

Diversidad, estructura y regeneración de la selva tropical estacionalmente seca de la Península de Yucatán, México

Angélica María Hernández-Ramírez¹ & Socorro García-Méndez²

1. Centro de EcoAlfabetización y Diálogo de Saberes, Universidad Veracruzana, México; angehernandez@uv.mx
2. Benemérita Universidad Autónoma de Puebla, Escuela de Biología, México; garciam_s_2007@hotmail.com

Recibido 20-X-2014. Corregido 22-III-2015. Aceptado 24-IV-2015.

Abstract: Diversity, structure and regeneration of the seasonally dry tropical forest of Yucatán Peninsula, Mexico. Seasonally dry tropical forests are considered as the most endangered ecosystem in lowland tropics. The aim of this study was to characterize the floristic composition, richness, diversity, structure and regeneration of a seasonally dry tropical forest landscape constituted by mature forest, secondary forest and seasonally inundated forest located in the Northeastern part of the Yucatán Peninsula, Mexico. We used the Gentry's standard inventory plot methodology (0.1 ha per forest type in 2007) for facilitating comparison with other Mesoamerican seasonally dry tropical forests. A total of 77 species belonging to 32 families were observed in the study area. Fabaceae and Euphorbiaceae were the families with the largest taxonomic richness in the three forest types. Low levels of β diversity were observed among forest types (0.19-0.40), suggesting a high turnover of species at landscape level. The non-regenerative species were dominant (50-51 %), followed by regenerative species (30-28 %), and colonizer species (14-21 %) in the three forest types. Zoochory was the most common dispersal type in the study area. The 88 % of the observed species in the study area were distributed in Central America. Some floristic attributes of the seasonally dry tropical forest of the Yucatán Peninsula, fall into the values reported for Mesoamerican seasonally dry tropical forests. Natural disturbances contributed to explain the high number of individuals, the low number of liana species, as well as the low values of basal area observed in this study. Our results suggested that the seasonally dry tropical forest of Yucatán Peninsula seems to be resilient to natural disturbances (hurricane) in terms of the observed number of species and families, when compared with the reported values in Mesoamerican seasonally dry tropical forests. Nonetheless, the recovery and regeneration of vegetation in long-term depends on animal-dispersed species. This study highlights the importance of establishing multiple protected areas throughout the Mesoamerican seasonally dry tropical forest in order to conserve both α - and β - diversity. *Rev. Biol. Trop.* 63 (3): 603-616. Epub 2015 September 01.

Key words: Mesoamerica, seed dispersal mode, mature forest, secondary forest, seasonally inundated forest, tropical dry forest.

Las selvas tropicales estacionalmente secas se presentan en áreas en las cuales la precipitación promedio anual oscila entre los 250 y los 2000 mm con un periodo de secas que varía de cinco a seis meses al año (Pennington, Lavin, & Oliveira-Filho, 2009). En el neotrópico, las selvas estacionalmente secas se distribuyen de forma discontinua, propiciando un alto recambio de especies (diversidad β) entre diferentes parches de vegetación (Gillespie, Grijalva, & Farris, 2000; Trejo & Dirzo, 2002; Powers, Becknell, Irving, & Pérez-Aviles,

2008; Pennington et al., 2009). La composición florística de estas selvas posee una integridad filogenéticamente reconocida, siendo la familia Fabaceae (Leguminosae) dominante en el número de especies que han persistido y evolucionado en estos ambientes (Lott, Bullock, & Solis-Magallanes, 1987; Gillespie et al., 2000; Pineda-García, Arredondo-Amezcuca, & Ibarra-Manríquez, 2007; Pennington et al., 2009).

Las selvas tropicales estacionalmente secas se han considerado como uno de los ecosistemas más amenazados debido a la reducción



de la cubierta forestal original que han experimentado estos ambientes (Gillespie et al., 2000; Trejo & Dirzo, 2002; Pineda-García et al., 2007; Powers et al., 2008; Pennington et al., 2009). Aunado a lo anterior, la presencia de huracanes e incendios son eventos de alteración natural que inciden de manera periódica en algunas de estas selvas, modificando principalmente los atributos estructurales de la vegetación (área basal y densidad; Villarroel, Pinto, Centurión, & Parada, 2009; Ruiz & Fandiño, 2010). En este sentido, estas selvas se han considerado como sistemas resilientes, ya que muestran una alta tasa de recuperación de la riqueza específica posterior a los eventos de alteración natural (Gillespie et al., 2000; Powers et al., 2008; Ruiz & Fandiño, 2010). Para ello, la presencia del banco de semillas y de plántulas, así como la llegada de semillas provenientes de áreas de vegetación adyacente ligada a los eventos de dispersión asistidos o no asistidos por animales contribuyen a la dinámica de recuperación y regeneración de estas selvas (Gillespie et al., 2000; Powers et al., 2008; Pennington et al., 2009).

