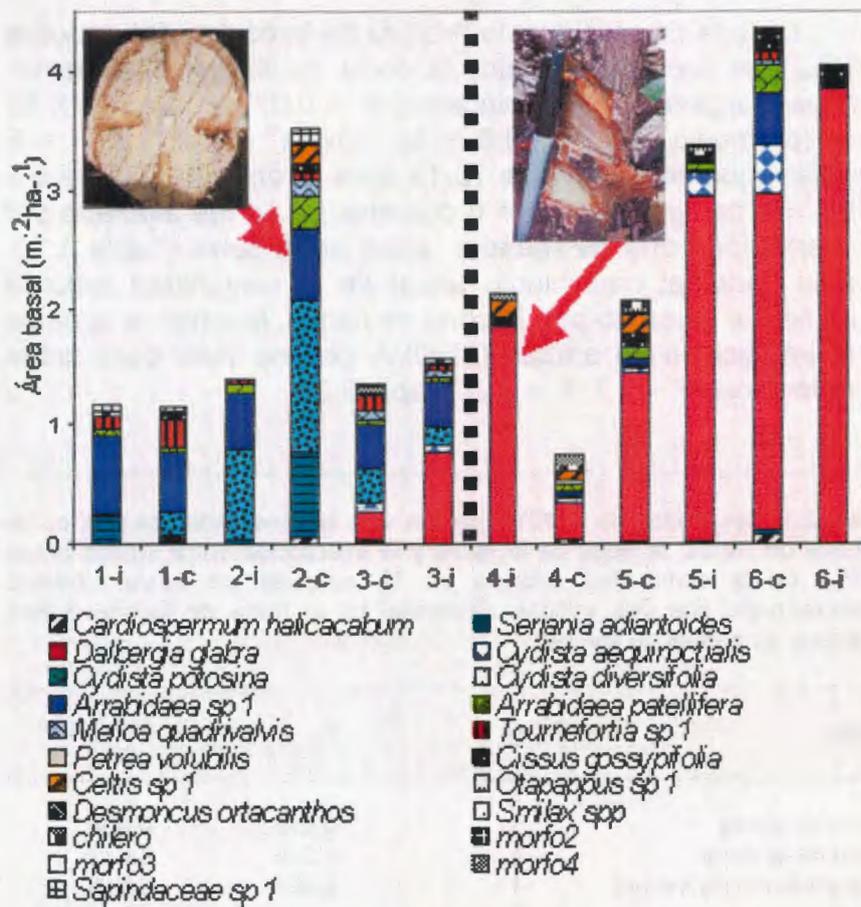


Figura 2-2. Áreas basales de las especies de lianas presentes en: seis parcelas de selva ≥ 55 años (lado izquierdo) y seis parcelas de selva de 10-18 años (lado derecho de la línea punteada). Las fotos muestran especímenes de *Arrabidaea* (izquierda, foto por John Hayden) y *Dalbergia glabra* (derecha, foto por E. I. Garrido-Pérez) como ejemplos de las lianas dominantes en cada edad de selva. Las parcelas donde se cortaron las lianas están indicadas con una letra "c", las que tuvieron lianas intactas con la letra "i".

2.5.1. Efecto de la corta de lianas y la edad de la selva sobre las comunidades arbóreas

La tasa de crecimiento relativo de la comunidad arbórea (TCR_{AB}) no fue afectada por la corta de lianas, fue menor, aunque marginalmente significativo ($P = 0.07$) en la selva ≥ 55 años (promedio \pm E.E. = $3.6 \text{ m}^2\text{ha}^{-1}/(\text{m}^2\text{ha}^{-1} \text{ yr})$, ± 0.8 , $N = 6$ parcelas) que en la selva de 10-18 años (promedio \pm E.E. = $5.8 \text{ m}^2\text{ha}^{-1}/(\text{m}^2\text{ha}^{-1} \text{ y})$, ± 1.2 , $N = 6$ parcelas), y no fue afectado por la interacción corta de lianas x edad de la selva (Tabla 2.1.). Por su parte, el crecimiento anual de la comunidad arbórea (C_{AB}) no fue afectado por: la corta de lianas, la edad de la selva ni la interacción de ambas (ANOVA de dos vías, para todos esos factores, $F < 1.7$, $P > 0.2$) (Tabla 2.2.).

Tabla 2.1. Resultados del ANOVA de dos vías que muestran los efectos de la corta de lianas, la edad de la selva y la interacción entre ambas sobre TCR_{AB} de la comunidad arbórea en 12 parcelas de Selva mediana subperennifolia con dos edades diferentes en el norte de Quintana Roo (México). gl: grados de libertad.

Factor	gl	F	P
Corta de lianas	1	0.015	0.904
Edad de la selva	1	4.285	0.072
Interacción corta x edad	1	0.461	0.516
Error	8		
Total	11		

Tabla 2.2. Características promedio (± 1 EE) de los árboles ≥ 3.16 cm de diámetro a la altura del pecho y las lianas ≥ 1 cm de diámetro a nivel del suelo en 12 parcelas experimentales de 20 m x 20 m de Selvas medianas subperennifolias (n=3). TCR_{AB} y C_{AB} son: Tasa de crecimiento relativo y Crecimiento relativo respectivamente, ambas en términos de área basal (AB).

Edad (años) y tratamiento	Densidad (individuos/m ²)		Área basal arbórea m ² /ha	Área basal promedio (m ²)		Razones liana/árbol		Razón (densidad/área basal) de lianas (10 ³)	Crecimiento arbóreo	
	Árboles	Lianas		Árboles	Lianas	Densidad	Área basal		TCR_{AB}	C_{AB}
>55n cortadas	3375 \pm 526.8	4483 \pm 129.4	24.9 \pm 2.9	0.17 \pm 0.03	0.01 \pm 0.005	1.2 \pm 0.06	0.5 \pm 0.2	3.0 \pm 0.6	3.9 \pm 0.1	0.07 \pm 0.2
>55 sin cortar	3375 \pm 437.7	3433 \pm 621.5	26.4 \pm 6.3	0.19 \pm 0.03	0.01 \pm 0.001	1.03 \pm 0.2	0.2 \pm 0.2	2.6 \pm 0.4	3.2 \pm 2.2	0.07 \pm 0.02
10-18 cortadas	3408 \pm 620.9	2617 \pm 529.6	13.5 \pm 1.6	0.10 \pm 0.006	0.02 \pm 0.006	0.8 \pm 0.2	0.2 \pm 0.1	1.7 \pm 0.7	3.2 \pm 1.3	0.12 \pm 0.04
10-18 sin cortar	4275 \pm 353.9	3517 \pm 720.6	16.9 \pm 3.9	0.10 \pm 0.02	0.02 \pm 0.005	0.8 \pm 0.2	0.2 \pm 0.06	1.2 \pm 0.2	6.3 \pm 2.9	0.11 \pm 0.05

2.5.2. Efecto de la corta de lianas sobre las diferentes especies de árboles

Para un intervalo de confianza del 95%, ninguna especie arbórea mostró efectos de la corta de lianas, excepto *Coccoloba spicata* Lundell (Polygonaceae), la cual creció más rápido en las parcelas con lianas intactas de la selva ≥ 55 años (Fig. 2.3.a). Al considerar un intervalo de confianza del 90% (tomando en cuenta el tamaño de muestra tan reducido), *Spondias mombin* L. (Anacardiaceae) creció menos en las parcelas con lianas intactas que en las parcelas donde las lianas fueron cortadas en la selva de 10-18 años de edad (Fig. 2.3.b).

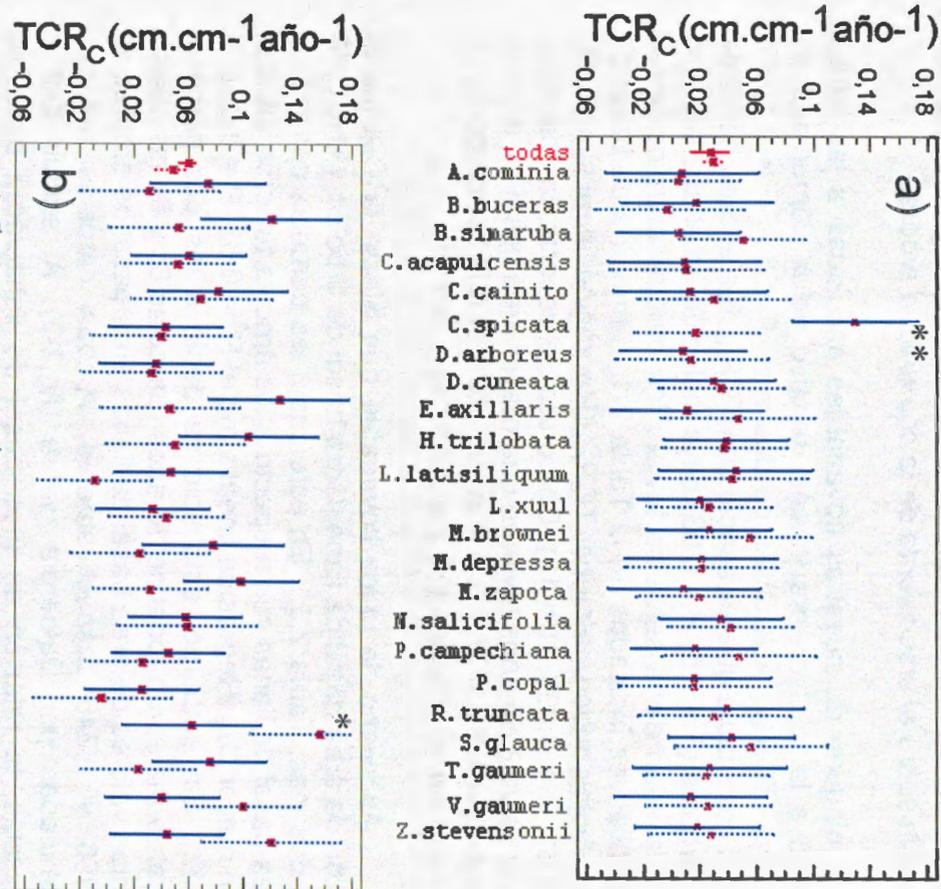


Figura 2-3. Tasas de crecimiento relativo de la circunferencia (TCR_c , promedio e intervalo de confianza al 95%) para los árboles en las selvas: (a) ≥ 55 años y (b) 10-18 años de abandono para: parcelas con lianas sin cortar (líneas continuas) y cortadas (líneas punteadas). Los asteriscos indican diferencias para intervalos de confianza: (*) = 90% y (**) = 95%.

2.5.3. Efectos de las abundancias de lianas y árboles por parcela sobre el crecimiento de la comunidad arbórea

Casi ninguna de nuestras covariables asociadas a las lianas afectó a la tasa de crecimiento relativo de la comunidad de árboles (TCR_{AB} ; ANCOVAs de dos vías, $F < 3.2$, $P > 0.1$). La única covariable que se asoció con TCR_{AB} fue el área basal de los árboles ($F = 7.5$, $P = 0.03$) cuya inclusión en el análisis hizo que la edad de la selva no tuviera los efectos marginalmente significativos indicados en la Tabla 2-1. A mayor área basal de los árboles hubo una menor TCR_{AB} (Regresión lineal simple, $R^2 = 0.61$, $P = 0.003$, $N = 12$). Como era de esperar, las parcelas de la selva ≥ 55 años tuvieron una mayor área basal de árboles (promedio \pm EE = $25.7 \pm 3.1 \text{ m}^2\text{ha}^{-1}$, $N = 6$) que las parcelas en la selva de 10-18 años ($15.2 \pm 2.0 \text{ m}^2\text{ha}^{-1}$, $N = 6$).

Asimismo, la única covariable que afectó la C_{AB} fue la razón de área basal de lianas/área basal de árboles (ANCOVA de dos vías, Tabla 2.3.). En este caso, las parcelas con mayor área basal de lianas con respecto a los árboles tuvieron árboles con mayor C_{AB} (Regresión lineal simple, $R^2 = 0.63$, $P = 0.002$, $N = 12$). Sin embargo, esto sólo se debió a las dos parcelas localizadas en un rodal de 10 años (parcelas 6c y 6i) las cuales tenían valores de área basal de lianas/área basal de árboles de 0.356 y 0.346 respectivamente. Ambas parcelas estaban dominadas por *Dalbergia glabra* (fig.2-2). Al excluir dichas parcelas, la relación de área basal de lianas/área basal de árboles dejó de afectar a C_{AB} (Regresión lineal simple, $R^2 = 0.01$, $P = 0.7$, $N = 10$).

Tabla 2.3. Resultados de ANCOVA de dos vías que muestran los efectos de: la corta de lianas, la edad de la selva, el factor de interacción entre ambas y la covariable área basal de lianas/área basal de árboles sobre C_{AB} de las comunidades arbóreas en 12 parcelas de Selva mediana subperennifolia de dos distintas edades en el norte de Quintana Roo, México. gl: grados de libertad.

Factor	gl	F	P
Corta de lianas	1	0.033	0.862
Edad de la selva	1	0.299	0.602
Interacción corta x edad	1	0.209	0.662
AB lianas/AB árboles	1	10.092	0.016
Error	7		
Total	11		

2.5.4. Efecto de la cobertura de lianas de cada árbol (carga de lianas) sobre el crecimiento de los árboles

Mayores cargas de lianas se asociaron con un menor crecimiento de los árboles en la selva ≥ 55 años (Prueba de Kruskal-Wallis $KW_{3, 354} = 4.3$, $P < 0.001$, Fig. 2.4.). Sin embargo, análisis post-hoc (Tahmane T2) indican que sólo los árboles con cobertura de lianas categoría 3 crecieron menos que los que no tenían lianas ($P = 0.04$; para las demás comparaciones, $P > 0.07$). En contraste, los árboles que hospedaban lianas tendieron a crecer más rápido que los árboles sin lianas en la selva de 10-18 años (Prueba de Kruskal-Wallis, $KW_{3, 301} = 11.1$, $P = 0.01$; Fig. 2.4.), aunque los análisis post-hoc no detectaron diferencias entre las coberturas de lianas (Tahmane T2, $P > 0.4$ para todas las comparaciones).

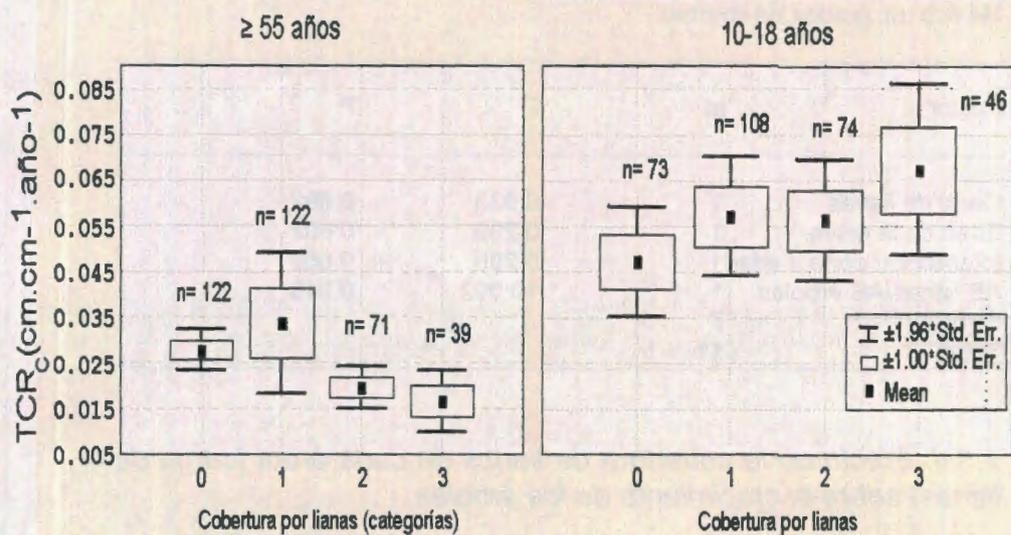


Figura 2-4. Tasas de crecimiento relativo de las circunferencias (TCR_c) de los árboles con cuatro categorías diferentes de cobertura por lianas para 6 parcelas de selva ≥ 55 años y 6 de selva de 10-18 años. Se combinaron los datos de todas las parcelas por cada edad de selva, pero cada especie estuvo representada por el promedio del crecimiento de todos sus individuos para cada categoría de cobertura por lianas (ver detalles en el texto).

Por otro lado, las categorías de cobertura de lianas estuvieron correlacionadas con el área basal de las lianas hospedadas por cada árbol en algunas parcelas; por ejemplo, en la parcela 1u- selva ≥ 55 años, (correlación de Spearman, $R = 0.20$, $P = 0.01$, $N = 156$). En otras parcelas, especialmente en la selva de 10-18 años, no hubo tal correlación; por ejemplo, en la parcela 7u (correlación de Spearman, $R = 0.03$, $P = 0.65$, $N = 192$). En cambio, al combinar todas las parcelas de 10-18 años, sí hubo correlación entre el área basal de las lianas hospedadas por árbol y el área basal de dichas lianas (correlación de Spearman, $R = 0.58$, $P < 0.001$, $N = 906$). Lo mismo ocurrió en la la selva ≥ 55 años (correlación de Spearman, $R = 0.82$, $P < 0.001$, $N = 835$).

2.5.5. Efecto de la corta de lianas sobre el crecimiento de los brinzales

La corta de lianas no afectó a la tasa de crecimiento relativo de la comunidad de brinzales (TCR_b). Tampoco lo hicieron la edad de la selva ni el factor de interacción corta de lianas x edad de la selva (ANOVA de dos vías, $F_{1,8} < 1$, $P > 0.5$). Casi ninguna de las covariables afectó al crecimiento de los brinzales (ANCOVA de dos vías, para tales covariables: $F_{1,7} < 1.0$, $P > 0.09$). Sin embargo, la covariable densidad de lianas/área basal de lianas tuvo un efecto significativo sobre el crecimiento de los brinzales ($F_{1,7} = 6.8$, $P = 0.03$). Cuanto mayor fue el valor de dicha razón, menor fue la TCR_b (Regresión lineal simple, $R^2 = 0.46$, $P = 0.01$, $N = 6$). La razón densidad de lianas/área basal de lianas fue alrededor de dos veces mayor en las parcelas de selva ≥ 55 años, con un promedio ($\pm EE$) = $2775 (\pm 498.11)$, $N = 6$ que en las de la selva 10-18 años (1417.5 ± 502.0 , $N = 6$).

En cuanto a las especies particulares de brinzales, ninguna de las siete especies analizadas en la selva ≥ 55 años fue afectada por la corta de lianas. Es decir, todas siguieron el patrón general de no-efecto de la corta de lianas allí (Fig. 2.5.a.). Sin embargo, en la selva de 10-18 años, una especie de brinzal (*Allophylus cominia* Sw., Sapindaceae) creció más donde las lianas no fueron cortadas (Fig. 2.5.b.).