Las selvas estacionalmente secas de Mesoamérica se distribuyen desde México hasta Centro América en altitudes menores a 1 000 msnm. A nivel comparativo, los valores de riqueza específica varían de 22 a 105 especies de plantas leñosas reportadas a nivel local (Lott et al., 1987; Trejo & Dirzo, 2002). En términos estructurales, el número de individuos varían de 13.5 a 50.6 (Lott et al., 1987; Gillespie et al., 2000), mientras que el área basal oscila entre los valores de 0.16 a 0.52 m² por cada 100 m² (Lott et al., 1987; Gillespie et al., 2000).

La mayoría de los estudios florísticos realizados con protocolos de muestreo estandarizados han considerado a estas selvas como ambientes homogéneos (Gillespie et al., 2000; Trejo & Dirzo, 2002; excepto Lott et al., 1987). No obstante, las selvas estacionalmente secas comprenden una matriz de diferentes tipos de vegetación que se han desarrollado en respuesta a las variaciones en la disponibilidad de agua y nutrientes en el suelo a nivel local (Lott et al., 1987; Pennington et al., 2009). Los tipos de

vegetación adyacentes a la selva tropical estacionalmente seca incluyen a las selvas bajas inundables o sabanas arboladas, así como vegetación secundaria de diferentes edades (Powers et al., 2008; Pennington et al., 2009).

La Península de Yucatán es una región plana con elevaciones menores a 400 msnm (Hernández-Ramírez, 2012). Los procesos geomorfológicos de la roca caliza han promovido un sistema hidrológico subterráneo (cavernas y cenotes), en el cual las corrientes de agua superficiales son prácticamente inexistentes en la región centro-norte de la Península de Yucatán. Debido a esto, la vegetación de la región depende del agua subterránea asociada a la zona de fracturas de Holbox (Hernández-Ramírez, 2012).

El objetivo principal de este estudio fue caracterizar la composición florística, diversidad, estructura y regeneración de la selva tropical estacionalmente seca del noroeste de la Península de Yucatán, México. Aunado a lo anterior, se compararon los atributos de la vegetación de la Península de Yucatán con respecto a otras selvas estacionalmente secas de Mesoamérica. El estudio se realizó desde una aproximación paisajística; es decir, considerando los tres tipos de vegetación que se encuentran en la localidad (selva mediana, vegetación secundaria y selva baja inundable). Dada la heterogeneidad ambiental de la Península de Yucatán, se espera que los atributos de la vegetación (composición florística, diversidad, estructura y regeneración) difieran entre los tipos de vegetación estudiados, coincidiendo con la notable variación florística y estructural observada en este tipo de selvas, así como con una dispersión limitada reportada a nivel local y regional en estos ambientes (Powers et al., 2008; Pennington et al., 2009). Si la selva estacionalmente seca del noroeste de la Península de Yucatán es resiliente a los eventos de alteración natural (huracanes), se espera observar cambios en las características estructurales de la vegetación (área basal y densidad), pero con valores de riqueza específica similares a los comúnmente reportados en otras selvas estacionalmente secas de

Mesoamérica (Lott et al., 1987; Gillespie et al., 2000; Trejo & Dirzo, 2002).

En un escenario en el cual la deforestación y los cambios climáticos extremos (huracanes) se presentan con mayor frecuencia e intensidad, el conocimiento de las rutas de regeneración y de los atributos florísticos/estructurales de las diferentes unidades del paisaje que conforman las selvas estacionalmente secas se vuelve prioritario. La información generada en este estudio constituye una base sobre la cual pueden partir diferentes estrategias que promuevan el manejo y la conservación de estos ambientes a nivel local y regional, así como para la planeación de las prácticas de manejo dirigidas a la restauración de áreas degradadas.

MATERIALES Y MÉTODOS

Área de estudio: El trabajo de campo se realizó de junio a diciembre 2007 en la Reserva Ecológica El Edén (21°12' N - 87°11' W) ubicada en el noroeste de la Península de Yucatán, México. El tipo de vegetación corresponde a una selva tropical estacionalmente seca. El clima predominante es cálido subhúmedo con una temperatura promedio de 24.7°C y una precipitación promedio anual de 1 511 mm (Hernández-Ramírez, 2012). En la zona de estudio se presenta una estación seca que inicia en diciembre y finaliza en mayo (Hernández-Ramírez, 2012). Dentro de los eventos de alteración recientemente observados en el sitio de estudio se incluye el paso del huracán Wilma en 2005, Categoría 4 en la escala de Saffir-Simpson con vientos sostenidos de 295 km/h (www.aoml.noaa.gov).

El paisaje del noroeste de la Península de Yucatán está constituido por un mosaico de diferentes tipos de vegetación que incluyen: 1) Selva mediana de más de 50 años con árboles emergentes de 15 m de altura, 2) Vegetación secundaria (10-20 años) con árboles de ~ 8 m de altura, y 3) Selva baja inundable constituida por especies leñosas (árboles y arbustos) y palmas sujetas a un periodo de inundación de 4-6 meses al año.