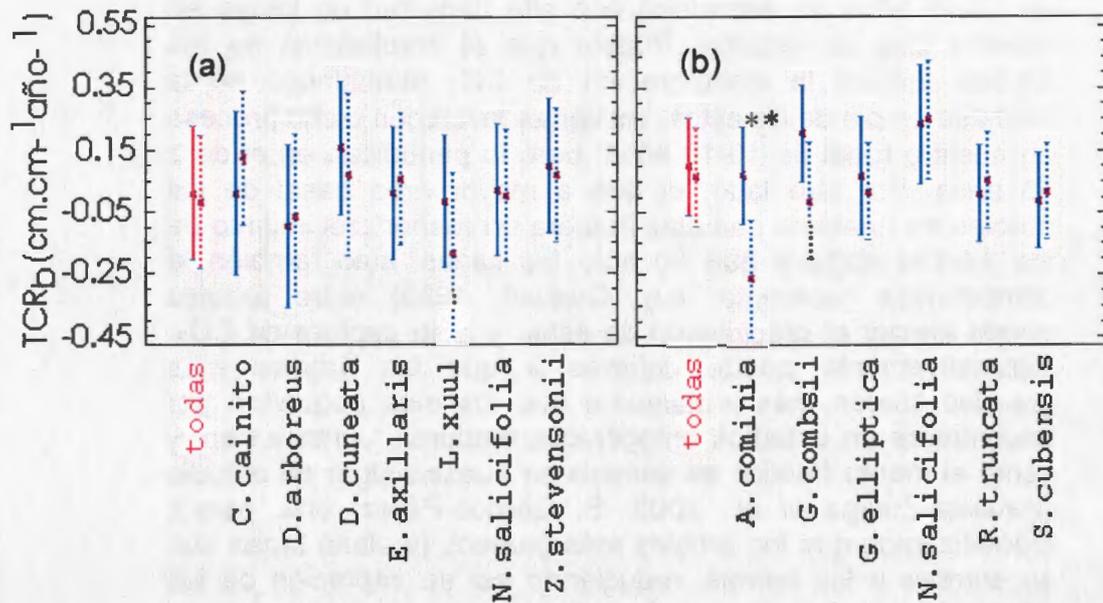


Figura 2-5. Tasa de crecimiento relativo de los brinzales (TCR_b , promedio e intervalo de confianza al 95%) en selvas de: (a) ≥ 55 años y (b) 10-18 años para: parcelas con lianas sin cortar (líneas continuas) y cortadas (líneas punteadas). Los asteriscos indican diferencias para intervalos de confianza: (*) = 90% y (**) = 95%.

2.6. DISCUSIÓN

Se ha planteado que el aumento en la abundancia de las lianas con respecto los árboles en las selvas tropicales puede retardar al crecimiento de las comunidades arbóreas en selvas maduras (Phillips *et al.*, 2002). Los resultados de nuestra selva ≥ 55 años son consistentes con eso, pero no los de los rodales de 10-18 años de abandono con alta densidad de lianas en nuestro sitio de estudio. Puesto que el crecimiento de los árboles implica la incorporación de CO_2 atmosférico en la biomasa en pie de éstos, las lianas favorecen dicho proceso en nuestro rodal de 10-18 años, pero lo perjudican en el de ≥ 55 años. Por otro lado, el que a mayor área basal de los árboles en nuestras parcelas hubiera un menor crecimiento de los árboles sugiere que no sólo las lianas, sino también la competencia (aparente, e.g. Connell, 1990) entre árboles puede afectar al crecimiento de éstos y a su captura de CO_2 . Alternativamente puede deberse a que los árboles más grandes crecen más lentamente que los más pequeños por encontrarse en estadios ontogénicos maduros. Junto a eso, y como el manto freático es somero en nuestro lugar de estudio (Bautista-Zúñiga *et al.*, 2003; E. Garrido-Pérez, obs. pers.), hipotetizamos que los árboles más gruesos (y altos) tapan con su sombra a los demás, reduciendo así su captación de luz fotosintéticamente activa y, por ende, el crecimiento de éstos.

2.6.1. Efectos de la abundancia de lianas

Pese a que nuestro estudio abarcó dos períodos de crecimiento, sus 15 meses de duración pueden ser poco tiempo para revelar efectos de la corta de lianas en la comunidad de árboles. Sin embargo, algunos patrones no relacionados con la corta fueron detectados.

Así, para el caso de los árboles, donde hubo mayor área basal de las lianas con respecto a los árboles hubo mayor crecimiento anual de la comunidad de éstos, o sea en la selva de 10-18 años. Hipotetizamos que eso se debe a que: (1) las

lianas simplemente no afectan a los árboles en nuestra selva más joven, sino que su alta abundancia refleja una elevada incidencia de radiación fotosintéticamente activa, la cual aumenta el crecimiento de los árboles (y las lianas). Alternativamente: (2) La selva de 10-18 años está dominada por la liana leguminosa *D. glabra*, hipotetizamos que ésta contribuye a la fijación de nitrógeno en el suelo, mientras que las Bignoniaceae que dominan en la selva ≥ 55 años no juegan el mismo rol. Nada de lo anterior se contradice con lo sucedido con los brinzales, los cuales tuvieron mayor crecimiento en las parcelas donde la densidad de lianas respecto al grosor de éstas fue menor lo cual ocurre precisamente en la selva de 10-18 años en comparación con la de ≥ 55 años.

Los mecanismos antedichos permanecen sin probar, pero sugieren que, para definir bajo qué circunstancias las lianas perjudican a los árboles, así como a los brinzales, hay que tomar en cuenta la abundancia de las lianas con respecto a los árboles, la densidad de éstas y su identidad taxonómica en cada localidad, lo cual cambia con la edad de la selva (ver también De Walt *et al.*, 2000). A la vez, es posible que no haya competencia por el agua entre las lianas y los árboles en nuestro lugar de estudio, dado que el manto freático es poco profundo (Bautista-Zúñiga *et al.*, 2003) y los árboles tal vez lo hayan alcanzado. En cambio, sí es posible que dicha competencia ocurriera con los brinzales en nuestra selva ≥ 55 años, asumiendo que las raíces de éstos no lleguen al manto freático. Tal competencia es posible, no sólo por la mayor densidad de lianas respecto a los grosores de éstas allí, sino también porque el lugar está dominado por lianas de los géneros *Arrabidaea*, *Cydista* (Bignoniaceae) y *Serjania* (Sapindaceae), las cuales tienen vasos vasculares muy anchos (Acevedo-Rodríguez, 2003), pudiendo conducir más agua que los brinzales de especies arbóreas (e.g. Phillips *et al.*, 1999), y además producen sobre el suelo abundantes estolones > 5 m de longitud, de cuyos entrenudos salen raíces (E. Garrido-Pérez, obs. pers).

2.6.2. Las lianas y la Sucesión secundaria

Luego de los 18 años de abandono, un rodal dominado por lianas puede sufrir un decrecimiento en el área basal de las lianas respecto a los árboles y un cambio sustancial en la composición de especies de lianas (De Walt *et al.*, 2000). En nuestras parcelas, este cambio en la cantidad y calidad de las lianas se asocia a un menor crecimiento de los árboles. Así, las lianas (mayormente *D. glabra*) están asociadas a un mayor crecimiento arbóreo en nuestros rodales de 10-18 años, pero ya cuando la selva es ≥ 55 años, otras lianas (mayormente Bignoniaceae) están asociadas a un menor crecimiento de los árboles.

Lo anterior se aplica al rol de las lianas en la sucesión secundaria en selvas medianas. Mientras, gran parte de la documentación que ilustra los patrones generales de sucesión en el neotrópico están mejor documentados para las selvas altas (Guariguata & Ostertag 2002; Finegan, 1996) en las cuales la abundancia de las lianas con respecto a las selvas medianas es menor (Schnitzer, 2005; Gentry, 1991). Sin embargo, algunos aspectos básicos sobre la sucesión en las selvas altas se mantienen en las selvas medianas. Ambos tipos de selva sufren formación de claros durante la sucesión, lo cual genera una distribución agrupada de las lianas dentro de la selva de una misma edad. Las variaciones espaciales en la distribución de las distintas especies de lianas en ambos tipos de selva pueden provocar que, aún dentro de un estado seral, haya regiones con mayor avance sucesional que otras. Por ejemplo, nuestras parcelas de la selva de 10-18 años tuvieron altas abundancias de *D. glabra*, pero dichas parcelas están rodeadas de zonas donde *D. glabra* es menos abundante (E. Garrido-Pérez, obs. pers). Nuestros datos sugieren que *D. glabra* favorece al crecimiento de los árboles, lo que potencialmente contribuye a acelerar la sucesión.

Lo anterior puede co-existir con un proceso contrario. La caída de árboles forma claros que son colonizados por nuevas lianas (Schnitzer & Carson, 2001; Schnitzer *et al.*, 2000). Es posible que la formación de claros en las selvas favorezca a las Bignoniaceae, Sapindaceae y otras lianas en nuestro lugar de estudio (capítulo 3), mientras que *D. glabra* sea favorecida por el fuego (Erminio Rosado, com. pers.). Nuestros datos sugieren que las Bignoniaceae y Sapindaceae retardan al crecimiento arbóreo, lo que potencialmente contribuye a retardar la sucesión. Esto se ha confirmado para lianas en general (Schnitzer *et al.*, 2000); pero sugerimos que sólo algunos taxa de lianas lo hacen.

2.6.3. La abundancia de lianas y la Hipótesis diferencial

La hipótesis diferencial se enriquece con nuestros resultados según los cuales los efectos de las lianas sobre los árboles y los brinzales varían dependiendo de los cambios entre parcelas de: la razón área basal de las lianas/área basal de árboles, y la razón densidad de lianas/área basal de lianas. Esto sugiere que el efecto de las lianas no sólo varía entre especies arbóreas, sino que cambia espacialmente en parches con edades sucesionales distintas que co-existen en un mismo paisaje.

Pensamos que debe haber un valor “umbral” de la razón área basal de lianas/área basal de árboles en el que éstas dejen de estar asociadas con efectos positivos o neutros para comenzar a perjudicar a los árboles. Lo mismo puede decirse de la razón densidad de lianas/área basal de lianas con respecto a los brinzales. También debe haber un gradiente de combinaciones de especies de lianas que varíe desde combinaciones deletéreas para los árboles y brinzales hasta combinaciones favorables. Averiguar todo eso puede ayudar a comprender mejor bajo qué condiciones las lianas reducen el crecimiento de los árboles mediante competencia (real o aparente *sensu* Connell, 1990), tal cual se ha demostrado en muchos estudios (Schnitzer *et al.*, 2005; Grauel & Putz, 2004;

Gerwing, 2001; Pérez-Salicrup, 2001; Pérez-Salicrup & Barker, 2000; Dillenburg *et al.*, 1993a; Clark & Clark 1990; Putz, 1984; Whigham, 1984). También ayudará a decidir si es necesario proteger a los árboles mediante la corta de lianas. Esto último es caro (Pérez-Salicrup *et al.*, 2001) y no siempre evita daños a los árboles vecinos cuando las lianas tiran de ellos (Parren & Bongers, 2001; capítulo 3; pero véase Vidal *et al.*, 2002; 1997; Gerwing, 2001).

2.6.4. Lianas y cambios en la composición de las especies arbóreas

La hipótesis diferencial fue originalmente formulada con un corolario: las especies más perjudicadas por las lianas deben sufrir una reducción en sus abundancias con respecto a las especies favorecidas o no perjudicadas. Ello porque se hallarían en desventaja competitiva en presencia de lianas (Schnitzer & Bongers, 2002; Pérez-Salicrup, 2001). Aplicando esto a nuestro lugar de estudio, las poblaciones de *S. mombin* tenderían a reducir su tamaño porque fue más perjudicada en nuestra selva de 10-18 años. Sin embargo, creemos apresurado afirmar que ello ocurrirá, porque otros individuos de *S. mombin* localizados en sitios con pocas lianas dentro del mismo lugar de estudio pueden tener un mejor desempeño, compensando las pérdidas que las lianas generen. Ello se entiende al considerar lo que sucedió con una misma especie ubicada en parcelas con edades diferentes en nuestro estudio; tal es el caso de *Coccoloba spicata* (Polygonaceae, Fig. 2.4.a-b). En nuestros rodales ≥ 55 años, *C. spicata* creció más en las parcelas con lianas sin cortar, mientras que la corta no afectó a las demás especies allí. La misma especie no fue favorecida ni perjudicada por la corta de lianas en nuestros rodales de 10-18 años, lo cual sugiere que los efectos de las lianas no sólo pueden variar entre especies co-existentes; también pueden variar espacialmente y durante la sucesión, aún para una misma especie.

Aunque no tuvimos suficientes individuos de *S. mombin* para probar si dicho patrón se repite para ésta especie, lo sucedido con *C. spicata* enriquece a la hipótesis diferencial. Lo hace al incorporar a la hipótesis al rol de las lianas en diferentes escalas espaciales. Si los efectos de las lianas varían entre parcelas, entonces las lianas no necesariamente reducirán la abundancia de unas especies con respecto a otras a nivel de paisajes, ámbitos geográficos o meta-comunidades, compuestas por poblaciones con un flujo génico regular. Los individuos de una especie cuya adecuación sea reducida por las lianas en un rodal pueden compensarse por sus conespecíficos favorecidos (o no-afectados) en otro rodal cercano. Esto hace menos predecibles los efectos que las lianas tendrían sobre la abundancia relativa de las especies arbóreas a nivel de paisajes y ámbitos geográficos.

También es notorio que los árboles de *A. cominia* no fueron afectados por la corta de lianas, mientras que los brinzales de dicha especie fueron favorecidos por la corta en la selva de 10- 18 años. Esto sugiere que los efectos de las lianas sobre una especie pueden variar según el estado ontogénico de ésta. Sin embargo, nuestros resultados no dilucidan si los estadios ontogénicos de *A. cominia* son diferencialmente susceptibles al efecto de las lianas y su abundancia, o si las diferencias en el crecimiento entre árboles y brinzales de dicha especie se relacionan con las condiciones ambientales, más que con las lianas.

2.6.5. Carga de lianas e hipótesis diferencial

El efecto de la carga de lianas por árbol también puede variar espacialmente y durante la sucesión. Por ejemplo los árboles que hospedan lianas tendieron a crecer menos en nuestros rodales \geq 55 años (consistente con Kainer *et al.*, 2006), pero más en los de 10-18 años. Hasta donde sabemos, este es el primer estudio en reportar un mayor crecimiento de los árboles cuando hospedan mayores cargas de lianas (Fig. 2.4.b.). Pensamos que no hay contradicción entre nuestros

resultados y los de Kainer *et al.* (2006). Las muestras del estudio de estas autoras y del nuestro fueron pequeñas, y la composición de especies arbóreas fue diferente entre nuestras edades de selva (E. Garrido-Pérez, datos no publicados), lo cual podría sesgar los resultados.

Por otro lado, llama la atención la falta de consistencia entre nuestras categorías de cobertura por lianas y el área basal de lianas por árbol. Nosotros medimos dichas áreas basales para el tallo principal de cada liana a nivel del suelo. En cambio, la cobertura de lianas en el tronco y las ramas de los árboles las producen generalmente regiones distales del tallo y las ramas de las lianas en el dosel, las cuales suelen ser más delgadas (E. Garrido-Pérez, obs. pers.). Relaciones más precisas podrían lograrse trepando sobre los árboles y midiendo el grosor de las lianas que los colonizan en el dosel, como lo hizo Putz (1984).

En conclusión, nuestros resultados son consistentes con la hipótesis que indica que las lianas tienen un efecto diferencial sobre los árboles formulada por Pérez-Salicrup (2001) y respaldada por Schnitzer & Bongers (2002). Esto variará según las especies de árboles (Wright *et al.*, 2005; Pérez-Salicrup, 2001; Clark & Clark, 1990), pero también dependerá de: la abundancia y distribución de las lianas, la carga de lianas por árbol, las especies de lianas y los cambios de todo lo anterior relacionados con la sucesión y la dinámica de claros, como se discute extensamente en el capítulo 4. El resultado a nivel de paisaje es un rango complejo de circunstancias bajo las cuales el rol de las lianas sobre las comunidades arbóreas variará en sus niveles de importancia y no siempre será deletéreo.

2.7. REFERENCIAS

Acevedo-Rodríguez, P. (2003). *Bejucos y plantas trepadoras de Puerto Rico e Islas Vírgenes*. Sheridan Press, Pensilvania. 491 p.

Andrade, J.L., R. Meinzer, Goldstein, G. and S.A. Schnitzer (2005). *Water uptake and transport in lianas of a seasonally dry tropical forest*, *Trees*. 19, 282-289.

Apanah, S. and F.E. Putz (1984). *Climber abundance in virgin dipterocarp forest and the effect of pre-felling climber cutting on logging damage*. *Malaysian Forester*, 47 (4), 335-342.

Barker, M.G. and D.R. Pérez-Salicrup (2000). *Comparative water relations of mature mahogany (Switenia macrophylla) tees with and without lianas in a subhumid seasonally dry forest in Bolivia*. *Tree Physiology*, 20, 1167-1174.

Bautista-Zúñiga, F., E. Batllori-Sampedro, Ortiz-Pérez, M.A., G. Palacio-Aponte, and Castillo-González, M. (2003). "Geofomas, agua y suelo en la Península de Yucatán", in *Naturaleza y Sociedad en el área maya: pasado, presente y futuro*, Colunga-Garcíamarín, P., and A. Larqué-Savedra (eds). Academia Mexicana de Ciencias and Centro de Investigación Científica de Yucatán, México DF. pp. 21-35.

Caballé Guy and A. Martin (2001). *Thirteen years of change in trees and lianas in a Gabonese rainforest*. *Plant Ecology*, 152, 167-173.

Campbell, E.J.F. and D.McC. Newberry (1993). *Ecological relationships between lianas and trees in lowland*

rain forest in Sabah, East Malaysia. *Journal of Tropical Ecology*, 9, 469-490.

Clark, D. and D. Clark (1990). *Distribution and effects on tree growth of lianas and woody hemiepiphytes in a Costa Rican tropical wet forest*. *Journal of Tropical Ecology*, 6, 321-331.

Connell, J. H. (1990). "Apparent versus "Real" competition in plants", in *Perspectives in plant competition*, Grace, J.B. and D. Tillman (eds). Academic Press, San Diego. pp. 9-26.

Cramer, V., R.J. Hobbs and Standish, R. J. (2008). *What's new about old fields? Land abandonment and ecosystem assembly*. *Trends in Ecology and Evolution*, 23, 104-112.