Composición, riqueza, diversidad y estructura de la vegetación: Se establecieron diez parcelas permanentes de 100 m² en cada uno de los tres tipos de vegetación, siguiendo lo establecido por Gentry (1982). En total se muestreó un área de 1 000 m² por tipo de vegetación. En cada parcela, se muestrearon todos los individuos enraizados ≥ 2.5 cm de dap. Cada individuo fue identificado a nivel de especie y se midió tanto su altura como el diámetro a una altura estándar de 1.3 m (dap). El diámetro se midió en la base del tronco en el caso de palmas y lianas (Gentry, 1982).

Análisis de la riqueza, diversidad y estructura de la vegetación: Se calculó la composición florística (número de familias, géneros y especies), la riqueza específica, el índice de diversidad de Shannon (α) y las características estructurales de la vegetación (altura, área basal y número de individuos) por parcela de estudio (Gillespie et al., 2000). Se utilizaron modelos lineales generalizados (MLG) para comparar la composición florística, la riqueza específica, el índice de diversidad (α) y las características estructurales de la vegetación en los tres tipos de vegetación estudiados. En los MLG se ajustó un error con distribución tipo Poisson (log) para la composición florística (número de familias, géneros y especies), la riqueza específica y para el número de individuos. Para el índice de diversidad (α) y las características estructurales de la vegetación (altura y área basal) se ajustó un error con distribución tipo normal (identidad). Un primer análisis incluyó a la totalidad de especies observadas y un segundo análisis incluyó a las especies arbóreas y arbustivas (excluyendo palmas y lianas) observadas en las parcelas estudiadas (Gillespie et al., 2000). Los análisis se realizaron en el programa R (R Development Core Team, 2009).

Con la finalidad de conocer el recambio de especies entre los tipos de vegetación estudiados, se calculó el índice de similitud de Sorensen (Magurran, 1998). El índice comprende valores de cero a uno. El valor uno indica que las dos comunidades son idénticas,



mientras que el valor de cero indica que las dos comunidades son completamente diferentes (Magurran, 1998).

Especies regenerativas, no-regenerativas y colonizadoras asociadas a su modo de dispersión: Se establecieron aleatoriamente tres sub-parcelas de 4 m² al interior de cada parcela (12 m² de muestreo en cada parcela). Se muestrearon las plántulas y/o plantas (<10 cm de altura) localizadas en cada sub-parcela y se identificaron a nivel de especie. El análisis se basó en la presencia/ausencia de especies en cada parcela de acuerdo a Chazdon et al. (2010). Se establecieron las siguientes categorías: 1) especies no-regenerativas (individuos presentes en el muestreo de individuos ≥ 2.5 cm dap, pero ausentes en el muestreo de plántulas y/o plantas <10 cm de altura), 2) especies regenerativas (individuos presentes en ambos muestreos; individuos ≥ 2.5 cm dap y en el muestreo de plántulas y/o plantas <10 cm de altura) y 3) especies colonizadoras (individuos presentes únicamente en el muestreo de plántulas y/o plantas <10 cm de altura) (Chazdon et al., 2010).

Con la finalidad de conocer si la presencia de especies regenerativas, no-regenerativas y colonizadoras se asoció con su modo de dispersión; se determinó el modo de dispersión de las especies registradas con base a cuatro categorías: 1) anemocoria (especies dispersadas por el viento; Gillespie, 1999; Powers et al., 2008), 2) zoocoria (especies dispersadas por animales e incluyen frutos carnosos >2 cm; Gentry, 1982; Gillespie, 1999; Powers et al., 2008), 3) autócoras (especies que poseen cápsulas o vainas explosivas; Gillespie, 1999; Powers et al., 2008), y 4) diplócoras (especies que poseen la combinación de dos modos de dispersión; Gillespie, 1999; Powers et al., 2008).

Análisis de las especies regenerativas, no-regenerativas y colonizadoras asociadas a su modo de dispersión: Se realizó un primer análisis de χ^2 con la finalidad de determinar si la frecuencia de especies regenerativas, no-regenerativas y colonizadoras

fueron dependientes del tipo de vegetación (Gillespie, 1999; Chazdon et al., 2010). Posteriormente, se realizaron análisis de χ^2 para determinar si la presencia de especies regenerativas, no-regenerativas y colonizadoras fueron dependientes de su modo de dispersión en cada tipo de vegetación (Chazdon et al., 2010). Los resultados se presentaron en porcentaje.

Comparación con otras selvas tropicales estacionalmente secas de Mesoamérica: Con la finalidad de comparar los resultados obtenidos en este estudio con respecto a otras selvas estacionalmente secas de Mesoamérica, se utilizaron los trabajos realizados en México (Lott et al., 1987; Pineda-García et al., 2007; Trejo & Dirzo, 2002) y Centro América (Gillespie et al., 2000) en los cuales se utilizó el mismo protocolo de muestreo estandarizado propuesto por Gentry (1982). En la comparación se incluyó la información de la selva mediana y de la vegetación secundaria proveniente de este estudio, ya que la selva baja inundable ha sido considerada como un bioma independiente dada la composición florística que caracteriza a este tipo de ambientes (Pennington et al., 2009).

Análisis comparativo de los atributos de la vegetación de las selvas tropicales estacionalmente secas de Mesoamérica: Se graficó la distribución del número total de familias y de especies (riqueza específica), número total de árboles/arbustos y lianas, así como de los valores promedio de área basal y número promedio de individuos observados en cada estudio puntual. Con base en el estadístico Q, se calcularon los puntos de intersección en los cuales el 25 % y el 75 % de los datos se distribuyen y se trasladaron a cada gráfico (Magurran, 1988). Los valores ubicados por debajo del cuartil 1 (25 %) y superiores al cuartil 3 (75 %) de la distribución son considerados como menos abundantes. Los valores que se ubican en la distribución del 50 % de los datos son considerados como comunes (Magurran, 1988).

Con la finalidad de conocer si las especies de plantas registradas en la selva del noroeste de la Península de Yucatán se distribuyen en

Centro América, se consultaron los trabajos previamente realizados en la región (Gillespie, 1999; Gillespie et al., 2000; Powers et al., 2008; Standley, Williams, & Gibson, 1946-1969).

RESULTADOS

Composición, riqueza, diversidad y estructura de la vegetación: Se identificaron un total de 94 especies de 41 familias en la selva tropical estacionalmente seca del noroeste de la Península de Yucatán. Del total de

especies muestreadas, 77 especies (32 familias) fueron registradas en el muestreo de individuos ≥ 2.5 cm dap, y 17 especies (14 familias) fueron registradas en el muestreo de plántulas y plantas < 10 cm de altura. Las familias Fabaceae y Euphorbiaceae tenían un mayor número de especies en los tres tipos de vegetación estudiados (Cuadro 1).

La selva mediana y la vegetación secundaria presentaron el mayor número de familias, géneros y especies observadas en comparación con la selva baja inundable (Cuadro 2A). En

CUADRO 1

Distribución taxonómica del número de especies de plantas registradas a nivel de familia en el muestreo de los individuos ≥ 2.5 cm dap por tipo de vegetación en Península de Yucatán, México

TABLE 1

Taxonomic distribution of the number of species recorded at family level for plants ≥ 2.5 cm dbh by forest type in the seasonally dry tropical forest in the Yucatán Peninsula, Mexico

Familia	Selva mediana	Vegetación secundaria	Selva baja inundable
Fabaceae	13 (10)	12 (10)	4 (4)
Euphorbiaceae	5 (5)	5 (4)	2 (2)
Sapotaceae	4 (4)	2 (2)	1 (1)
Bignoniaceae	2 (2)	-	1 (1)
Ebenaceae	2 (1)	2 (1)	1 (1)
Malvaceae	2 (2)	1 (1)	-
Moraceae	2 (2)	2 (1)	-
Polygonaceae	2 (2)	3 (2)	2 (2)
Sapindaceae	2 (2)	1 (1)	-
Verbenaceae	2 (2)	2 (2)	-
Anacardiaceae	1 (1)	1 (1)	1 (1)
Annonaceae	1 (1)	-	-
Apocynaceae	1 (1)	2 (2)	1 (1)
Arecaceae	1 (1)	3 (3)	1 (1)
Burseraceae	1 (1)	1 (1)	1 (1)
Flacourtiaceae	1 (1)	1 (1)	-
Hippocrateaceae	1 (1)	-	1 (1)
Meliaceae	1 (1)	-	-
Myrsinaceae	1 (1)	1 (1)	1 (1)
Myrtaceae	1 (1)	1 (1)	2 (2)
Nyctaginaceae	1 (1)	-	-
Piperaceae	1 (1)	-	-
Rubiaceae	1 (1)	3 (3)	-
Rutaceae	1 (1)	1 (1)	1 (1)
Araliaceae	-	1 (1)	-
Clusiaceae	-	1 (1)	-
Erythroxylaceae	-	1 (1)	1 (1)
Lauraceae	-	1 (1)	-
Malpighiaceae	-	1 (1)	2 (2)
Menispermaceae	-	1 (1)	-
Theophrastaceae	-	1 (1)	1 (1)
Convolvulceae	-	-	1 (1)

Entre paréntesis el número de géneros.

In parenthesis the number of genera.