De La Torre, C.L. (2003). *Etnoecología de los bejucos artesanales en tres comunidades del NW de Quintana Roo, México: Implicaciones para su manejo sostenible*, Tesis de Maestría. Universidad Autónoma de Yucatán. Mérida, Yucatán, México.

De Walt, S.J., S.A. Schnitzer, Denslow, J.S. (2000). *Density and diversity of lianas along a chronosequence in a central Panamanian lowland forest*. *Journal of Tropical Ecology*, 16, 1-19.

Dillenburg, L.R., D.F. Whigham, Teramura, A.H., and I.N. Forseth (1993-a). Effects of vine competition on availability of light, water and nitrogen to a tree host (*Liquidambar styraciflua*). *American Journal of Botany*, 80, 244-252.

Dillenburg, L.R., D.F. Whigham, Teramura, A.H., and I.N. Forseth (1993-b). *Effects of below and above ground competition from the vines Lonicera japonica and*

Parthenocissus quinquefolia on the growth of the host
Liquidambar styraciflua. *Oecologia*, 93, 48-54.

Dupuy, J.M., J.A. González-Iturbe, Iriarte-Vivar, S., L.M. Calvo-Irabién, Espadas-Manrique, C., F. Tun-Dzul, Dorantes-Euan, A. (2007). *Cambios de la cobertura y uso del suelo (1970-2000) en dos comunidades rurales en el noroeste de Quintana Roo*. *Investigaciones Geográficas*, 62, 104-124.

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

Ewers, F.W., J.B. Fischer, and Fitchner, K. (1991). Water flux and xylem structure in vines, in *The biology of vines*, Putz, F.E. & H.A. Mooney (eds.). Cambridge University Press, Cambridge. pp.127-160.

Fitchner, K. and E.D. Schultze (1990). *Xylem water flow in tropical vines as measured by a steady state heating method*. *Oecologia*, 82, 355-361.

Gartner, B.L., S.H. Bullock, Mooney, H.A., V.B. Brown, and J.L. Whitbeck (1990). *Water transport properties of vines and tree stems in a tropical deciduous forest*. *American Journal of Botany*, 77, 742-749.

Gentry, A.H. (1991). The distribution and evolution of climbing plants, in *The biology of vines*, Putz, F.E. & H.A. Mooney (eds.). Cambridge University Press, Cambridge. pp. 3-49.

Gerold, G. (1994). *Pedo-Ecological changes of tropical forest-soils by different land-use impacts*. *Interciencia*, 19(6), 297-301.

Gerwing, J.J. (2001). *Testing liana cutting and controlled*

burning as silvicultural treatments for a logged forest in the eastern Amazon. *Journal of Applied Ecology*, 38, 1264-1276.

Granados, J. and C. Körner. (2002). *In deep shade, elevated CO₂ increases the vigor of tropical climbing plants*. *Global Change Biology*, 8, 1-9.

Grauel, W.T. and F.E. Putz (2004). *Effects of lianas on growth and regeneration of Prioria copaifera in Darién, Panama*. *Forest Ecology and Management*, 190, 99-108.

Guariguata, M.R. & R. Ostertag. (2002). *Sucesión Secundaria*, in *Ecología y Conservación de Bosques Neotropicales*, M.R. Guariguata & G.H. Catan (eds.). LUR, Cartago, Costa Rica. pp. 591-623.

Holdridge, L., W. Grenke, W. Hatheway, T. Lian, and Tosi Jr., J. (1971). *Forest environments in tropical life zones: a pilot study*. Pergamon Press, Oxford. 747p.

Instituto Nacional de Estadística, Geografía e Informática (INEGI), Gobierno del Estado de Quintana Roo and Honorable Ayuntamiento de Lázaro Cárdenas. (1993). *Cuaderno Estadístico Municipal*. Aguascalientes, México.

Kainer, K.A., L.H.O. Wadt, Gomes-Silva D.A.P. and M. Capanu (2006). *Liana loads and their association with Bertholletia excelsa fruit and nut production, diameter growth and crown attributes*. *Journal of Tropical Ecology*, 22, 147-154.

Kiernan, M.J. (2000). *The Forest Ejidos of Quintana Roo, Mexico. A case study for Shifting the power: decentralization and biodiversity conservation*. Washington D.C. Disponible en línea:

<http://www.worldwildlife.org/bsp/publications/aam/mexico.html>

Laurance, W.F., D. Pérez-Salicrup, Delamonica, P., P.M. Fearnside, Agra, S., A. Jerzolinski, Pohl, L. and T.E. Lovejoy (2001). *Rain forest fragmentation and the structure of Amazonian liana communities*. Ecology, 82, 105-116.

Martínez-Ramos, M. (1994). *Regeneración natural y diversidad de especies arbóreas en selvas húmedas*. Boletín de la Sociedad Botánica de México, 54, 179-224.

Miranda, F., and E. X. Hernández. (1963). *Los tipos de vegetación de México y su clasificación*. Sobretiro del Boletín de la Sociedad Botánica Mexicana, #28.

Municipio de Lázaro Cárdenas. (1987). *Monografía del Municipio de Lázaro Cárdenas, Quintana Roo*. Honorable Ayuntamiento de Lázaro Cárdenas. Kantunilkín, Lázaro Cárdenas, Quintana Roo.

Olmsted, I., R. Durán, González-Iturbe, J.A., L.M. Calvo, Remolina, F., and J. Canela Rojo. (2000). *Programa de Manejo del área de protección de flora y fauna silvestre Yum Balam, Informe final*. Centro de Investigación Científica de Yucatán, Mérida, Yucatán, México. 217 pp.

Orellana, R., G. Islebe and Espadas, C. (2003). "Presente, pasado y futuro de los climas de la Península de Yucatán", in *Naturaleza y Sociedad en el área maya: pasado, presente y futuro*, Colunga-Garcíaamarín, P., and A. Larqué-Savedra (eds). Academia Mexicana de Ciencias and Centro de Investigación Científica de Yucatán, México DF. pp. 37-52.

Orellana, R.; Bañuelos, I.; García E.; González-Iturbe, J.A.; Herrera, F. Balam-Ku, M.; and Vidal, J., 1999. Clima. In: García, A. and Córdoba, J. (eds.), *Atlas de procesos territoriales de Yucatán*. Universidad Autónoma de Yucatán, Fac. Arquitectura. Mérida, Yucatán, México.

Parren, M., 2003. *Lianas and logging in West Africa*, Ph.D. Thesis. Wageningen, Holanda p. 168. (También disponible en línea: <http://library.wur.nl/wda/dissertations/dis3449.pdf>).

Pérez Salicrup, D. R. (2001). *Effect of liana-cutting on tree regeneration in a liana forest in Amazonian Bolivia*. Ecology, 82, 389-396.

Pérez-Salicrup, D.R. and M.G. Barker. (2000). *Effect of liana cutting on water potential and growth of adult Senna multijuga (Caesalpiniodae) trees in a Bolivian tropical forest*. Oekologia, 124, 469-475.

Phillips, O.L., Vásquez Martínez, R., L. Arroyo, Baker, T.R., T. Kileen, Lewis, S.L., M. Yadvinder, Monteagudo Mendoza, A., D. Neill, Núñez Vargas, P., M. Alexiades, Cerón, C., A. Di Fiore, Erwin, T., A. Jardim, Palacios, W., M. Saldias, and Vinceti, B. (2002). *Increasing dominance of large lianas in Amazonian forests*. Nature, 418, 770-774.

Phillips, N., R. Oren, Zimmermann, R. and S.J. Wright. (1999). *Temporal patterns of water flux in trees and lianas in a Panamanian moist forest*. Trees, 14, 116-123.

Pinard, M.A. and F.E. Putz (1994). *Vine infestation of large remnant trees in logged forest in Sabah, Malaysia: Biomechanical facilitation in vine succession*. Journal of Tropical Forest Science, 6, 302-309.

Putz, F.E. (1984). *The natural history of lianas on Barro Colorado Island, Panama*. Ecology, 65, 1713-1724.

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

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

Schnitzer, S.A. and W.P. Carson (2001). *Treefall gaps and the maintenance of species diversity in a tropical forest*. Ecology, 82(4), 913-919.

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

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

Toledo, V.M., N. Barrera-Bassols., García-Frapolli, E., P: Alarcón-Chaires. (2008). *Uso múltiple y biodiversidad entre los Mayas yucatecos (México)*. Interciencia, 33(5), 345-352.

Vidal, E., V.M. Viana, and Ferreira, J.L. (2002). *Crescimento de floresta tropical três anos após colheita de madeira com e sem manejo florestal na Amazônia oriental*. Scientia Forestalis, 61, 133-143.

Vidal, E., J. Johns., Gerwing, J., P. Barreto and Uhl, C. (1997). *Vine management for reduced-impact logging in eastern Amazonia*. Forest Ecology and Management, 98, 105-114.

Whigham, D. (1984). *The influence of vines on the growth of Liquidambar styraciflua L. (sweetgum)*. Canadian Journal of Forest Research, 14, 37-39.

Wright, S.J., O. Calderón, Hernández, A. and S. Patton (2004). *Are lianas increasing in importance in tropical forests? A 17-year record from Panama*. Ecology, 85, 484-489.

Wright, S.J., M.A. Jaramillo, Pavón, J., R. Condit, Hubbell, S.P., and R.B. Foster (2005). *Reproductive size thresholds in tropical trees: variation among individuals, species and forests*. Journal of Tropical Ecology, 21, 307-315.

Capítulo 3

Effects of lianas and Hurricane Wilma on tree damage in the Yucatan Peninsula, Mexico *

3.1. RESUMEN

Se ha propuesto que el cambio global está aumentando la intensidad de los huracanes lo cual derriba más árboles. Putz (1984) hipotetizó que las lianas (1) aumentan la formación de claros al tirar de más árboles cuando otros caen, o (b) estabilizan a los árboles unos con otros en el dosel, reduciendo las perturbaciones. El Huracán Wilma azotó un sitio donde teníamos un experimento de corta de lianas, permitiendo poner a prueba tales hipótesis. Había seis parcelas de 20 x 20m (tres con lianas cortadas y tres con lianas sin cortar) en rodales ≥ 55 años, y otras seis en rodales de 10-18 años. Se censaron los árboles ≥ 3.16 cm dap y las lianas ≥ 1 cm de diámetro a nivel del suelo 17 meses antes del huracán y los árboles vivos 2 meses antes. Después del huracán se contaron los árboles derribados. En los rodales ≥ 55 años hubo mayor porcentaje de árboles derribados (100%= total de árboles vivos antes del huracán) donde no se cortaron las lianas (hipótesis 1); lo contrario ocurrió en los rodales más jóvenes (hipótesis 2). Esto estuvo asociado a una mayor densidad de lianas y una mayor área basal promedio de las lianas en los rodales de 10-18 años. Allí la liana de cuerpo pesado *Dalbergia glabra* está distribuida de modo más homogéneo en el dosel con respecto a los rodales ≥ 55 años, dominados por lianas de cuerpo ligero

* Comunicación rápida publicada en Septiembre de 2008 en *Journal of Tropical Ecology*, vol. 24, páginas 559-562. Co-autores : Edgardo I. Garrido-Pérez, Juan Manuel Dupuy y Rafael Durán-García (CICY), Mario Ucan-May (Ejido Solferino), Stefan A. Schnitzer (Universidad de Milwaukee-Wisconsin, EEUU) y Gerhard Gerold (Universidad de Goettingen, Alemania).

(e.g. Bignoniaceae). Así, los efectos de las lianas sobre la dinámica de claros varían espacialmente y durante la sucesión secundaria donde soplan huracanes.

3.2. ABSTRACT

Global change has been proposed to increase the intensity of hurricanes producing more tree-felling. Also Putz (1984) hypothesized that lianas either (1) enhance disturbance by pulling more trees when others fall, or (2) stabilize canopies together, thereby reducing disturbance. Hurricane Wilma stroke a site where we had a liana-cut experiment, making it possible to test both hypotheses. Six 20 x 20 m plots were established in forests of two age categories: 10-18 y-old and ≥ 55 -y-old (three liana-cut, and three liana-un-cut plots per age). All trees ≥ 3.16 cm dbh and lianas ≥ 1 cm diameter at ground level were censused 17mo before the hurricane, and live trees were re-censused 2mo before the hurricane. After the hurricane, the number of felled trees was determined. In the ≥ 55 -y-old stands, liana-cutting reduced the percentage of hurricane-felled trees (100% = total pre-hurricane alive trees) supporting hypothesis 1; however, the opposite occurred on the 10-18-y-old stand, supporting hypothesis 2. This result was related to higher values of liana-density and averaged liana basal area in the 10-18-y-old stand, where, lianas (mainly heavy-wooded *Dalbergia glabra*) were evenly distributed on top compared to the ≥ 55 -y-old stands that were dominated by light-wooded lianas (e.g. *Arrabidaea*, Bignoniaceae). Thus, liana-effects on gap dynamics change spatially and during secondary succession in hurricane zones.

Climate change may increase the intensity of hurricanes (Emanuel, 2003), and thus the size of disturbance in tropical forests. As a consequence, disturbance-specialist plants, such as lianas, may increase in abundance there (Phillips & Gentry, 1994). Putz (1984) hypothesized that lianas create larger treefall gaps by connecting trees together and pulling down multiple trees during storms. This positive-feedback cycle may increase the prevalence of lianas in disturbed tropical forests (Schnitzer & Bongers, 2002; Schnitzer & Carson 2001). Alternatively, Putz (1984) proposed that lianas tie and stabilize canopies together, resulting in less disturbance. Forest age may determine the role of lianas during disturbance because liana abundance and composition vary through secondary succession (De Walt *et al.*, 2000; Schnitzer *et al.*, 2000). To test the two hypotheses of Putz (1984), we evaluated the effect of liana cutting between forests of different successional ages on tree damage by hurricane Wilma.

Studied areas are around the village of Solferino, northeast Yucatan Peninsula, Mexico, (21°26' N, 87°28' W; 10 m asl; INEGI, 1993). Soils are poorly developed Luvisols, Rendzines and Vertisols upon a calcareous base that emerged after the Pleistocene, (Bautista-Zúñiga *et al.*, 2003; Olmsted *et al.*, 2000). Topography is flat, annual rainfall averages 1250 mm, most precipitation occurs from May to November, including large storms and occasional hurricanes (Orellana *et al.*, 2003). Vegetation is seasonally dry semi-evergreen tropical forest (Tropical Dry Forest *sensu* Holdridge *et al.*, 1971). Between November 2003 and March 2004, twelve 20 × 20-m plots were established in areas with high density of lianas in forests of different ages of abandonment after shifting agriculture (Table 3.1).

Table 3.1. Mean characteristics (+/- SE) of trees ≥ 3.16 cm diameter at breast height and lianas ≥ 1 cm diameter at ground level in 12 experimental 20 m x 20-m plots in secondary tropical dry forest stands exposed to Hurricane Wilma in north-east Yucatan Peninsula, Mexico (n = 3).

Age (y) and treatment	Density (individuals/m ²)		Tree basal area m ² /ha	Mean basal area (m ²)		Liana/tree ratios of		Percentage of trees	
	Trees	Lianas		Trees	Lianas	Density	Basal area	with lianas	felled
>55 cut	3375 ±526.8	4483 ±129.4	24.9±2.9	0.17 ±0.03	0.01 ±0.005	1.2 ±0.06	0.5 ±0.2	61.0 ±2.4	4.5 ±0.06
>55 uncut	3375 ±434.7	3433 ±621.5	26.4±6.3	0.19 ±0.03	0.01 ±0.001	1.03 ±0.2	0.2 ±0.2	61.7 ±7.8	10.9 ±2.2
10-18 cut	3408 ±620.9	2617 ±529.6	13.5±1.6	0.10 ±0.006	0.02 ±0.006	0.8 ±0.2	0.2 ±0.1	78.2 ±13.8	11.9 ±4.0
10-18 uncut	4275 ±353.9	3517 ±720.6	16.9±3.9	0.10 ± 0.02	0.02 ±0.005	0.8 ±0.2	0.2 ±0.06	85.9 ± 6.8	4.5 ± 2.7

Plots were paired in order to establish the experimental treatments (liana cutting and control). Distance between paired plots was ≥ 20 m; no branches of lianas in a plot entered any other plot. Within each plot, all trees ≥ 10 cm girth (3.16 cm diameter) 1.3 m above ground were tagged and their diameters were measured as well as all climbers ≥ 1 cm diameter at ground level. Lianas rooted inside a plot but climbing on trees outside were excluded; lianas rooted outside and climbing on trees inside a plot were included.

On 22-23 May 2004 all climbers were cut in one of each of the paired of plots without removing cut lianas to avoid damaging trees. On 21 August 2005 all trees were re-visited to confirm that hurricane Emily (18 July 2005) did not affect tree mortality. On 23 October 2005 (17 mo after the initial census) hurricane Wilma, the most powerful registered to date in the Caribbean (minimum central pressure = 882 hPa; maximum winds = 295 km h^{-1}), struck our plots. On 16-25 January 2006, all plots were re-visited and all substantially damaged (snapped or uprooted) trees quantified, to calculate the percentage of hurricane-felled trees per plot (%HFT; 100% = all trees that were alive and undamaged 2 mo before the hurricane). The effects of liana treatment (cutting vs control) and forest age (10-18 y old vs ≥ 55 y old) on plot-level parameters, including %HFT were evaluated using generalized linear models (factorial ANOVA). Among-plot differences in density, total and mean basal area of trees and lianas can influence damages to trees, so they were included as covariables (ANCOVA). General regression was used to explore relationships among the following variables: density, basal area and mean basal area (basal area/number of individuals) of trees and lianas, liana/tree ratios of density and basal area, and percentage of trees hosting lianas. When necessary, variables were transformed to meet normality and homoscedasticity.

Total and mean basal area of trees were significantly higher in ≥ 55 -y-old forest stands compared to 10-18-y-old stands (Table 3.1; $F_{1,8} = 6.7$, $P < 0.05$, $F_{1,8} = 11.4$, $P < 0.01$, respectively). In contrast, mean liana basal area, liana-to-

tree basal area ratio, and the percentage of trees hosting lianas were all greater in young than in old forest ($F_{1,8} = 21.8$, $P < 0.005$, $F_{1,8} = 5.3$, $P < 0.05$, $F_{1,8} = 5.6$, $P < 0.05$, respectively). The frequency distribution pattern for the number of hosted lianas per tree also differed between forest ages (Figure 3.1). In young forest, 82% of trees hosted 1-9 liana individuals, while few trees hosted either no lianas (17%) or ≥ 10 lianas (1%). In contrast, older forest had comparatively fewer trees hosting 1-9 lianas (56%), and more trees hosting either no lianas (38%) or ≥ 10 lianas (6%; Figure 3.1).

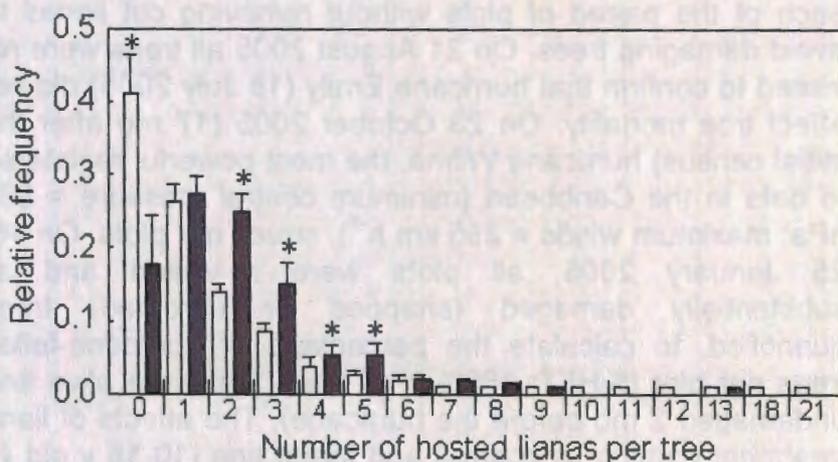


Figure 3-1. Frequency distribution of number of hosted lianas ≥ 1 cm diameter at ground level per tree for trees ≥ 3.16 cm dbh in >55 -y-old (white bars) and 10-18-y-old (dark bars) stands of secondary tropical dry forests in the Yucatan Peninsula (1 SE of the mean; $n =$ six plots 20×20 -m in both cases). Asterisks denote significant differences between forest successional ages ($P < 0.05$).

Interestingly, we found a significant interaction between liana cutting and forest age on %HFT ($F_{1,8} = 6.5$, $P < 0.05$). The percentage of hurricane-felled trees was reduced by cutting lianas in ≥ 55 -y-old forest, but enhanced in 10-18-y-old forest (Table 3.1). Lianas thus appear to increase tree-fall gap formation in old forest stands (consistent with hypothesis 1), but reduce gap formation in young stands (consistent with hypothesis 2). When we included either tree density, liana density, or mean liana

basal area as a covariable, the interacting effect of liana cutting and forest age was no longer significant ($F_{1,7} \geq 3.6$, $P > 0.1$ in all cases), suggesting that this interaction is related to among-plot differences in these covariables. The percentage of hurricane-felled trees was overall negatively dependent on tree density ($R^2 = 0.52$, $P < 0.01$).

The latter finding suggests that high densities of trees may help reduce tree felling by acting as a buffer against strong hurricane winds, regardless of forest age and liana size and distribution. Differences in total and mean tree basal area between young and old forests were consistent with the pattern reported in studies reviewed by Guariguata & Ostertag (2001). The greater ratio of liana-to-tree basal area, and percentage of trees hosting lianas in young than in old stands is also consistent with the greater abundance of lianas found in young compared to old forest (De Walt *et al.*, 2000). But contrary to the findings of DeWalt *et al.* (2000), mean liana basal area was higher in our young than in older stands. This result may be related to differences in land-use and liana species composition between our stands. According to local inhabitants, *Dalbergia glabra* Standl. is resistant to and proliferates after forest fires (Ermilio Rosado, pers. comm.). Slash-and-burn agriculture, which is common to the study region, may thus help explain the high relative abundance and size of *D. glabra*, by far the dominant liana species in our young stands. In contrast, our old forest was used for selective logging and latex extraction from *Manilkara zapota* (L.) P. Royen for chewing gum. Farmers cut lianas around these valuable trees (Garrido-Pérez & Gerold, unpubl. data), which may explain the unexpected lower mean size of lianas in our older stands.

The interacting effect of forest age and liana-cutting treatment on %HFT supports both hypotheses of Putz (1984), and suggests that the impact of lianas on tree damage and forest disturbance depends on forest successional age. Differences in mean liana size, mechanical properties, and per-tree liana load distribution between young and older forest may help interpret these seemingly contradictory results. The 10-18-y-old stands had

a high ratio of liana-to-tree basal area, and were dominated by comparatively large, heavy-wooded lianas representing on average (\pm SE) 79.3% (\pm 6.8%; $n = 6$) of the total basal area of lianas. These young stands were dominated by *Dalbergia glabra* (Leguminosae - Papilionoideae), but also by species of the genera: *Celtis* (Ulmaceae), *Tournefortia* (Boraginaceae), and *Otopappus* (Asteraceae). These lianas were fairly evenly distributed over trees (Figure 3.1), and could have formed a strong network binding canopies together (E. I. Garrido-Pérez, pers. obs.), thereby reducing tree uprooting and trunk snapping (hypothesis 2). Under these circumstances, the silvicultural practice of cutting large, heavy-wooded lianas without removing them can result in greater damage to trees during a hurricane compared to non-cutting, since the force exerted by large, heavy (and now loosely connected) lianas could exacerbate the force exerted by strong wind gusts. Cutting and removing such lianas may also be impractical and expensive (Parren & Bongers, 2001; Pérez-Salicrup *et al.*, 2001). In contrast, the ≥ 55 -y-old stands had a relatively low liana-to-tree basal area ratio, and were dominated by small, light-wooded lianas representing on average 79.9% (\pm 7.6%; $n = 6$) of the total basal area of lianas. They included species of *Cydista*, *Arrabidaea*, *Melloa* (Bignoniaceae), *Serjania* (Sapindaceae), and *Cissus* (Vitaceae). These lianas were patchily distributed over tree canopies (Figure 3.1, E. I. Garrido-Pérez, pers. obs.), were thereby less likely to form a stabilizing network, and could even contribute to treefall-gap formation, as predicted by hypothesis 1 (Putz 1984). In this case, liana cutting is recommended because it can reduce tree-felling during a hurricane.

Whigham *et al.* (1991) proposed that forests in hurricane zones do not reach successional maturity due to high levels of disturbance. Our results suggest that lianas may reduce hurricane-induced disturbance in young secondary forests. But in our older stands, this reduction is no longer present and lianas may increase gap dynamics, potentially increasing the relative abundance of both lianas and pioneer tree species (Schnitzer & Carson, 2001; Schnitzer *et al.*, 2000). Thus, the increasing frequency of

secondary forests (Cramer *et al.*, 2008), increasing abundance and size of lianas (Phillips *et al.*, 2002), and increasing intensity of large storms (Emanuel, 2003) may affect tropical forest disturbance, dynamics and species turnover in a number of different ways, each of which may depend on local factors, such as liana composition, their mechanical properties, and their spatial distribution, making it difficult to generalize predictions to all forest types.

3.5. ACKNOWLEDGEMENTS

Land owners are Mario Ucán, Rosendo Can, Saúl Ancona, José "Pepe" Quintal, and Roberto Antonio Lara. Luz María Calvo and José Luis Hernández made helpful suggestions on statistical analyses. Sponsors were the Organization of American States (OAS), the Mexican Council for Science and Technology (CONACYT), the German Service for Academic Exchange (DAAD), and Mrs. Kathrin Pahl. E. Garrido-Pérez also thanks Balbina Ancona de Ucán and his Maya friends Chak Mool and Alux Ob for their crucial help in the field.

3.6. REFERENCES

Bautista-Zúñiga, F., E. Batllori-Sampedro, Ortiz-Pérez, M.A., G. Palacio-Aponte, and Castillo-González, M. (2003). "Geoformas, agua y suelo en la Península de Yucatán", in *Naturaleza y Sociedad en el área maya: pasado, presente y futuro*, Colunga-Garcíamarín, P., and A. Larqué-Savedra (eds). Academia Mexicana de Ciencias and Centro de Investigación Científica de Yucatán, México DF. pp. 21-35.

Cramer, V., R.J. Hobbs and Standish, R. J. (2008). *What's new about old fields? Land abandonment and ecosystem assembly*. Trends in Ecology and Evolution, 23,104-112.

De Walt, S.J., S.A. Schnitzer, Denslow, J.S. (2000). *Density and diversity of lianas along a chronosequence in a*

central Panamanian lowland forest. *Journal of Tropical Ecology*, 16, 1-19.

Emanuel, K.A. (1987). *The dependence of hurricane intensity on climate*. *Nature*, 326(6112), 483-485.

Emanuel, K.A. (2003). *Tropical Cyclones*. *Annual Review of Earth and Planet Science*, 31, 75-104.

Guariguata, M. R. and R. Ostertag. (2001). *Neotropical secondary forest succession: changes in structural and functional characteristics*. *Forest Ecology and Management*, 148, 185-206.

Holdridge, L., W. Grenke, W. Hatheway, T. Lian, and Tosi Jr., J. (1971). *Forest environments in tropical life zones: a pilot study*. Pergamon Press, Oxford. 747p.

Instituto Nacional de Estadística, Geografía e Informática (INEGI), Gobierno del Estado de Quintana Roo and Honorable Ayuntamiento de Lázaro Cárdenas. (1993). *Cuaderno Estadístico Municipal*. Aguascalientes, México.

Olmsted, I., R. Durán, González-Iturbe, J.A., L.M. Calvo, Remolina, F., and J. Canela Rojo. (2000). *Programa de Manejo del area de proteccion de flora y fauna silvestre Yum Balam, Informe final*. Centro de Investigación Científica de Yucatán, Mérida, Yucatán, México. 217 pp.

Orellana, R., G. Islebe and Espadas, C. (2003). "Presente, pasado y futuro de los climas de la Península de Yucatán", in *Naturaleza y Sociedad en el área maya: pasado, presente y futuro*, Colunga-Garciamarín, P., and A. Larqué-Savedra (eds). Academia Mexicana de Ciencias and Centro de Investigación Científica de Yucatán, México DF. pp. 37-52.

Parren, M. and F. Bongers. (2001). *Does climber cutting reduce felling damage in southern Cameroon?* *Forest Ecology and Management*, 141, 175-188.

Pérez-Salicrup, D. R., C. A. Guzmán, Licona, J.C., F. Ledezma, Pinard, M. A. and F.A. Putz. (2001). *Cost and efficiency of cutting lianas in a lowland liana forest of Bolivia*. *Biotropica*, 33,324-329.

Phillips, O. L. and A.H. Gentry (1994). *Increasing turnover through time in tropical forests*. *Science*, 263,954-958.

Phillips, O., Vásquez Martínez, R., L. Arroyo, Baker, T.R., T. Kileen, Lewis, S.L., M. Yadvinder, Monteagudo Mendoza, A., D. Neill, Núñez Vargas, P., M. Alexiades, Cerón, C., A. Di Fiore, Erwin, T., A. Jardim, Palacios, W., M. Saldias, and Vinceti, B. (2002). *Increasing dominance of large lianas in Amazonian forests*. *Nature*, 418, 770-774.

Putz, F.E. (1984). *The natural history of lianas on Barro Colorado Island, Panama*. *Ecology*, 65, 1713-1724.

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

Schnitzer, S.A. and W.P. Carson (2001). *Treefall gaps and the maintenance of species diversity in a tropical forest*. *Ecology*, 82(4), 913-919.

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

Whigham, D.F., I. Olmsted, Cabrera Cano, E. and M.E. Harmon (1991). *The impact of Hurricane Gilbert on trees, litterfall, and woody debris in a Dry Tropical Forest in the Northeastern Yucatan Peninsula*. *Biotropica*, 23, 434-441.

Capítulo 4

Discusión general: enriqueciendo a la hipótesis diferencial y aplicándola a los cambios de las selvas

4.1. RESUMEN

En este estudio el crecimiento de los árboles se asoció con: (a) la relación del área basal de lianas/área basal de árboles, (b) el grosor de las lianas con respecto al número de éstas, y (c) la cobertura por lianas que posee cada árbol. El derribo de los árboles durante un huracán estuvo asociado con la densidad y el área basal promedio de las lianas. Otras investigaciones reportan que los efectos de las lianas varían entre especies arbóreas. Es esperable que eso también dependa de las especies o tipos de lianas (e.g. pesadas con vasos vasculares estrechos vs ligeras con vasos vasculares anchos). Todo eso se integra en una versión enriquecida de la hipótesis diferencial: *El efecto de las lianas sobre cualquier población de árboles depende simultáneamente de: (a) la especie arbórea, (b) la abundancia, grosor, distribución espacial y tipo de las lianas en el lugar, (c) el grado de infestación por lianas de los individuos de la población, y (d) el estado ontogénico y el porcentaje de individuos asociados con lianas.* Con base en eso, y en los resultados de este y otros estudios, se predice bajo qué condiciones las lianas podrían (des)favorecer a los árboles. A partir de allí se discute cómo pueden ser tales efectos en una amplia gama de escalas espaciales (desde el rodal hasta el ámbito geográfico) y temporales (considerando la ontogenia de las especies y la maduración de la selva durante la sucesión) –tomando en cuenta la dispersión de los propágulos arbóreos.

4.2. ABSTRACT

In this study, tree growth was related to: (a) the ratio: liana basal area/tree basal area, (b) the width of lianas relative to their size and (c) the coverage of lianas per tree. Liana-induced tree felling during a hurricane was related to the density and mean basal area of lianas. Other studies indicate that the effects of lianas on trees vary among tree species. These effects are also expected to depend on the species or type of liana (e.g. heavy-wooded with narrow vascular vessels vs light-wooded with wide vascular vessels). This is all integrated in an enriched version of the differential hypothesis: *Liana effects on any tree population depend simultaneously on: (a) the species of tree, (b) the abundance, width, spatial distribution and type of surrounding lianas, (c) the degree of liana-infestation of the individuals, and (d) the ontogenetic stage and the percentage of individuals associated to lianas.* Based on this hypothesis and on results from this and other studies, I predict the conditions for favorable (or unfavorable) effects of lianas on trees. Liana-effects are also discussed at a wide range of spatial scales, from forest stand to the geographic range of species, and temporal scales including the ontogeny of trees and forest maturation during succession, taking into account the dispersal of tree-propagules.

4.3. RESULTADOS QUE ENRIQUECEN A LA HIPÓTESIS DIFERENCIAL

De acuerdo con su formulación original, la hipótesis diferencial indica que los efectos de las lianas sobre los árboles varían según las especies de estos (Schnitzer & Bongers, 2002; Pérez-Salicrup, 2001). Los resultados de este estudio indican que, además, el crecimiento de los árboles se asocia con los aspectos indicados en la Tabla 4-1.

Tabla 4.1. Características de las parcelas que afectaron a los árboles en este estudio. Cuando la magnitud de una característica aumenta, el efecto es favorable (signo +) o deletéreo (signo -).

a) Crecimiento de árboles y brinzales

Característica de las parcelas	Asociada a efectos significativos (si/no), favorables (+) o deletéreos (-)
1) Densidad de árboles	no
2) Área basal de árboles	sí (-)
3) Área basal promedio de árboles	no
4) Densidad de lianas	no
5) Área basal de lianas	no
6) Área basal promedio de lianas	no
7) Densidad de lianas/densidad de árboles	no
8) Área basal de lianas/Área basal de árboles	sí (+)
9) Densidad de lianas/Área basal de lianas	sí (-)

b) Derribo de los árboles durante el Huracán Wilma

Característica de las parcelas	Asociada a efectos significativos (si/no), favorables (+) o deletéreos (-)
1) Densidad de árboles	sí (+)
2) Área basal de árboles	no
3) Área basal promedio de árboles	no
4) Densidad de lianas	sí (+)
5) Área basal de lianas	no
6) Área basal promedio de lianas	sí (+)
7) Densidad de lianas/densidad de árboles	no
8) Área basal de lianas/Área basal de árboles	no
9) Densidad de lianas/Área basal de lianas	no

Como se aprecia en la Tabla 4.1, en este estudio el crecimiento de los árboles se asoció con: (a) la relación de área basal de lianas/área basal de árboles de manera positiva en los rodales de 10-18 años. (b) El tamaño de las lianas en relación al número de éstas. En concreto, los brinzales crecieron mejor donde la razón de densidad de lianas/área basal de lianas fue menor; es decir, donde las lianas eran más gruesas, en los rodales de 10-18 años. (c) La cobertura por lianas que posee cada árbol. En los rodales de 10-18 años, los árboles con cobertura > 0% de sus áreas leñosas crecieron mejor que los árboles sin lianas. Mientras, en los rodales de ≥ 55 años, mayores coberturas de lianas se asociaron a un menor crecimiento de los árboles (ver también Kainer *et al.*, 2006).

De la tabla anterior se extraen los aspectos que tuvieron efectos significativos en este estudio. Luego se los integra con los aspectos “especies de árboles” y “especies de lianas”, que han sido estudiados por otros autores (e.g. Avalos *et al.*, 2007; Schnitzer *et al.*, 2005; Pérez-Salicrup, 2001; Clark & Clark, 1990) en la Figura 4-1. En dicha figura también se incluye el factor “cobertura por lianas” de cada árbol. Este tuvo efectos en nuestro estudio, pero no aparece en el listado de la Tabla 4-1. Sin duda, estudios más detallados enriquecerían ampliamente ambas listas.

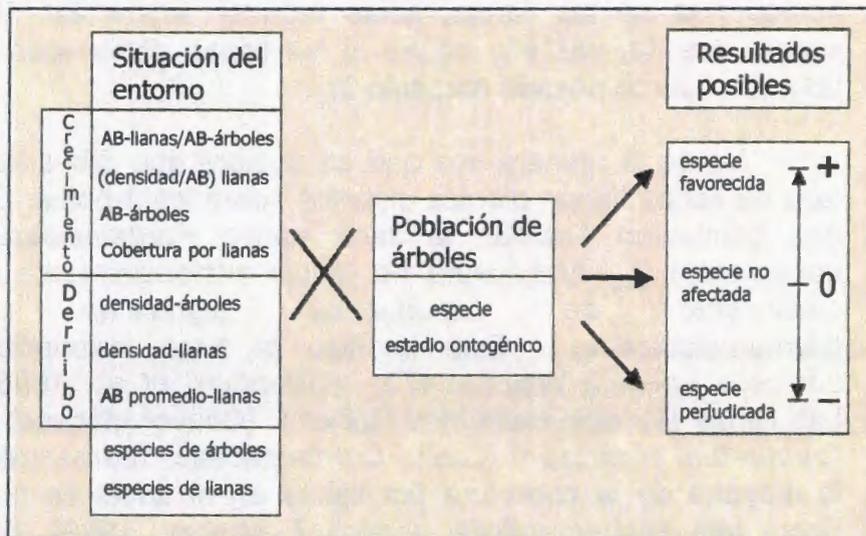


Figura 4-1. Interacción entre lianas y árboles según la hipótesis diferencial modificada y posibles resultados. Ver explicación en el texto.