CUADRO 2

Atributos de la vegetación para los individuos ≥ 2.5 cm dap en 0.1 ha de muestreo por tipo de vegetación, Península de Yucatán, México

TABLE 2

Vegetation attributes for plants ≥ 2.5 cm dbh from 0.1 ha samples by forest type, Yucatán Peninsula, Mexico

Atributos de la vegetación	Selva mediana	Vegetación secundaria	Selva baja inundable	Prueba estadística
A) Composición florística (promedio \pm SD)				
No. familias	10.3 \pm 1.76 ^a (24)	11.4 \pm 1.95 ^a (25)	6.0 \pm 3.23 ^b (18)	$\chi^2=20.56^{***}$
No. géneros	13.1 \pm 2.76 ^a (46)	14.3 \pm 2.90 ^a (45)	6.3 \pm 3.52 ^b (25)	$\chi^2=27.91^{***}$
No. especies	13.8 \pm 3.19 ^a (50)	14.8 \pm 3.15 ^a (52)	6.1 \pm 3.09 ^b (25)	$\chi^2=29.86^{***}$
B) Riqueza específica (promedio \pm SD)				
Total de especies	13.8 \pm 1.00 ^a	14.8 \pm 0.99 ^a	6.6 \pm 1.25 ^b	$\chi^2=33.32^{***}$
Árboles y arbustos	12.4 \pm 1.08 ^a	12.0 \pm 1.00 ^a	5.8 \pm 1.28 ^b	$\chi^2=39.08^{***}$
C) Diversidad florística (promedio \pm SD)				
Total de especies	2.31 \pm 0.06 ^a	2.39 \pm 0.07 ^a	1.49 \pm 0.18 ^b	F=16.58 ^{***}
Árboles y arbustos	2.20 \pm 0.08 ^a	2.33 \pm 0.07 ^a	1.35 \pm 0.20 ^b	F=15.53 ^{***}
D) Altura (promedio \pm SD)				
Total de especies	7.59 \pm 0.46 ^a	5.60 \pm 0.24 ^b	3.96 \pm 0.37 ^c	F=23.74 ^{***}
Árboles y arbustos	7.57 \pm 0.43 ^a	5.58 \pm 0.26 ^b	3.58 \pm 0.46 ^c	F=25.20 ^{***}
E) Área basal (promedio \pm SD)				
Total de especies	0.19 \pm 0.02 ^a	0.14 \pm 0.01 ^b	0.17 \pm 0.01 ^a	F=3.68 [*]
Árboles y arbustos	0.19 \pm 0.02 ^a	0.12 \pm 0.09 ^b	0.10 \pm 0.03 ^b	F=4.04 [*]
F) Número de individuos (promedio \pm SD)				
Total de especies	28.00 \pm 2.64 ^b	44.10 \pm 5.31 ^a	24.10 \pm 3.94 ^b	$\chi^2=138.34^{**}$
Árboles y arbustos	26.00 \pm 2.72 ^b	41.9 \pm 5.31 ^a	19.6 \pm 4.68 ^c	$\chi^2=187.77^{***}$

* $p < 0.01$, ** $p < 0.001$, *** $p < 0.0001$. Área basal por parcela ($m^2/100m^2$). Diferentes letras (superíndice) muestran diferencias significativas entre los tipos de vegetación, resultado de los modelos lineales generalizados (ver materiales y métodos). F: prueba de Fisher (distribución del error tipo Gauss), χ^2 : prueba de Chi (distribución del error tipo Poisson). En paréntesis se muestran los valores totales de la composición florística registrada en el área de estudio.

* $p < 0.01$, ** $p < 0.001$, *** $p < 0.0001$. Basal area per plot ($m^2/100m^2$). Different letters (superscript) showed significant differences among forest types, resulting from generalized linear model analyses (see materials and methods). F: Fisher's test (Gaussian distributional form from the errors), χ^2 : chi-square test (Poisson distributional form from the errors). In parenthesis is showed the total floristic composition values recorded in the study area.

promedio, la mayor riqueza específica y diversidad florística se observó en la selva mediana y en la vegetación secundaria (Cuadro 2B y Cuadro 2C). En la selva baja inundable, se observó una menor riqueza específica y diversidad florística; tanto para el número total de especies observadas, como para los árboles y arbustos registrados en el muestreo (Cuadro 2B y Cuadro 2C). El coeficiente de Sorensen mostró que la mayor similitud florística se observó entre la selva mediana y la vegetación secundaria (0.40). La vegetación secundaria y la selva baja inundable presentaron una mayor similitud florística (0.35) en comparación con la observada entre la selva mediana y la selva baja inundable (0.19).

Con respecto a las características estructurales de la vegetación, la mayor altura promedio

de los individuos se observó en la selva mediana, seguida de la vegetación secundaria y de la selva baja inundable; tanto para el número total de especies observadas, como para los árboles y arbustos registrados en el muestreo (Cuadro 2D). Las especies presentes en la selva mediana y en la selva baja inundable mostraron los valores más altos de área basal en comparación con la vegetación secundaria cuando se consideraron a la totalidad de especies muestreadas (Cuadro 2E). Sin embargo, los valores más altos de área basal se observaron en la selva mediana en comparación con la selva baja inundable y la vegetación secundaria cuando se incluyó en el análisis a las especies arbóreas y arbustivas (Cuadro 2E). Lo anterior muestra el aporte en área basal que otorga la palma *Acoelorrhaphes wrightii* en la selva baja inundable.

Con respecto al número de individuos, la vegetación secundaria presentó los valores promedio más altos en comparación con la selva mediana y la selva baja inundable cuando se consideraron al número total de especies observadas (Cuadro 2F). Cuando se consideraron a los árboles y arbustos registrados en el muestreo, la vegetación secundaria mantuvo los valores promedio más altos del número de individuos, seguido de la selva mediana y la selva baja inundable (Cuadro 2F), lo que corrobora la importancia que tiene la palma *Acoelorrhaphe wrightii* en términos de área basal y abundancia en la selva baja inundable.

Especies regenerativas, no-regenerativas y colonizadoras asociadas a su modo de dispersión: La presencia de especies regenerativas, no-regenerativas y colonizadoras no fueron dependientes del tipo de vegetación ($\chi^2=1.46$, $gl=4$, $p=0.83$). Las especies no-regenerativas dominaron en los tres tipos de vegetación (58 % selva mediana, 51 % vegetación secundaria y 53 % selva baja inundable), seguida de las especies regenerativas (28 % selva mediana, 28 % vegetación secundaria y 30 % selva baja inundable), y colonizadoras (14 % selva mediana, 21 % vegetación secundaria y 17 % selva baja inundable).

Con respecto al modo de dispersión de las especies y su papel en la regeneración de esta selva; se observó que Zoocoria fue el modo de dispersión dominante en los tres tipos de vegetación (selva mediana 62 %, vegetación secundaria 69 % y selva baja inundable 64 %), seguido de anemocoria para la selva mediana (15 %) y autocotora para la vegetación secundaria (19 %), y la selva baja inundable (18 %). Diplocoria se ubicó en el tercer orden de importancia seguido de autocotora para la selva mediana (13 % y 10 %, respectivamente). Anemocoria y diplocoria se ubicaron en el tercer orden de importancia, tanto para la vegetación secundaria (6 % y 6 %, respectivamente), como para la selva baja inundable (9 % y 9 %, respectivamente).

La presencia de especies regenerativas, no-regenerativas y colonizadoras fueron

dependientes de su modo de dispersión en cada uno de los tipos de vegetación muestreados (Fig. 1). En particular, zoocoria fue el modo de dispersión dominante para las especies regenerativas y no-regenerativas de la selva mediana; mientras que diplocoria y zoocoria fueron los modos de dispersión dominantes de las especies colonizadoras en la selva mediana (Fig. 1).

Con respecto a la vegetación secundaria, zoocoria fue el modo de dispersión dominante para las especies regenerativas y no-regenerativas; mientras que diplocoria, anemocoria y zoocoria fueron los modos de dispersión comúnmente observados para las especies colonizadoras de la vegetación secundaria (Fig. 1).

Para la selva baja inundable, zoocoria fue el modo de dispersión dominante para las especies regenerativas y no-regenerativas; mientras que autocotora fue el modo de dispersión dominante para las especies colonizadoras de la selva baja inundable (Fig. 1).

Comparación con otras selvas tropicales estacionalmente secas de Mesoamérica: El número total de familias y especies (riqueza específica), así como del número total de árboles/arbustos observados en la vegetación del noroeste de la Península de Yucatán se ubicó dentro del cuartil considerado como común para las selvas estacionalmente secas de Mesoamérica (50 %; Fig. 2). No obstante, el número de lianas observadas en este estudio se ubicó en el cuartil considerado como menos abundante (25 %; Fig. 2).

Con respecto a las características estructurales de la vegetación, los valores promedio de área basal observados en este estudio se ubicaron dentro del cuartil considerado como menos abundante (25 %), destacando la vegetación secundaria con los valores promedio de área basal por debajo a los reportados para las selvas de Mesoamérica (Fig. 3). En promedio, el número de individuos observados en la vegetación secundaria del noroeste de la Península de Yucatán se ubicó en el cuartil conocido como menos abundante (75 %), que supera los valores comúnmente observados en este tipo de selvas (Fig. 3). Para el caso de la