Existen al menos siete tipos de daños mecánicos que sufren los árboles durante un huracán (e.g. Whigham *et al.*, 1991). Se han agrupado dos de estos (quiebre del tronco y desarraigo) bajo el nombre de "derribo" (capítulo 3). Los resultados de dicho capítulo indican que el derribo durante un ciclón se asocia con: (a) la densidad de lianas y (b) el área basal promedio de éstas. Donde dichos valores fueron altos (rodales de 10-18 años), el porcentaje de árboles derribados fue menor que en los rodales ≥ 55 años, donde esos valores fueron bajos.

La inconsistencia de los resultados entre rodales de diferentes edades sugiere que: (a) los efectos de las lianas sobre los árboles varían durante la sucesión. Eso puede estar relacionado con (b): cambios espacio-temporales en la composición de especies de árboles, y (c) de lianas. Para ambos grupos de plantas, nuestros rodales de edades distintas tenían composiciones de especies diferentes, (datos no reportados). También se propuso en el capítulo 3 que debe haber una influencia de: (d) la distribución espacial de las lianas en cada rodal. Donde muchas lianas se asocian a árboles individuales debido a una distribución

homogénea de las lianas, éstas reducen al derribo. Se sugirió que, tal vez ello ocurra si las lianas pertenecen a taxa con cuerpo pesado (capítulo 3).

No es la primera vez que se sugiere que diferentes taxa de lianas tienen efectos distintos sobre los árboles. En una plantación forestal, la liana nativa *Parthenocissus quinquefolia* (L., Araliaceae) no redujo sustancialmente al crecimiento de *Liquidambar styraciflua* L. (Hamamelidaceae). Esto lo hizo la liana introducida *Lonicera japonica* Wall. Cat. 473, (Dillenburg *et al.*, 1993). Las lianas *Bonania trichantha* Hallier f. (Convolvulaceae) y *Combretum fruticosum* (Loefl., Combretaceae) representan la mayoría de la cobertura por lianas en el dosel en una Selva alta subperennifolia (Avalos & Mulkey, 1999). Sin embargo, aunque *B. trichantha* es perennifolia (deducido de Avalos & Mulkey, 1999), sus hojas viejas caen pronto y el tallo crece rápidamente hacia los sitios más iluminados del dosel. Dicha especie reduce así su competencia con el árbol hospedero (Avalos *et al.*, 2007). En contraste, *C. fruticosum* carece de hojas durante la sequía (Avalos & Mulkey, 1999), pero produce muchas hojas nuevas de modo sincronizado justo antes del inicio de las lluvias. Estas hojas se aclimatan bien al sombreado de unas con otras y se distribuyen de modo que captan más radiación solar. Eso habilita a *C. fruticosum* para competir con los árboles mejor que *B. trichantha* (Avalos *et al.*, 2007). También *Dalbergia glabra* está asociada a un mayor crecimiento y menor derribo de los árboles. Eso en comparación con los géneros *Arrabidaea*, *Cydista*, *Melloa* (Bignoniaceae), *Serjania* (Sapindaceae) y *Cissus* (Vitaceae; capítulos 2 y 3). Puesto que *D. glabra* es una leguminosa, se propuso que facilita la fijación de nitrógeno en el suelo. Alternativamente, las altas abundancias de esta liana reflejarían una mayor incidencia de radiación fotosintéticamente activa, la cual pudo favorecer a los árboles (capítulo 2). Además se propuso que, como *D. glabra* tiene una distribución más homogénea en las parcelas estudiadas, forma redes en el dosel. Estas redes estabilizarían a los árboles reduciendo sus riesgos de derribo por vientos fuertes, porque *D. glabra* tiene un cuerpo más rígido comparado con otras lianas (capítulo 3).

En síntesis, hay evidencias de que el efecto de las lianas sobre los árboles varía según las especies de lianas y sus abundancias.

4.4. UNA VERSIÓN ENRIQUECIDA DE LA HIPÓTESIS DIFERENCIAL

Lo expuesto en el inciso anterior, aunado a lo hallado en estudios previos (e.g. Pérez-Salicrup, 2001) se puede sintetizar en la siguiente hipótesis:

Hipótesis diferencial enriquecida

El efecto de las lianas sobre cualquier población de árboles depende simultáneamente de: (a) la especie arbórea, (b) la abundancia, grosor, distribución espacial y tipo de las lianas (e.g. Ligeras de xilema ancho y crecimiento anómalo vs pesadas de xilema delgado y crecimiento no-anómalo) en el lugar, (c) el grado de infestación por lianas de los individuos de la población, y (d) el estado ontogénico y el porcentaje de individuos asociados con lianas.

El punto (d) de dicha hipótesis ha sido pobremente estudiado. Este toma en cuenta que: (1) cada población consta de individuos con estadios ontogénicos que no son afectados de igual forma por las lianas (capítulo 3, ver también inciso 4.9.2.). Además, (2) el porcentaje de individuos de la población asociados con las lianas puede influir. Por ejemplo, si dicho porcentaje es grande y la mayoría de las lianas tiene vasos xilemáticos amplios, entonces muchos individuos crecerían menos. Esto se basa en las evidencias que sugieren que las lianas con vasos vasculares amplios son más capaces que otras de obtener

recursos del suelo, compitiendo potencialmente con los árboles (ver revisión en Schnitzer & Bongers, 2002).

4.5. ¿DÓNDE INVESTIGAR LAS RELACIONES LIANA-ÁRBOL USANDO LA HIPÓTESIS DIFERENCIAL ENRIQUECIDA?

Un reto para futuras investigaciones es averiguar cuán frecuentes son los efectos positivos, negativos o neutros de las lianas sobre determinadas especies arbóreas co-existentes. Este estudio identificó rodales en los que determinadas combinaciones de abundancias de lianas, de árboles, y especies de lianas están asociadas a un mayor crecimiento y menor derribo de los árboles. También se identificaron combinaciones asociadas al efecto contrario. Sin embargo, no se tomaron en cuenta las diferencias en la composición de especies arbóreas entre los rodales. Además, el número de individuos por especie arbórea por parcela fue muy pequeño (a veces cero). Por eso los resultados para las especies arbóreas no evidencian de modo concluyente los efectos diferenciales de las lianas sobre tales especies.

Existen sitios donde se hicieron inventarios exhaustivos de lianas y árboles (Pérez-Salicrup *et al.*, 2001). Luego se cortaron las lianas y se midió el crecimiento de los adultos y los brinzales de al menos algunas especies arbóreas (Pérez-Salicrup, 2001; Barker & Pérez-Salicrup, 2000; Pérez-Salicrup & Barker, 2000; este estudio). Si se siguen estudiando a largo plazo las mismas parcelas, y si se las amplía para que abarquen más individuos por especie, se puede averiguar cuáles especies son más afectadas por las lianas. Esto requiere que, además, se incluya el reclutamiento y la mortalidad de cada especie y su dinámica, toda vez que la hipótesis se refiere a efectos de las lianas sobre la demografía de las especies.

Ya existen estudios a largo plazo y a gran escala espacial. Un ejemplo es una parcela de 50 ha de Selva alta en Barro Colorado, Panamá. Allí se han inventariado las lianas, los árboles y muchos brinzales. El crecimiento -y la

fenología en el caso de los árboles, son monitoreados a través del tiempo (Schnitzer *et al.*, 2008; Pérez *et al.*, 2005; Wright *et al.*, 2005). Los cambios demográficos temporales de muchas especies arbóreas están muy bien descritos allí. Dicha parcela pertenece a un conjunto de más de 15 parcelas similares localizadas en todo el mundo tropical. El proyecto lo realiza el Centro de Ciencias de las Selvas Tropicales (Center for Tropical Forest Science –CTFS). Con esos datos se puede averiguar si los aumentos- o reducciones de las poblaciones arbóreas son causados por las lianas. Algo parecido puede decirse de otros lugares de estudio (e.g. *La Selva* en Costa Rica, *Los Tuxtlas* en México).

Existe en la Amazonia una red de más de 100 parcelas permanentes; cada una ocupa una hectárea (proyecto RAINFOR, Yalhi *et al.*, 2002). Allí se censan periódicamente los árboles y las lianas ≥ 10 cm de diámetro a 1.3 m sobre el suelo. En muchos casos, los censos comenzaron hace más de 25 años. Hasta donde se sabe, estos son los registros de las relaciones liana-árbol que mayor plazo han durado.

Aunque los censos de CTFS comenzaron más tarde que RAINFOR a incluir a las lianas, el primero abarca a las lianas con diámetro ≥ 1 cm (Schnitzer *et al.*, 2008). Eso incluye a más lianas del subdosel y el sotobosque en comparación con RAINFOR. Así, ambos proyectos son complementarios, por lo que en ocasiones se incluyen resultados de ambos en una sola publicación (e.g. Phillips *et al.*, 2002).

4.6. MECANISMOS POR LOS CUALES LAS LIANAS AFECTAN A LOS ÁRBOLES

La hipótesis propuesta se refiere a las lianas como agentes asociados al desempeño de los árboles. No explica los mecanismos por los que las lianas potencialmente alteran dicho desempeño.

Diversos trabajos han propuesto que las lianas afectan a los árboles mediante los siguientes mecanismos: (1) competencia por la luz y por los recursos del suelo (Avalos *et al.*, 2007; Kainer *et al.*, 2006; Schnitzer *et al.*, 2005; Wright *et al.*, 2005; Pérez-Salicrup, 2001; Pérez-Salicrup & Barker, 2000; Dillenburg *et al.*, 1993; Putz, 1984; Whigham, 1984), (2) parasitismo estructural (Kainer *et al.*, 2006; Stevens, 1987), (3) facilitación de la fijación de nitrógeno al hospedar bacterias capaces de hacer esto (capítulo 2), (4) derribo mediante tirón y (5) formación de redes estabilizantes en el dosel que evitan dicho derribo (capítulo 3; Putz, 1984).

También se ha propuesto que hay situaciones en las que las interacciones liana-árbol tienen un efecto neutro. Por ejemplo, cuando la iluminación y los recursos del suelo no son limitantes (capítulo 2). Nótese que algunos de los mecanismos antedichos producen efectos favorables para algunos árboles.

4.7. RESULTADOS POSIBLES DE LAS INTERACCIONES ENTRE LIANAS Y ÁRBOLES

Con base en abundantes evidencias (ver revisiones en Schnitzer & Bongers, 2002; Lex *et al.*, 1998) se asume que el efecto de las lianas sobre los árboles nunca es favorable (Ewel & Hiremath, 2005; Clark & Clark, 1990). Sin embargo, los resultados de los capítulos 2 y 3 fueron consistentes con ello en unos rodales, pero no en otros. Esto puede deberse a variaciones espaciales y temporales en el modo como se articulan diversos factores (figura 4-1). Hay momentos y lugares en los que las lianas tienen efectos desfavorables y otros en los que no. Por ejemplo, en el capítulo 2 se propuso que –en nuestro lugar de estudio, altas abundancias de *Dalbergia glabra* aumentan al crecimiento de los árboles. También propusimos que, una vez que la selva tiene aproximadamente 55 años, la situación cambia: ya *D.glabra* es menos abundante y no cumple dicha función.

Lo anterior nos lleva a discutir los cambios temporales de los factores señalados en la fig. 4-1. Por ejemplo, De Walt *et al.* (2000) hallaron que la abundancia y la composición de especies de lianas cambian durante la sucesión. Tales aspectos también variaron según la edad sucesional de los rodales de este estudio (capítulo 2). Lo mismo sucedió para la distribución espacial de las lianas.

Aspectos como la abundancia de las lianas y otros factores de la fig. 4-1 varían mucho, tanto en el espacio como en el tiempo. Por eso es muy difícil predecir *a priori* sus resultados. Conviene ser conservadores e indicar que los resultados de la interacción entre las lianas y los árboles varían dentro de un continuo. Este va desde casos en los que se favorece a los árboles, como en nuestros rodales de 10-18 años. Luego pasa por casos en los que no hay efecto alguno. Finalmente, hay casos en los que la especie o los árboles en general son perjudicados de forma severa (consistente con Ewel & Hiremath, 2005; Clark & Clark, 1990; figura 4-1). Hay que averiguar en el campo dónde y por qué predominan unos u otros resultados. La hipótesis diferencial enriquecida es un punto de partida conceptual para investigarlo.

Cabe mencionar que, de acuerdo con el capítulo 1, los efectos de la abundancia, grosor, distribución espacial y tipo de las lianas se evalúan mediante *estudios de ocurrencia y asociación* de las lianas y los árboles. Mientras, se indicó que los posibles resultados de dicha asociación se investigan mediante *estudios sobre mecanismos y consecuencias* (Figura 1-1). La hipótesis propuesta integra ambas líneas de investigación. De acuerdo con la literatura revisada (capítulo 1), son líneas complementarias, aunque no siempre incorporadas en un mismo estudio.

En síntesis, el efecto de las lianas sobre las poblaciones arbóreas debe ser muy variable. Esa variación se da dentro de escalas espaciales y temporales. Al discutir las se pueden mejorar las predicciones sobre el rol de las lianas en las selvas.

4.8. VARIACIONES ESPACIALES DE LOS EFECTOS DE LAS LIANAS SOBRE LOS ÁRBOLES

4.8.1. El área que ocupa una población arbórea

La hipótesis que se propuso en el inciso 4.4 se refiere a cómo las lianas afectan a las poblaciones arbóreas. Por eso la principal escala espacial a la que eso se aplique debe ser el área ocupada por dichas poblaciones. Para una población dada, esto puede variar según la escala a la que ocurra el flujo génico entre los individuos (e.g. Apsit *et al.*, 2001). Eso no fue parte de este estudio ni se conoce para el lugar donde se trabajó, por lo que no se indica aquí un área específica.

Además, a lo interno del área que ocupa una población existen también individuos de otras especies. Las poblaciones simpátricas de un área dada componen una comunidad. En nuestro caso se trata de una comunidad arbórea que interactúa con las lianas. La extensión territorial de la comunidad de este estudio no se ha determinado. Sin embargo, una cualidad de cada comunidad es poseer una edad sucesional. De ahí que definiremos al área que ocupan las poblaciones simpátricas con base en la edad sucesional de la comunidad a que corresponden (e.g. nuestros fragmentos de selva de 10-18 años y ≥ 55 años).

4.8.2. El fragmento de selva como unidad espacial

El área de nuestras parcelas (400 m² cada una) es sólo una fracción del espacio que ocupan las poblaciones y la comunidad. Por eso es mejor indicar que nuestras parcelas coinciden con sitios ubicados dentro de un mismo fragmento de selva. Sitios diferentes tienen distintas abundancias y tipos de lianas. Esto se refuerza por el hecho de que, en los fragmentos de selva, las lianas suelen distribuirse de modo agregado (e.g. capítulo 3; Ibarra-Manríquez & Martínez-Ramos, 2002; Campbell & Newberry, 1993). Así, es esperable encontrar sitios donde las lianas

se asocian a un mejor desempeño de los árboles y otros en los que eso no ocurra.

Nuestras parcelas de los fragmentos de selva de 10-18 años pertenecen a sitios con altas abundancias de *Dalbergia glabra*. Eso se asoció a un mayor crecimiento- y un menor derribo de los árboles. Dichos sitios están ubicados en una matriz donde la abundancia de *D.glabra* es mucho menor (obs. pers., capítulo 2). Por eso es probable que en el resto de cada fragmento de selva hayan micrositios donde las lianas se asocien a efectos neutros o negativos (Figura 4-1).

Para cada población, el flujo de genes entre sitios "favorables" y "no desfavorables" contiguos debe ser intenso. Ello ocurre a nivel de meta-poblaciones (e.g. Nason *et al.*, 1998), por lo que es plausible también para muchas poblaciones de árboles neotropicales. Como parte de lo antedicho, las semillas pueden dispersarse hacia sitios donde las lianas no sean perjudiciales. Dicho "escape" puede compensar las reducciones de la adecuación arbórea causadas por las lianas en los "sitios desfavorables". Para todo el fragmento de selva (especialmente si este es grande), el resultado tendería a ser un efecto neto positivo, negativo o nulo de las lianas sobre la población arbórea; difícil de predecir a priori.

Es muy importante señalar que la hipótesis diferencial enriquecida que aquí se ha propuesto no es una teoría que explique la abundancia relativa de las especies arbóreas con base en la dispersión. Tampoco lo hace con base en el nicho (Hubbell, 2001 distingue entre estos dos tipos de teorías). Hay que investigar en el campo cuáles de los resultados indicados en la Figura 4-1 predominan en la naturaleza.

4.8.3. El paisaje como unidad espacial

Un conjunto de parches o fragmentos de selva componen un paisaje. La abundancia y distribución de las lianas a nivel de paisaje es variable (e.g. Ibarra-Manríquez & Martínez-Ramos, 2002); sus efectos también deberían serlo.

Al igual que en Ibarra-Manríquez & Martínez-Ramos (2002), el paisaje en torno al lugar de este estudio contiene un mosaico de tipos de vegetación (mapa inédito, Centro de Investigación científica de Yucatán). Tal mosaico incluye: selvas medianas subperennifolias, subcaducifolias, y selvas bajas inundables, entre otras (ver también Carnevali *et al.*, 2003). En esos tipos de vegetación hay diferencias en la disponibilidad de agua en el suelo. También hay variaciones de la irradiación sobre el sotobosque asociadas a: los cambios estacionales de la fenología arbórea y la altura del dosel (Miranda & Hernández, 1963). Esto debe relacionarse con diferentes abundancias y composiciones de especies de lianas. Por lo tanto, aunque el clima es el mismo entre sitios, el microclima debe variar en cuanto a la disponibilidad de luz y de agua, lo cual seguramente altera la abundancia de las lianas (Schnitzer, 2005; Gentry, 1991; ver también Ibarra-Manríquez & Martínez-Ramos, 2002). De acuerdo con nuestra hipótesis, los efectos de las lianas sobre los árboles deben variar entre y dentro de hábitats.

Aunque este estudio no comparó tipos de hábitat, hay otros que determinaron la asociación entre estos y la abundancia de especies arbóreas como *Bursera simaruba*, la cual ocurre en las selvas altas, medianas y bajas (Miranda & Hernández, 1963) de la región de este estudio. Lo mismo sucede con muchas especies arbóreas en un paisaje que abarca 10 000 m² (Phillips *et al.*, 2003). Las poblaciones de esas especies pueden ocurrir a ambos lados de cualquier “frontera” entre parches de un paisaje. Que sepamos, no se ha considerado que, para ellas, los efectos negativos de las lianas en unos parches podrían a ser compensados por los efectos positivos en otros; tal como se explicó para los sitios que componen un fragmento de selva. Lo anterior debe ocurrir si el flujo de genes (polen y semillas) “a través de las fronteras” es intenso. La ocurrencia de muchas especies en parches lejanos de un mismo paisaje (Phillips *et al.*, 2003) sugiere que esto es así para dichas especies.