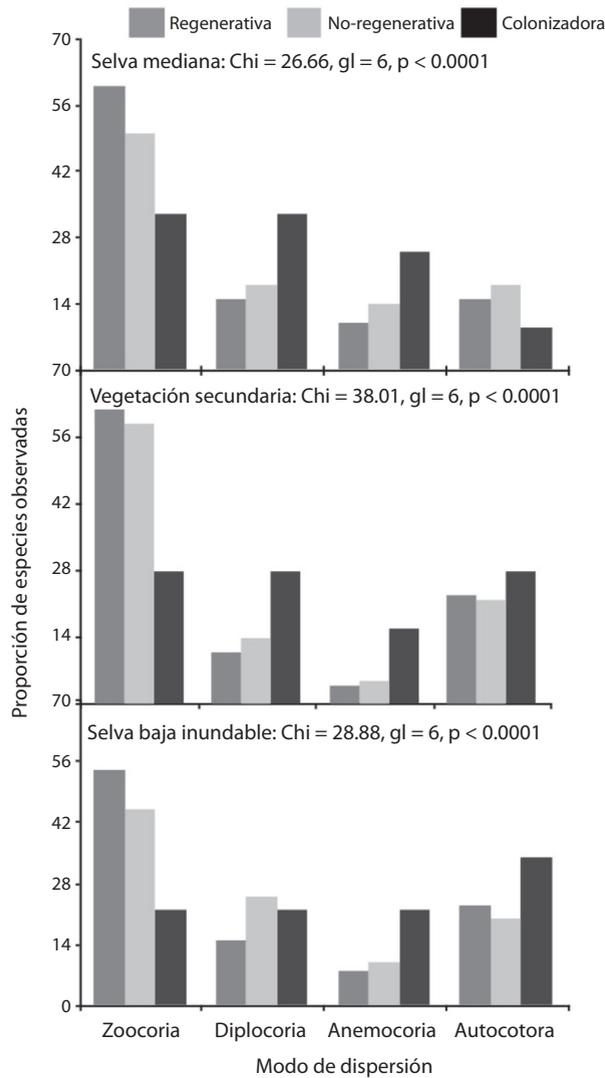


Fig. 1. Proporción de especies regenerativas, no-regenerativas y colonizadoras por modo de dispersión en la selva del noroeste de la Península de Yucatán.

Fig. 1. Proportion of regenerative, non-regenerative and colonizer species by seed dispersal mode in the seasonally dry tropical forest located in the northeastern of the Yucatán Peninsula, Mexico.

selva mediana del noroeste de la Península de Yucatán, el número promedio de individuos se ubicó dentro del cuartil considerado como común para las selvas estacionales de Mesoamérica (Fig. 3).

Del total de especies observadas en la selva del noroeste de la Península de Yucatán, el 88 % se han reportado en Centro América.

DISCUSIÓN

La selva estacionalmente seca del noroeste de la Península de Yucatán es un paisaje compuesto por diversos tipos de vegetación que se distinguen por sus atributos florísticos y estructurales, así como por sus diferentes rutas de regeneración asociados a la presencia del

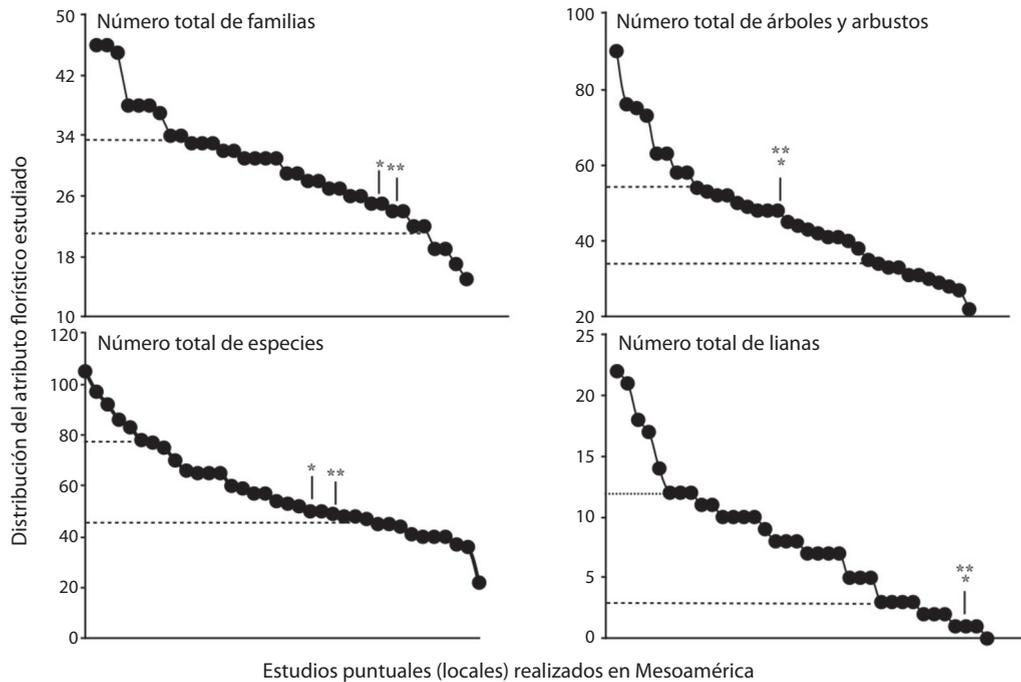


Fig. 2. Distribución de los atributos florísticos observados en los estudios puntuales (locales) realizados en las selvas estacionalmente secas de Mesoamérica. Las líneas punteadas indican los puntos de intersección en los cuales el 25 % y el 75 % de los datos se distribuyen. ** Selva mediana y * Vegetación secundaria.