Según cálculos conservadores, el flujo génico ocurre en radios que van desde los 60 m (*Astrocaryum mexicanum* Liebm., Arecaceae) hasta los 14 km (*Ficus dugandii* Standl., Moraceae); incluso sobre el agua de lagos extensos (Nason *et al.*, 1998). También, para *Enterolobium cyclocarpum* (Jacq., Leguminosae, Mimosoideae), el flujo de genes ocurre en distancias entre los 250 m y los 2 km sobre espacios abiertos (Apsit *et al.*, 2001). No se ha investigado el flujo génico de especies arbóreas en el lugar de este estudio. Sin embargo, las distancias mencionadas superan a las que separan tipos de vegetación contiguos en nuestro estudio. Así, es plausible que muchas poblaciones de sitios donde las lianas son “perjudiciales” intercambien genes con otras en sitios donde eso no sucede. Como para los sitios de un fragmento de selva, las semillas de los árboles pueden “escapar” hacia hábitats con menos lianas “hostiles”. Si los colonizan exitosamente, se contrarrestan los efectos negativos de las lianas en otros hábitats. Pero – una vez más, no hay evidencias aún de que el efecto neto de las lianas en todo el paisaje sea neutro.

Por otro lado, también hay especies arbóreas cuya distribución es restringida por los factores abióticos de cada hábitat. Para muchas especies comunes esto es una tendencia leve; para las especies raras es algo notable (Phillips *et al.*, 2003). Por ejemplo, el árbol *Bucida buceras* L. (Combretaceae) prolifera en suelos poco drenados, donde puede co-existir con altas densidades de la liana *Dalbergia glabra* (Carnevali *et al.*, 2003). Según nuestros resultados (capítulos 2 y 3), *B. buceras* podría crecer más- y sufrir menos derribos por huracanes allí.

Lo contrario al ejemplo de *B. buceras* podría ocurrir con otras especies arbóreas. Ello siempre que éstas se restrinjan a hábitats donde la abundancia, composición de especies de lianas y demás factores contemplados en nuestra hipótesis sean desfavorables (Figura 4-1). Por ejemplo, Grauel & Putz (2004) encontraron que otra especie típica de selvas inundables (*Prionia copaifera* Griseb., Leguminosae Caesalpinioideae) crece menos cuando co-

existe con la liana *Dalbergia brownei* Schinz (Leguminosae, Papilionoideae).

Se han reportado familias de lianas asociadas a distintos tipos de hábitat de un mismo paisaje. Por ejemplo, las Marcraviaceae, Hippocrateaceae, Sapindaceae y Vitaceae tipifican a un hábitat cárstico en la región Lacandona (Ibarra-Manríquez & Martínez-Ramos, 2002). Según el estudio citado, en dicho hábitat la abundancia de lianas tendió a ser mayor que en otros hábitats del mismo paisaje. De éstos, las terrazas aluviales y las planicies inundables (donde el drenaje del suelo es menor que en el *karst*) fueron tipificados por lianas de las familias Bignoniaceae, Leguminosae, Combretaceae, Malpighiaceae, Asteraceae y Apocynaceae. A nivel de especies de lianas se encontraron tendencias semejantes (Ibarra-Manríquez & Martínez-Ramos, 2002). De acuerdo con nuestra hipótesis, esos cambios deben traducirse en efectos distintos de las lianas sobre los árboles.

4.9. VARIACIONES TEMPORALES DE LOS EFECTOS DE LAS LIANAS SOBRE LOS ÁRBOLES

Como los estudios de largo plazo son escasos, la variación temporal de los efectos de las lianas sobre los árboles permanece pobremente estudiada. Se simplificará esta discusión tomando como guía la siguiente secuencia arbitraria de escalas: (1) estacional, (2) ontogénica, (3) sucesional, y (4) evolutiva. La escala evolutiva virtualmente no ha sido estudiada, por lo que no se la discutirá aquí. Los efectos de las lianas asociados a la dinámica de claros se discutirán como parte de la escala sucesional.

4.9.1. Estacionalidad

Se ha planteado que la competencia por la radiación fotosintéticamente activa por parte de las lianas puede reducir al crecimiento de los árboles (Clark & Clark, 1990). Sin embargo, hay evidencias que sugieren que dicha competencia es menor durante la sequía; al menos para los

árboles perennifolios (Avalos & Mulkey, 1999; pero véase Schnitzer, 2005).

En una Selva alta subperennifolia, Avalos & Mulkey (1999) midieron directamente qué porcentaje del área del dosel corresponde a: lianas, árboles y espacios no ocupados. Lo hicieron durante las lluvias y durante la sequía. Las lianas redujeron su cobertura de un 30.9% durante las lluvias, a un 14% durante la sequía. Los árboles aumentaron su cobertura de un 44% en las lluvias a un 51% durante la sequía (Avalos & Mulkey, 1999). Los árboles que hicieron esto "aprovecharían" la reducción estacional de la competencia por las lianas. Los autores propusieron que dicha competencia es más intensa durante las lluvias (Avalos & Mulkey, 1999). Sin embargo, esto parece favorecer mayormente a los árboles perennifolios del lugar (*Anacardium excelsum* (Kunth) y *Luehea seemannii* Planch. & Triana). Éstas especies aumentaron sus coberturas del dosel durante la sequía, lo cual no ocurrió con muchas de las otras especies arbóreas (Avalos & Mulkey, 1999). En todo caso, si se considera que la fenología foliar varía entre especies de lianas (Avalos *et al.*, 2007), el efecto de éstas sobre los árboles también debe variar.

Muchas de las especies de lianas dominantes en el estudio de Avalos & Mulkey (1999) redujeron sus coberturas del dosel durante la sequía. De éstas, los géneros *Arrabidaea*, *Cissus* y *Serjania* estuvieron presentes en nuestro lugar de estudio (Figura 2.3). Si esos géneros son caducifolios en el lugar de nuestro estudio, debieron competir menos con los árboles perennifolios durante la sequía allí.

Hay evidencias de que la competencia en el suelo entre lianas y árboles no ocurre todo el tiempo. Por ejemplo, las raíces de las lianas obtienen agua de los mismos estratos freáticos que los árboles durante la estación lluviosa. Pero durante la sequía lo hacen de niveles más profundos (Andrade *et al.*, 2005). Es probable que el agua no sea un recurso limitante para las lianas durante las lluvias. Si así es, entonces debe haber casos en los que las

lianas no compitan con los árboles por dicho recurso durante todo el año (pero véase Grauel & Putz, 2004).

Sin embargo, el agua disuelve y suspende los nutrientes del suelo. Por eso, la variación en la disponibilidad estacional del agua en el suelo debe estar asociada a la accesibilidad de dichos nutrientes. En la medida en que las raíces finas de las lianas y los árboles co-existan, puede haber competencia por dichos nutrientes. Cuando el agua es escasa, los nutrientes son menos accesibles. Ello indica que dicha competencia debe intensificarse durante la sequía. Cai & Bongers (2007) reportaron que las hojas de las lianas contienen más nitrógeno y fósforo que las de los árboles (ver también Dillenburg *et al.*, 1993). Esto indica que las lianas pueden ser buenas competidoras por dichos minerales. Sin embargo, también se ha propuesto que las lianas de la familia Leguminosae viabilizan la fijación de nitrógeno en el suelo (capítulo 2). Si así es, entonces habrá “pulsos estacionales” de suministro (o consumo) de nitrógeno en el suelo por parte de las lianas, según la abundancia y los taxa de éstas. Por ejemplo, las leguminosas junto a las bacterias fijadoras de nitrógeno pueden suministrarlo mientras que las lluvias contribuyen a disolverlo, lo cual facilita que los árboles y otras lianas lo tomen. Conforme decrece estacionalmente dicho suministro, el recurso puede hacerse limitante y las lianas de familias “no fijadoras” de nitrógeno pueden competir por este con los árboles. Como esto también depende de la abundancia relativa de las lianas (capítulo 2), el mayor contenido de nitrógeno en las hojas de las lianas que las de los árboles (Cai & Bongers, 2007) no se contradice con un mayor crecimiento de los árboles (capítulo 2). Si aspectos como la estacionalidad y la composición taxonómica de las lianas no son desfavorables, los árboles no serían negativamente afectados.

Durante las estaciones en que la competencia es intensa puede darse una mortalidad mayor de los individuos que hayan acumulado menos recursos. Los árboles han acumulado recursos por más tiempo que los brinzales, lo cual les hace menos susceptibles. Ello implica que los

efectos de las lianas varían durante el desarrollo de cada especie de árbol (y de liana).

4.9.2. Ontogenia

Las poblaciones de un rodal contienen individuos con estadios ontogénicos distintos. Cada especie consta de una pluralidad de individuos en cada estadio, co-existiendo con individuos de otras especies (e.g. comunidades de brinzales y comunidades de árboles adultos). El tiempo que dura el desarrollo de esos individuos constituye lo que aquí se llama "escala ontogénica". Varía entre especies e historias de vida (e.g. Martínez-Ramos, 1994), por lo que al hablar de una escala se hace aquí una simplificación.

Por ser relativamente pequeños, los brinzales tienen una relación volúmen-superficie desfavorable con respecto a individuos más grandes y de mayor cobertura; como los árboles. Las alteraciones del microambiente impuestas por las lianas deben afectar a un brinzal más de lo que lo harán una vez que este sea un árbol. Tal es el caso de la iluminación, humedad y disponibilidad de minerales. Esos factores pueden variar en volúmenes pequeños del aire y el suelo en torno a un brinzal a causa de las lianas, desfavoreciéndolos. Además, los competidores grandes en torno a un brinzal pueden acaparar más recursos que un brinzal, por ejemplo mediante una mayor área foliar y de raíces. Esos competidores pueden ser las lianas y otros árboles. El resultado de esta competencia asimétrica puede matar al brinzal más rápido que a cualquier árbol sometido a cambios de igual magnitud, dada la relación volúmen-superficie desventajosa para el brinzal (véase también (Makana & Thomas, 2005; Moles & Westoby, 2004; Dalling & Hubbell, 2002; Laurance & Foster, 2002; Dalling *et al.*, 1998; Denslow *et al.*, 1998). Por ejemplo, entre un 21% y un 40% del área foliar del dosel corresponde a hojas de lianas (Avalos & Mulkey, 1999; Hegarthy & Caballé citados por Phillips *et al.*, 2005). Este aumento del área foliar debido a las lianas reduce la iluminación del sotobosque. Eso desfavorece potencialmente a los brinzales más que a los

árboles, los cuales ya están en el dosel (Pérez-Salicrup, 2001).

Las pocas comparaciones de los efectos de las lianas sobre estadios ontogénicos involucran a árboles grandes y pequeños (Clark & Clark, 1990; Putz, 1984). No se conocen datos sobre semillas y plántulas; aunque hay evidencias de que los cambios espacio-temporales de la cobertura del dosel afectan más a estas últimas (Dupuy & Chazdon, 2006). Las comparaciones entre árboles y brinzales –que sepamos, sólo han sido intentadas en este estudio.

Como se dijo, el tratamiento control (sin corta de lianas) se asoció a un mejor crecimiento de los brinzales de *Allophylus cominia* Sw. (Sapindaceae, capítulo 2). Allí se reportó además que los individuos más grandes de esa especie no fueron afectados. Todo ello en rodales de 10-18 años (capítulo 2). Estos resultados deben tomarse con cautela pues no provienen de un diseño experimental pareado. Pudieron ser causados por factores no relacionados con las lianas. Por ejemplo, la cobertura arbórea del dosel pudo ser distinta entre parcelas con lianas cortadas vs sin cortar, pero eso no se midió (otras contingencias se discuten en el capítulo 2).

Se ha probado que la reducción del crecimiento de los brinzales por las lianas varía según las especies de aquellos (Pérez-Salicrup, 2001). A partir de allí se sugirió que las especies arbóreas cuyos brinzales son desfavorecidos estarán en desventaja con respecto a las otras (Pérez-Salicrup, 2001). El planteamiento es una hipótesis de trabajo muy útil. Se la puede poner a prueba: (a) cuantificando el efecto de las lianas sobre el reclutamiento y las transiciones entre estadios ontogénicos, y (b) comparando lo anterior entre especies co-existentes.

Conforme crecen, los brinzales se hacen menos propensos a las alteraciones de su microambiente. Es esperable que las lianas les afecten menos que cuando eran más pequeños, en parte porque habrán acumulado reservas o fotosintatos.

Hay evidencias de que altas coberturas por lianas reducen la capacidad reproductiva de los árboles (Kainer *et al.*, 2006; Stevens, 1987; ver también Wright *et al.*, 2005). Lo antedicho no es regla general. Por ejemplo, en un rodal de 10-18 años, los árboles con mayor infestación por *D.glabra* crecieron más que los que no tenían lianas (capítulo 2). Esto sugiere que el efecto de las lianas sobre los árboles es variable, incluso para árboles muy infestados. Por ejemplo, se propuso que una alta infestación con lianas leguminosas acarrea una mayor disponibilidad de nitrógeno en el suelo para los árboles infestados mejorando al crecimiento de dichos individuos (capítulo 2). Sin embargo, aún no se sabe hasta qué grado las lianas afectan a las tasas de crecimiento poblacional de las especies arbóreas (véase también Lex *et al.*, 1998).

En síntesis, los efectos de las lianas sobre los árboles deben variar durante la ontogenia de estos, pero no necesariamente son deletéreos. El impacto de eso sobre el reclutamiento de la vegetación de avanzada contribuye a determinar los patrones sucesionales ulteriores (Pérez-Salicrup, 2001).

4.9.3. Sucesión secundaria y dinámica de claros

La abundancia y composición de las lianas cambia durante la sucesión secundaria (De Walt *et al.*, 2000), por lo que los efectos de éstas deben ser variables. Esto se combina con la dinámica de claros.

Desde que el conjunto de los árboles de una selva secundaria alcanza una cobertura suficiente para sombrear al sotobosque, la caída de árboles individuales está en posibilidad de formar claros. Esto es particularmente notable en la Península de Yucatán donde las selvas son mayormente secundarias y los frecuentes huracanes derriban muchos árboles (e.g. Whigham *et al.*, 1991). Así, la sucesión secundaria y la dinámica de claros no son excluyentes. Esto significa que en las selvas secundarias, que ya de por sí tienen muchas lianas (e.g. Caballé &

Martin, 2001; De Walt *et al.*, 2000), podría aumentar la abundancia de éstas debido a la formación de claros (Schnitzer & Carson, 2001; Babweteera *et al.*, 2000; Schnitzer *et al.*, 2000).

En zonas sin vientos fuertes ni tala selectiva, factores como: la senilidad de los árboles, los relámpagos y las enfermedades determinarán una tasa de formación de claros relativamente baja. En tal caso, los estadios sucesionales tardíos tendrían: muchos individuos de especies de árboles tolerantes a la sombra y pocos de especies heliófilas y lianas (Figura 4-2a). En contraste, en zonas con disturbios recurrentes de origen natural (e.g. huracanes) o antrópogénicos (e.g. tala selectiva y extracción de látex de *Manilkara zapota* L.), la tasa de formación de claros será mayor. Eso resultaría en una mayor abundancia de especies heliófilas de lianas y árboles, y una menor abundancia de especies tolerantes a la sombra (Figura 4-2b). Para simplificar, no se considerarán aspectos como el tamaño de los claros y la superficie cubierta por la suma de estos (pero véase Dupuy & Chazdon, 2006).

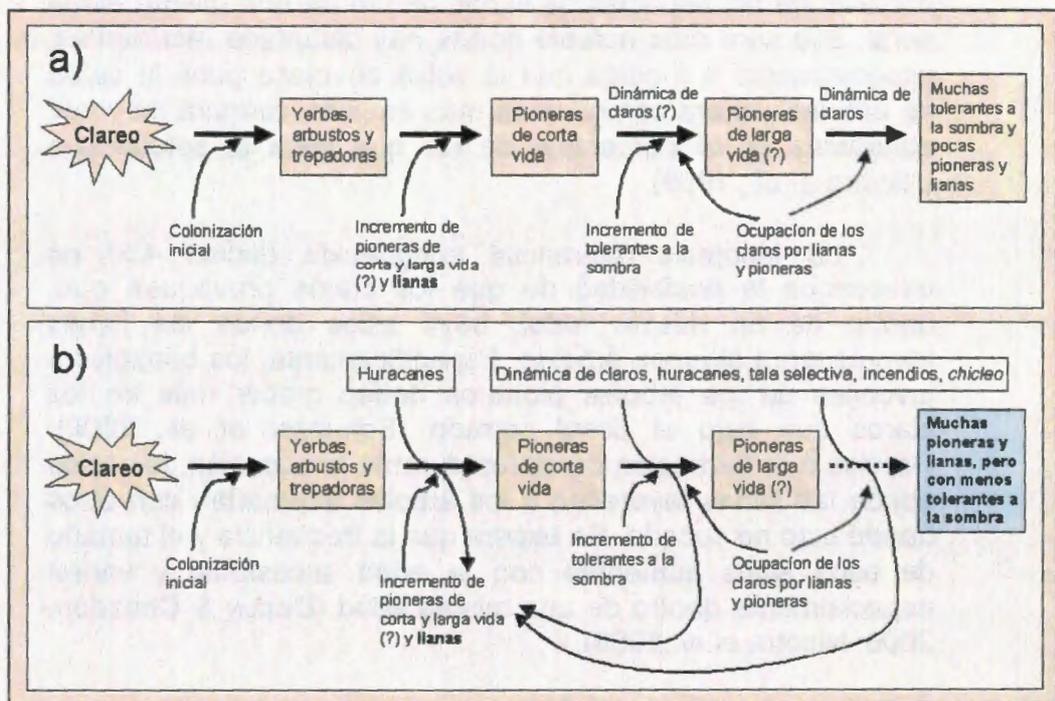


Figura 4-2. Sucesión secundaria en sitios con: (a) pocos, y (b) muchos disturbios recurrentes.

La parte (a) es una adaptación de Finegan (1996). En la parte (b) se modifica a (a) aplicándola al noreste de la Península de Yucatán; futuras investigaciones pueden mejorar dicha adaptación.

Se conoce que las lianas colonizan vigorosamente los claros (e. g. Schnitzer & Carson, 2000; Schnitzer *et al.*, 2000), sobre todo si estos son grandes (Dupuy & Chazdon, 2006). También se conoce que no todas las especies de lianas son igualmente heliófilas (Gerwing, 2004). Por eso, la ocurrencia de claros cambiará la composición, abundancia y distribución espacial de las especies de lianas dentro de una misma etapa seral. Ello será más notable donde hay disturbios recurrentes; especialmente a medida que la selva envejece pues la caída de árboles –ahora con coronas más amplias, formará mayores contrastes en el porcentaje de luz que llega al sotobosque (Nicotra *et al.*, 1999).

La hipótesis diferencial enriquecida (inciso 4.5) no desconoce la posibilidad de que los claros provoquen que, dentro de un mismo rodal, haya sitios donde las lianas favorezcan a algunos árboles. Específicamente, los brinzales y juveniles de los árboles pioneros deben crecer más en los claros que bajo el dosel cerrado (Schnitzer *et al.*, 2000). Gracias a la formación de claros durante la sucesión, los sitios donde las lianas favorecen a los árboles alternarían con otros donde esto no suceda. Se espera que la frecuencia y el tamaño de esos sitios aumenten con la edad sucesional y varíen espacialmente dentro de una misma edad (Dupuy & Chazdon, 2006; Nicotra *et al.*, 1999).

Las rutas que sigue la sucesión secundaria se conocen mejor para las selvas altas (e.g. Finegan 1996, fig. 4-2) que para las selvas medianas (este estudio); los estudios en sitios más secos son aún escasos y no concuerdan completamente con lo que sucede en las selvas altas (Lebrija-Trejos *et al.*, 2008). Estos últimos autores encontraron que la etapa seral dominada por las pioneras de larga vida está prácticamente ausente en las selvas bajas; no sabemos si ocurre lo mismo en las selvas medianas como la de nuestro estudio. En todo caso, la “sucesión con disturbios recurrentes” parece ajustarse a nuestro lugar de estudio y a gran parte de la Península de

Yucatán, donde predomina la vegetación secundaria (Olmsted *et al.*, 1999). Esto en parte se debe a que, desde hace tal vez 3 mil años, se practica allí la agricultura de roza, tumba y quema (milpa), la cual incluye un periodo de descanso o barbecho (Okoshi & García-Quintanilla, 2003).

Los huracanes son otro factor importante de disturbio recurrente. Tan solo en los últimos 100 años, más de 30 huracanes han azotado al este de la península (Sánchez & Islebe, 1999), donde además los incendios forestales son frecuentes (Toledo *et al.*, 2008).

Actividades humanas diferentes de la milpa también han causado notables disturbios en el lugar de este estudio. La extracción selectiva de madera es la principal fuente de ingresos y materiales de construcción en dicho lugar (INEGI, 1993; Municipio de Lázaro Cárdenas, 1987). Durante los años 30 y 50-60 del siglo XX (y probablemente desde 1890), en Solferino y otras zonas de la península se abrieron artificialmente un número desconocido de grandes claros dentro de la selva. En cada uno acampaba una cuadrilla de alrededor de 15 hombres dedicados a extraer látex de *Manilkara zapota*. La inclusión de sus familias generalmente elevaba el número a 40 y a veces 100 habitantes por campamento. En general, las cuadrillas permanecían allí durante ocho meses cada año (Vadillo, 2001; Kiernan, 2000; Careaga, 1994; Reed, 1971). El área clareada para acampar, incluyendo las infraestructuras donde se acumulaba y procesaba el látex, ocupaba entre 0.25- y 0.5 hectáreas (interpretación del texto y fotos de campamentos en Vadillo, 2001). Estos disturbios debieron favorecer la ulterior colonización por lianas cuando los campamentos fueron abandonados (Schnitzer *et al.*, 2002; Caballé & Martín, 2001; Laurance *et al.*, 2001; De Walt *et al.*, 2000).

El historial de disturbios recurrentes en selvas secundarias debe tener un impacto diferencial en: la

abundancia, distribución y composición de especies de lianas y árboles. Por ende, los efectos de las lianas sobre los árboles deben variar en función de esas alteraciones. Se ha propuesto que tal es el caso de la extracción de latex o *chicleo* con respecto a otros usos del suelo (Garrido-Pérez & Gerold, en revisión; ver también capítulo 3).

La extracción de látex implica cortar lianas y brinzales alrededor de los árboles de *M. zapota* (Heriberto Tah y David Morales, com. pers.). Eso evita que cada chiclero se enrede con las lianas y los brinzales al trepar. Hipotéticamente, tanto esta práctica como la instalación de los campamentos influenciaron la actual proliferación de *Arrabidaea*, *Cydista*, *Melloa* (Bignoniaceae) y *Serjania* (Sapindaceae) en los rodales ≥ 55 años de este estudio (Garrido-Pérez & Gerold, en revisión). En cambio, informaciones suministradas por residentes (Erminio Rosado y José Quintal) indican que el fuego favorece a *D. glabra*. Por eso la milpa potencialmente favorece a dicha especie (capítulo 3; Garrido-Pérez & Gerold, en revisión). Varias evidencias sugieren que, aunque hubo clareo para establecer los campamentos chicleros, difícilmente hubo milpa o quemas posteriores. Por un lado, la duración de la jornada laboral lo impedía. Por el otro, las empresas chicleras vendían la comida a los habitantes de cada campamento, por lo que prohibieron y castigaron la producción de cualquier alimento para el autoconsumo (Vadillo, 2001). Esa “prohibición del fuego” en unos sitios y su uso en otros refuerza la hipótesis de que el *chicleo* y la milpa en el pasado resultaron en composiciones de especies de lianas diferentes en nuestros rodales. La anterior explicación hipotética, que propone cuáles disturbios causan la proliferación de distintas lianas en nuestro lugar de estudio, no ha sido sometida a prueba.

Los estudios de cronosecuencia asumen que los rodales jóvenes se parecerán en el futuro a los rodales viejos que les son contiguos en el presente (e.g. De Walt *et al.*, 2000). Debido

a diferencias potenciales en sus historias de uso del suelo, nuestros rodales de 10-18 años no necesariamente se parecerán a los ≥ 55 años cuando alcancen dicha edad. Ello porque la situación actual de las selvas secundarias es un legado de la historia del uso del suelo allí (Cramer *et al.*, 2008; Hermy & Verheyen, 2007). Esos legados deben incluir las variaciones espaciales de la abundancia, distribución, composición de especies y efectos de las lianas en las escalas espaciales descritas en este capítulo.

Estudios recientes indican que existen diferentes historias de vida entre especies de lianas (Gilbert *et al.*, 2006; Gerwing, 2004). En concreto, hay lianas propias de estadios sucesionales tempranos, y otras propias de estadios sucesionales tardíos (Gerwing, 2004). Cuanto más recurrentes sean los disturbios en una selva secundaria, menores probabilidades de permanencia tendrán allí las lianas típicas de estados sucesionales tardíos. También, en la medida en que haya disturbios recurrentes en selvas maduras, existiría una mayor variedad de efectos de las lianas. Ello se debería a la amplia variedad de especies de lianas con historias de vida distintas. Esto resalta la importancia de proteger a las selvas maduras cercanas a fronteras agrícolas y de mantener la duración del barbecho. En nuestro lugar de estudio, este ha disminuido de ≥ 25 años a aproximadamente 12 (Alejandro Soberanis, com. pers).

Existen zonas donde no hay disturbios recurrentes por huracanes y tala selectiva. Allí la sucesión conduce a un estadio de selva madura con pocas lianas (e.g. De Walt *et al.*, 2000; Figura 4-2a) en comparación con los sitios con disturbios recurrentes. En estos últimos, el tamaño de las lianas que ocupan el dosel es muy grande (e.g. ≥ 10 cm de diámetro, Phillips *et al.*, 2005).

Se sabe que las lianas proliferan en los claros que se forman en las selvas maduras sin disturbios recurrentes. Eso

favorece a las especies de árboles pioneros, y retarda al reemplazo de éstos por los tolerantes a la sombra (Schnitzer *et al.*, 2000).

La dinámica de claros se está acelerando en las selvas maduras (Phillips & Gentry, 1994). Según dichos autores, eso puede deberse a que el aumento del dióxido de carbono atmosférico hace que los árboles crezcan y mueran más rápido. En las selvas maduras, el área basal de las lianas es alta, pero su densidad es menor que en los rodales más jóvenes (De Walt *et al.*, 2000). Esto sugiere que las lianas son gruesas y no forman redes en el dosel, máxime si su distribución es agrupada (Ibarra-Manríquez & Martínez-Ramos, 2002). Esto ayudaría a explicar la ya reportada asociación entre la mortalidad de los árboles y la carga de lianas en las selvas maduras (Phillips *et al.*, 2005). También explicaría por qué, en algunos lugares, la corta de lianas antes de talar reduce la caída de árboles no deseados durante la tala (e.g. Vidal *et al.*, 2002; Gerwing, 2001). Allí las lianas tiran de unos árboles cuando otros caen o son derribados (Putz, 1984), lo cual aumenta al disturbio y contribuye a que otras lianas proliferen (Schnitzer & Carson, 2000). Pero la propia caída de los árboles y sus ramas se asocia a la mortalidad de más de dos tercios de las lianas grandes (Phillips *et al.*, 2005). Eso tendería a favorecer a las lianas más pequeñas que no hayan sido rotas por las ramas o tallos de lianas y árboles que caen.

Aunado a lo anterior, en nuestro lugar de estudio ya no hay campamentos chicleros, pero continúan: la extracción esporádica de látex y la tala selectiva, las cuales –como se dijo, incluyen la corta de las lianas en torno a los individuos de especies explotables. Algunas de esas lianas rebrotan con facilidad (e.g. De la Torre, 2003), lo cual contribuye a explicar por qué en nuestro rodal de ≥ 55 años las lianas eran más delgadas que en el de 10-18 años (en este último no se practica el chicleo y la corta de lianas y la tala selectiva es casi nula). Sin embargo, cuando el huracán Wilma derribó a algunos

árboles allí, aún estas pequeñas lianas pudieron contribuir a halar a otros árboles. Ello ayuda a explicar por qué –al no cortar las lianas de nuestros rodales ≥ 55 años, cayeron más árboles que cuando se las cortó. Además en dicho rodal también había lianas grandes y de cuerpo rígido (como *Dalbergia glabra* y *Celtis sp 1* (fig. 2-3). Estas aparentemente no produjeron redes estabilizantes en el dosel (capítulo 3), sino que debieron halar a los árboles, contribuyendo a formar claros al aumentar al derribo.

En los claros, las lianas pioneras y de crecimiento rápido tendrían un crecimiento poblacional alto (Gilbert *et al.*, 2006; Gerwing, 2004). También, los taxa de lianas con zarcillos y espinas que se enroscan deberían incrementar sus abundancias, dado que cuentan con nuevas lianas y árboles delgados “trepables” (De Walt *et al.*, 2000). No se sabe qué impacto tendrá eso en la abundancia relativa de las especies arbóreas.

Hay evidencias de que los árboles grandes que hospedan lianas tienen una mortalidad mayor, aunque esto se indica en términos de área basal y no de densidad o número de individuos (Phillips *et al.*, 2005). En las parcelas de dichos autores también se han identificado las especies de árboles (Malhi *et al.*, 2002). Sin duda, las comparaciones de las demografías de esas especies seguirán aclarando muchos aspectos sobre el rol de las lianas en las selvas.

-----O-----

En síntesis, los efectos de las lianas sobre las comunidades arbóreas y las especies que las componen no son siempre deletéreos y varían mucho en función de una compleja “red” de parámetros medibles en el campo. La medición *in situ* de dichos factores, sus cambios espaciales y temporales, así como el estudio de la historia que determinó su magnitud actual pueden llevar a un entendimiento más cabal

del rol de las lianas en las selvas tropicales. Ello es importante en una época en la que el aumento del CO₂ atmosférico (Phillips *et al.*, 2002), el incremento mundial del área de las selvas secundarias (Cramer *et al.*, 2008), y la creciente intensidad de los huracanes (Emanuel, 2003; 1987) y otros disturbios hacen que las lianas sean cada vez más abundantes.

4.10. REFERENCIAS

- Apsit, V.J., J.L. Hamrick and Nason, J.D. (2005). *Breeding population size of a fragmented population of a Costa Rican Dry forest*. The Journal of Heredity, 92(b), 415-420.
- Avalos, G. and S.S. Mulkey (1999). *Seasonal changes in liana cover in the Upper canopy of a neotropical Dry forest*. Biotropica, 31(1), 186-192.
- Avalos, G., S.S. Mulkey, Kitajima, K. and S.J. Wright (2007). *Colonization strategies of two liana species in a Tropical dry forest canopy*. Biotropica, 39(3), 393-399.
- Babweteera, F., Plumptre, A. and J. Obua (2000). *Effect of gap size and age on climber abundance and diversity in Budongo Forest Reserve, Uganda*. African Journal of Ecology, 38, 230-237.
- Barker, M.G. and D.R. Pérez-Salicrup (2000). *Comparative water relations of mature mahogany (*Swietenia macrophylla*) trees with and without lianas in a subhumid seasonally dry forest in Bolivia*. Tree Physiology, 20, 1167-1174.

Caballé Guy and A. Martin (2001). *Thirteen years of change in trees and lianas in a Gabonese rainforest*. *Plant Ecology*, 152, 167-173.

Cai, Z. and F. Bongers (2007). *Contrasting nitrogen and phosphorus resorption in trees and lianas from a tropical montane rain forest in Xishuangbanna, south-west China*. *Journal of Tropical Ecology*, 23, 115-118.

Campbell, E.J.F. and D.McC. Newberry (1993). *Ecological relationships between lianas and trees in lowland rain forest in Sabah, East Malaysia*. *Journal of Tropical Ecology*, 9, 469-490.

Careaga, L. (1994). *Quintana Roo: Monografía estatal*. Secretaría de Educación Pública, México D.F.

Carnevali Fernández-Concha, G., I. Ramírez-Morillo and González-Iturbe, J.A. (2003). "Flora y vegetación de la Península de Yucatán", in *Naturaleza y Sociedad en el área maya: pasado, presente y futuro*, Colunga-Garciamarín, P., and A. Larqué-Savedra (eds). Academia Mexicana de Ciencias and Centro de Investigación Científica de Yucatán, México DF. pp. 53-68.

Clark, D. and D. Clark (1990). *Distribution and effects on tree growth of lianas and woody hemiepiphytes in a Costa Rican tropical wet forest*. *Journal of Tropical Ecology*, 6, 321-331.

Cramer, V., R.J. Hobbs and Standish, R. J. (2008). *What's new about old fields? Land abandonment and ecosystem assembly*. *Trends in Ecology and Evolution*, 23, 104-112.

Dalling, J.W., and S.P. Hubbell. (2002). *Seed size, growth and gap microsite conditions as determinants of*

recruitment success for pioneer species. The Journal of Ecology, 90, 557-568.

Dalling, H.W., S.P. Hubbell and Silvera, K. (1998). *Seed dispersal, seedling establishment and gap partitioning among tropical pioneer trees*. The Journal of Ecology, 86, 674-689

De La Torre, C.L. (2003). *Etnoecología de los bejucos artesanales en tres comunidades del NW de Quintana Roo. México: Implicaciones para su manejo sostenible*, Tesis de Maestría. Universidad Autónoma de Yucatán. Mérida, Yucatán. México.

De Walt, S.J., S.A. Schnitzer, Denslow, J.S. (2000). *Density and diversity of lianas along a chronosequence in a central Panamanian lowland forest*. Journal of Tropical Ecology, 16, 1-19.

Denslow, J.S., A.M. Ellison and Sanford, R.E. (1998). *Treefall gap size effects on above- and below-ground processes in a tropical wet forest*. Journal of Ecology, 86(4), 597-609.

Dillenburg, L.R., D.F. Whigham, Teramura, A.H., and I.N. Forseth (1993-b). *Effects of below and above ground competition from the vines Lonicera japonica and Parthenocissus quinquefolia on the growth of the host Liquidambar styraciflua*. Oecologia, 93, 48-54

Dupuy, J.M. and R.L. Chazdon. (2006). *Effects of vegetation cover on seedling and sapling dynamics in secondary tropical wet forests in Costa Rica*. Journal of Tropical Ecology, 22, 65-76.

Emanuel, K.A. (1987). *The dependence of hurricane intensity on climate*. Nature, 326(6112). 483-485.

Emanuel, K.A. (2003). *Tropical Cyclones*. Annual Review of Earth and Planet Science, 31, 75-104.

Ewel, J.J. & A.J. Hiremath (2005). Plant-plant interactions in tropical forests, in *Biotic interactions in the Tropics, their role in the maintenance of species diversity*, Bursem, D.F.R.P., M.A. Pinard & Hartley S.E. (eds.). Cambridge University Press, Cambridge. 580 p.

Finegan, B. (1996). *Pattern and oprocess in neotropical secondary rain forests: the first 100 years of succession*. Trends in Ecology and Evolution 11: 119-124.

Garrido-Pérez, E.I. and G. Gerold. In review. *Combining Land-use History and Ecology to explain liana-species abundances and their effects on tree communities*. Erdkunde.

Gentry, A.H. (1991). The distribution and evolution of climbing plants, in *The biology of vines*, Putz, F.E. & H.A. Mooney (eds.). Cambridge University Press, Cambridge. pp. 3-49.

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

Gerwing, J.J. (2004). *Life history diversity among six species of canopy lianas in an old-growth forest of the eastern Brazilian Amazon*. Forest Ecology and Management. 190: 57-72.

Gilbert, B., S.J. Wright, Muller-Landau, H., K. Kitajima and Hernández, A. (2006). *Life history trade-offs in tropical trees and lianas*. Ecology, 87(5), 1281-1288.

Grauel, W.T. and F.E. Putz (2004). *Effects of lianas on growth and regeneration of Prioria copaifera in Darién, Panama*. Forest Ecology and Management, 190, 99-108.

Hermy, M. and Verheyen, K. (2007). *Legacies of the past in the present-day forest biodiversity: a review of past land-use effects on forest plant species composition and diversity*. Ecological Research, 22, 361-371.

Hubbell, S.P. (2001). *The Unified Neutral Theory of Biodiversity and Biogeography*. Princeton University Press, Princeton. 375p.

Ibarra-Manríquez, G. and M. Martínez-Ramos (2002). *Landscape variation of liana communities in a Neotropical rain forest*. Plant Ecology, 160, 91-112.

International Center For Research in Agroforestry (ICRAF). (2008). *Bursera simaruba*. Disponible en línea: <http://www.worldagroforestry.org/sea/Products/AFDbases/AF/a sp/SpeciesInfo.asp?SplD=391#Ecology>

Instituto Nacional de Estadística, Geografía e Informática (INEGI), Gobierno del Estado de Quintana Roo and Honorable Ayuntamiento de Lázaro Cárdenas. (1993). *Cuaderno Estadístico Municipal*. Aguascalientes, México.

Kainer, K.A., L.H.O. Wadt, Gomes-Silva D.A.P. and M. Capanu (2006). *Liana loads and their association with Bertholletia excelsa fruit and nut production, diameter growth and crown attributes*. Journal of Tropical Ecology, 22, 147-154.

Kiernan, M.J. (2000). *The Forest Ejidos of Quintana Roo, Mexico. A case study for Shifting the power: decentralization and biodiversity conservation*. Washington D.C. Disponible en línea: <http://www.worldwildlife.org/bsp/publications/aam/mexico.html>

Laurance, W.F., D. Pérez-Salicrup, Delamonica, P., P.M. Fearnside, Agra, S., A. Jerozolinski, Pohl, L. and T.E. Lovejoy (2001). *Rain forest fragmentation and the structure of Amazonian liana communities*. *Ecology*, 82, 105-116.

Laurance, D., and D. Foster. (2002). *Changes in forest biomass, litter dynamics and soils following shifting cultivation in Southern Mexico: an overview*. *Interciencia*, 27(8), 400-408.

Lebrija-Trejos, E., F. Bongers, Pérez-García, E.A., and J.A. Meave. (2008). *Successional change and resilience of a very dry Tropical deciduous forest following shifting agriculture*. *Biotropica*, 4(4), 422-431.

Lex, V., R.C. Batista, and De Oliveira, R.E. (1998). *Ecologia de lianas e o manejo de fragmentos florestais*. Série Técnica IPEF 12: 43-64 (también disponible en línea: <http://www.ipef.br/publicacoes/stecnica/nr32/cap04.pdf>).

Makana, J.R. and S.C. Thomas. (2005). *Effects of light gaps and litter removal on the seedling performance of six African timber species*. *Biotropica*, 37(2), 227-237.

Malhi, Y., O.L. Phillips, Lloyd, J., T. Baker, Wright, J., S. Almeida, Arroyo, L., T. Fredericksen, Grace, J., N. Iguchi, Killeen, T., W.F. Laurance, Leão, C., S. Lewis, Meir, P., Monteagudo, A., D. Neill, Núñez Vargas, P., S.N. Panfil, Patiño, S., N. Pitman, Quesada, C.A., A. Rudas-LI, R. Salomão, Saleska, S., N. Silva, Silveira, M., W.G.Sombroek, Valencia, R., R. Vásquez Martínez, Vieira, I.C.G. and B. Vinceti (2002). *An international network to monitor the structure, composition and dynamics of Amazonian forests (RAINFOR)*. *Journal of Vegetation Science*, 13, 439-450.

Martínez-Ramos, M. (1994). *Regeneración natural y diversidad de especies arbóreas en selvas húmedas*. Boletín de la Sociedad Botánica de México, 54, 179-224.

Miranda, F., and E. X. Hernández. (1963). *Los tipos de vegetación de México y su clasificación*. Sobretiro del Boletín de la Sociedad Botánica Mexicana, #28.

Moles, A.T. and M. Westoby. (2004). *What do seedlings die from and what are the implications for evolution of seed size?* Oikos, 106(1), 193-199.

Municipio de Lázaro Cárdenas. (1987). *Monografía del Municipio de Lázaro Cárdenas, Quintana Roo*. Honorable Ayuntamiento de Lázaro Cárdenas. Kantunilkín, Lázaro Cárdenas, Quintana Roo.

Nason, J.D., E.A. Herre and Hamrick, J.L. (1998). *The breeding structure of a tropical keystone plant resource*. Nature, 391, 685-687.

Nicotra, A. B., R.L. Chazdon and Iriarte, S.V.B. (1999). *Spatial heterogeneity of light and woody seedling regeneration in Tropical wet forests*. Ecology, 80(6), 1908-1926.

Okoshi, T. and A. García-Quintanilla (2003). "Las tierras y los montes entre los mayas yucatecos: un análisis crítico de los conceptos mayas y españoles", in *Naturaleza y Sociedad en el área maya: pasado, presente y futuro*, Colunga-Garciamarín, P., and A. Larqué-Savedra (eds). Academia Mexicana de Ciencias and Centro de Investigación Científica de Yucatán, México DF. pp. 109-118.

Olmsted, I., R. Durán-García, González-Iturbe, J.A., J. Granados, and Tun, F. (1999). "Vegetación", in García, A. and J. Córdoba (eds.), *Atlas de procesos territoriales de Yucatán*.

Universidad Autónoma de Yucatán, Fac. Arquitectura. Mérida, Yucatán, México.

Pérez, R., S. Aguilar, Condit, R., R. Foster, Hubbell, S. and S. Lao (2005). *Metodología empleada en los censos de la parcela de 50 hectáreas de la Isla de Barro Colorado, Panamá*. Center for Tropical Forest Science. Disponible en línea: <http://ctfs.si.edu/onlinepubs/ParcelaBCIMetodo2005.pdf>

Pérez Salicrup, D. R. (2001). *Effect of liana-cutting on tree regeneration in a liana forest in Amazonian Bolivia*. Ecology, 82, 389-396.

Pérez-Salicrup, D.R. and M.G. Barker. (2000). *Effect of liana cutting on water potential and growth of adult Senna multijuga (Caesalpiniodae) trees in a Bolivian tropical forest*. Oekologia, 124, 469-475.

Pérez-Salicrup, D.R., V.L. Sork, and Putz, F.E. (2001). *Lianas and trees in a Liana Forest of Amazonian Bolivia*. Biotropica, 33, 34-47.

Phillips, O. L. and A.H. Gentry (1994). *Increasing turnover through time in tropical forests*. Science, 263,954-958.

Phillips, O.L., O. Núñez Vargas, Monteagudo Mendoza, A., A. Peña Cruz, Chuspe Zans, M., W. Galino Sánchez, Yli-Halla, M. and S. Rose (2003). *Habitat association among Amazonian tree species: a landscape-scale approach*. The Journal of Ecology, 91, 757-775.

Phillips, O.L., R. Vásquez Martínez, Monteagudo Mendoza, A., T. Baker and Núñez-Vargas, P. (2005). *Large lianas as hyperdynamic elements of the tropical forest canopy*. Ecology, 86(5), 1250-1258.



Putz, F.E. (1984). *The natural history of lianas on Barro Colorado Island, Panama*. Ecology, 65, 1713-1724.

Reed, N. (1971). *La Guerra de castas de Yucatán*. Editorial Era, México D.F. XXXp.

Sánchez, O. S. and G.A. Islebe. (1999). *Hurricane Gilbert structural changes in a tropical forest in south-eastern Mexico*. Global Ecology and Biogeography, 8, 29-38.

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

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

Schnitzer, S.A. and W.P. Carson (2001). *Treefall gaps and the maintenance of species diversity in a tropical forest*. Ecology, 82(4), 913-919.

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

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

Schnitzer, S.A., S. Rutishauser and Aguilar, S. (2008). *Supplemental protocol for liana censuses*. Forest Ecology and Management, 255, 1044-1049.

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

Toledo, V.M., N. Barrera-Bassols., García-Frapolli, E., P: Alarcón-Chaires. (2008). *Uso múltiple y biodiversidad entre los Mayas yucatecos (México)*. Interciencia, 33(5), 345-352.

Vadillo López, C. (2001). *Los chicleros en la región de Laguna de Términos, Campeche, 1890-1947*. Universidad Autónoma del Carmen, Campeche. 444p.

Vidal, E., V.M. Viana, and Ferreira, J.L. (2002). *Crescimento de floresta tropical três anos após colheita de madeira com e sem manejo florestal na Amazônia oriental*. Scientia Forestalis, 61, 133-143.

Whigham, D. (1984). *The influence of vines on the growth of Liquidambar styraciflua L. (sweetgum)*. Canadian Journal of Forest Research, 14, 37-39.

Whigham, D.F., I. Olmsted, Cabrera Cano, E. and M.E. Harmon (1991). *The impact of Hurricane Gilbert on trees, litterfall, and woody debris in a Dry Tropical Forest in the Northeastern Yucatan Peninsula*. Biotropica, 23, 434-441.

Wright, S.J., M.A. Jaramillo, Pavón, J., R. Condit, Hubbell, S.P., and R.B. Foster (2005). *Reproductive size thresholds in tropical trees: variation among individuals, species and forests*. Journal of Tropical Ecology, 21, 307-315.

Conclusiones Generales

1. Los estudios que investigan dónde y por qué ocurren las relaciones entre las lianas y los árboles se complementan con los que explican cómo ocurren dichas interacciones y qué consecuencias generan.
2. La hipótesis diferencial indica que los efectos de las lianas sobre los árboles varían entre especies arbóreas. La hipótesis diferencial enriquecida emana de los resultados de esta investigación. Esta indica que tales efectos varían según: (a) la especie arbórea, (b) la abundancia, grosor, distribución espacial y tipo de las lianas (pesadas de xilema delgado vs ligeras de xilema ancho; competidoras eficientes vs ineficientes por la luz y los recursos del suelo) en el lugar, (c) el grado de infestación por lianas de los individuos de la población arbórea. También según: (d) el estado ontogénico y el porcentaje de individuos de la población arbórea asociados con lianas. El resultado de dicha interacción variará espacial y temporalmente dentro de un gradiente que va desde casos en los que una especie dada de árbol es perjudicada, no afectada hasta favorecida.
3. Lo anterior ayuda a explicar por qué en este estudio las lianas estuvieron asociadas a efectos positivos sobre los árboles en los rodales jóvenes pero no en los más viejos. En concreto, la abundancia, distribución espacial y composición de especies de las lianas y de árboles fue diferente entre dichos rodales. Esto pudo deberse a cambios ocurridos durante la sucesión secundaria, pero también a la historia de uso del suelo de los rodales.

4. Durante un ciclón las lianas pueden halar a los árboles haciendo que muchos caigan, o bien formar redes en el dosel que los estabilicen y reduzcan el derribo. Esto depende de la abundancia relativa de las lianas y los árboles y probablemente de la rigidez del cuerpo de éstas. En cambio, los mecanismos por los cuales las lianas reducen o aumentan al crecimiento de los árboles son más difíciles de precisar.

Perspectivas

1. Aumentar el tamaño de muestra (tamaño y número de parcelas experimentales) y la duración de esta y otras investigaciones experimentales (de corta de lianas) permitiría obtener resultados, interpretaciones y conclusiones más sólidos y contundentes. .
2. Incluir experimentos de corta de lianas complementaria y reforzaría los estudios a gran escala espacial y temporal sobre las relaciones entre las lianas y los árboles.
3. Es necesario comparar mejor los efectos de las lianas entre brinzales y árboles, en rodales de edades sucesionales distintas. Eso ayudaría a modelar matemáticamente los efectos de las lianas sobre: la dinámica de poblaciones arbóreas co-existentes y las comunidades arbóreas. Dichos modelos pueden cotejarse con los resultados de estudios a largo plazo, los cuales se efectúan solamente en selvas maduras.
4. Los avances en el conocimiento de la taxonomía de las lianas y el uso de métodos estandarizados para cuantificar sus abundancias permitirán esclarecer llas circunstancias en las que las lianas favorecen o no a los

árboles. La hipótesis diferencial enriquecida puede ayudar a orientar dichos trabajos.

5. Conforme los estudios antedichos arrojen resultados se podrán sugerir reglas generales sobre dónde y cuándo cortar a las lianas durante el manejo forestal.

APÉNDICE I

Lista de Especies de Árboles

Subfamilias de la Fabaceae: C= Caesapinioideae, M= Mimosoideae, P= Papilionoideae.

ESPECIE	FAMILIA
<i>Acacia dolichostachya</i> S.F.Blake	Fabaceae (M)
<i>Albizia tomentosa</i> Standl.	Fabaceae (M)
<i>Allophylus cominia</i> Sw.	Sapindaceae
<i>Amyris</i> spp	Rutaceae
<i>Apoplanesia paniculata</i> C.Presl	Fabaceae (P)
<i>Ardisia escallonioides</i> Schltld. & Cham.	Myrsinaceae
<i>Astrocasia tremula</i> (Griseb.) G.L.Webster	Euphorbiaceae
<i>Brosiumum alicastrum</i> Sw.	Moraceae
<i>Bucida buceras</i> Vell.	Combretaceae
<i>Bunchosia swartziana</i> Griseb.	Malpighiaceae
<i>Bursera simaruba</i> (L.)	Burseraceae
<i>Byrsonima bucidifolia</i> Standl.	Malpighiaceae
<i>Byrsonima crassifolia</i> (L.) Kunth	Malpighiaceae
<i>Caesalpinia gaumeri</i> Greenm.	Fabaceae (C)
<i>Casimiroa tetrameria</i> Millsp.	Rutaceae
<i>Cecropia</i> spp	Cecropiaceae
<i>Ceiba pentandra</i> (L.) Gaertn.	Bombacaceae
<i>Chrysophyllum cainito</i> L.	Sapotaceae
<i>Chlorophora tinctoria</i> (L.) Gaudich	Moraceae
<i>Coccoloba acapulcensis</i> Standl.	Polygonaceae
<i>Coccoloba cozumelensis</i> Hemsl.	Polygonaceae
<i>Coccoloba spicata</i> Lundell	Polygonaceae
<i>Cochlospermum vitifolium</i> Spreng.	Cochlospermaceae
<i>Colubrina arborescens</i> Sarg.	Rhamnaceae
<i>Colubrina</i> spp	Rhamnaceae
<i>Croton arboreus</i> Millsp.	Euphorbiaceae
<i>Cupania belizensis</i> Standl.	Sapindaceae
<i>Dendropanax arboreus</i> (L.) Decne. & Planch.	Araliaceae

ESPECIE	FAMILIA
<i>Diospyros cuneata</i> Standl.	Ebenaceae
<i>Diphysa carthagenensis</i> Jacq.	Fabaceae (P)
<i>Drypetes lateriflora</i> Krug & Urb.	Euphorbiaceae
<i>Esenbechia</i> spp	Rutaceae
<i>Erythrina standleyana</i> Krukoff	Fabaceae (P)
<i>Eugenia acapulcensis</i> Steud.	Myrtaceae
<i>Eugenia axillaris</i> Willd.	Myrtaceae
<i>Exothea diphylla</i> (Standl.) Lundell	Sapindaceae
<i>Ficus benamina</i> L.	Moraceae
<i>Ficus cotinifolia</i> Kunth	Moraceae
<i>Ficus maxima</i> Mill.	Moraceae
<i>Ficus pertusa</i> Bory	Moraceae
<i>Ficus</i> spp	Moraceae
<i>Guettarda combsii</i> Urb.	Rubiaceae
<i>Guettarda elliptica</i> Sw.	Rubiaceae
<i>Guettarda gaumeri</i> Standl.	Rubiaceae
<i>Gymnopodium floribundum</i> Rolfe in Hook	Polygonaceae
<i>Hampea trilobata</i> Standl.	Malvaceae
<i>Hippocratea excelsa</i> Kunth	Hippocrateaceae
<i>Jacquinia macrocarpa</i> Cham.	Theophrastaceae
<i>Jatropha gaumeri</i> Greenm.	Euphorbiaceae
<i>Krugiodendron ferreum</i> Urb.	Rhamnaceae
<i>Lonchocarpus rugosus</i> (Lundell)	Fabaceae (P)
<i>Lonchocarpus xuul</i> Lundell	Fabaceae (P)
<i>Lonchocarpus yucatanensis</i> Pittier	Fabaceae (P)
<i>Luehea speciosa</i> Willd.	Tiliaceae
<i>Lysiloma latisiliquum</i> A.Barreto & Yakovlev	Fabaceae (M)
<i>Malmea depressa</i> (Baill.)	Annonaceae
<i>Manilkara zapota</i> (L.) Royen	Sapotaceae
<i>Margaritaria nobilis</i> L.f.	Euphorbiaceae
<i>Matayba oppositifolia</i> Britton	Sapindaceae
<i>Metopium brownei</i> Urb.	Anacardiaceae
<i>Morinda</i> spp	Rubiaceae

ESPECIE	FAMILIA
<i>Nectandra salicifolia</i> Kunth	Lauraceae
<i>Piscidia piscipula</i> (L.) Sarg.	Fabaceae (P)
<i>Pouteria campechiana</i> (Kunth) Baehni	Sapotaceae
<i>Pouteria reticulata</i> (Engl.) Eyma	Sapotaceae
<i>Protium copal</i> (Schltdl. & Cham.) Engl.	Burseraceae
<i>Psidium</i> spp	Myrtaceae
<i>Randia truncata</i> Greenm. & C.H.Thopps.	Rubiaceae
<i>Sideroxylon obtusifolium</i> (Roem. & Schult.)	Sapotaceae
<i>Sideroxylon foetidissimum</i> Jacq.	Sapotaceae
<i>Sideroxylon salicifolium</i> (L.) Lam.	Sapotaceae
<i>Simarouba glauca</i> DC.	Simaroubaceae
<i>Spondias mombin</i> Jacq.	Anacardiaceae
<i>Swartzia cubensis</i> Standl.	Fabaceae (C)
<i>Tabebuia chrysantha</i> (Jacq.) G.Nicholson	Bignoniaceae
<i>Tabebuia rosea</i> DC.	Bignoniaceae
<i>Thevetia gaumeri</i> Hemsl.	Apocynaceae
<i>Thouinia paucidentata</i> Radlk.	Sapindaceae
<i>Trichilia hirta</i> L.	Meliaceae
<i>Vitex gaumeri</i> Greenm.	Lamiaceae
<i>Xylosma flexuosum</i> Hemsl.	Flacourtiaceae
<i>Zuelania guidonia</i> (Sw.) Britton & Millsp.	Flacourtiaceae
<i>Zygia stevensonii</i> (Standl.)	Fabaceae (M)

APÉNDICE II

Lista de Especies de Lianas.

Subfamilia de la Fabaceae: P= Papilionoideae.

ESPECIE	FAMILIA
<i>Cardiospermum halicacabum</i> L.	Sapindaceae
<i>Serjania adiantoides</i> Radlk.	Sapindaceae
<i>Dalbergia glabra</i> Stadl.	Fabaceae (P)
<i>Cydista aequinoctialis</i> Miers.	Bignoniaceae
<i>Cydista potosina</i> Loes.	Bignoniaceae
<i>Cydista diversifolia</i> Miers.	Bignoniaceae
<i>Arrabidaea</i> sp 1	Bignoniaceae
<i>Arrabidaea patellifera</i> (Schlechtend.)	Bignoniaceae
<i>Melloa quadrivalvis</i> (Jacq.)	Bignoniaceae
<i>Tournefortia</i> sp 1	Boraginaceae
<i>Petrea volubilis</i> L.	Verbenaceae
<i>Cissus gossypifolia</i> Standl.	Vittaceae
<i>Celtis</i> sp 1	Ulmaceae
<i>Otapappus</i> sp 1	Asteraceae
<i>Desmoncus orthacanthos</i> Mart.	Arecaceae
<i>Smilax</i> spp	Smilacaceae
chilero	Fabaceae
<i>Sapindaceae</i> sp 1	Sapindaceae