Fig. 2. Distribution of the floristic attributes observed at local level in the Mesoamerican seasonally dry tropical forests. Dashed lines showed 25 % and 75 % of data distribution. ** Mature forest and * Secondary forest.

banco de semillas y plántulas en el suelo que hacen de estos ambientes un sistema dinámico y complejo.

Fabaceae fue la familia con más especies y la más representativa de la selva del noroeste de la Península de Yucatán, lo cual coincide con el patrón de dominancia observada de la familia Fabaceae en las selvas estacionalmente secas del neotrópico (Lott et al., 1987; Gillespie et al., 2000; Pineda-García et al., 2007; Pennington et al., 2009). La familia Euphorbiaceae se ubicó dentro de las cinco familias más representativas de los árboles y arbustos registrados para Centro América (Gillespie et al., 2000), y en segundo lugar de importancia en las selvas estacionalmente secas de Jalisco, México (Lott et al., 1987), así como en el noroeste de la Península de Yucatán. Los resultados obtenidos en este estudio corroboran que Euphorbiaceae es otra de las familias más

comunes de las selvas estacionalmente secas del centro y del sur de México.

En términos generales, la variación en la composición florística entre diferentes parches de vegetación ha sido notable para este tipo de selvas a nivel paisajístico (Lott et al., 1987; Powers et al., 2008) y a nivel regional (Trejo & Dirzo, 2002; Gillespie et al., 2000). En la selva del noroeste de la Península de Yucatán se observó un alto recambio de especies (β) entre los diferentes tipos de vegetación. Los resultados obtenidos en este estudio se encuentran dentro del rango observado de especies compartidas entre 20 sitios de muestreo en México (0-46 % de especies comunes entre sitios de muestreo, Trejo & Dirzo, 2002).

La selva mediana y la vegetación secundaria no difirieron en los valores promedio de riqueza específica y diversidad florística, sugiriendo una distribución espacial no agregada

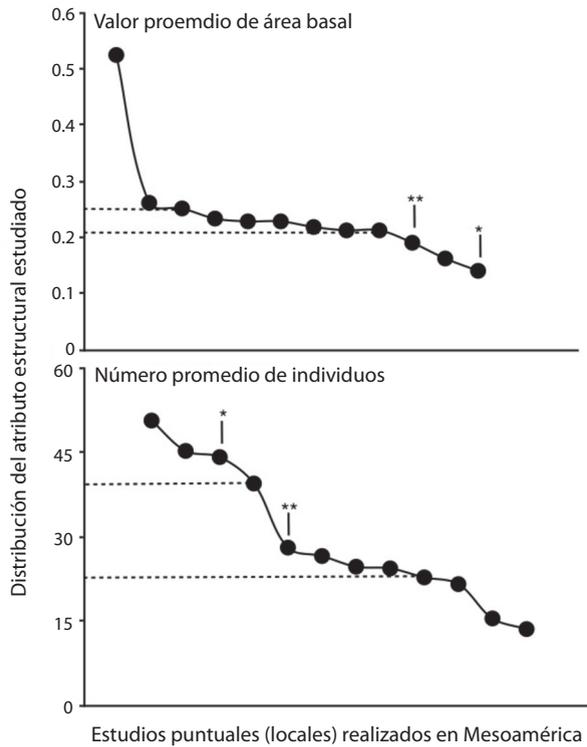


Fig. 3. Distribución de los atributos estructurales de la vegetación observados en los estudios puntuales (locales) realizados en las selvas estacionalmente secas de Mesoamérica. Las líneas punteadas indican los puntos de intersección en los cuales el 25 % y el 75 % de los datos se distribuyen. ** Selva mediana y * Vegetación secundaria.

Fig. 3. Distribution of the structural attributes observed at local level in the Mesoamerican seasonally dry tropical forests. Dashed lines showed 25 % and 75 % of data distribution. ** Mature forest and * Secondary forest.

del número de especies observadas en ambos sitios. Los valores de riqueza específica observados en este estudio se encuentran dentro del rango de valores reportados para Centro América (10.6 a 16.5 para el total de especies; 7.1 a 12.0 para árboles y arbustos, Gillespie et al., 2000). Los valores de diversidad específica estimados para la selva mediana de más de 50 años y para la vegetación secundaria de 10-20 años se encuentran dentro del rango reportado para las selvas estacionalmente secas de Centro América, las cuales indican una recuperación de la diversidad de ~ 1.25 a 2.5 entre diferentes parches de vegetación después de 50 años en Santa Rosa, Costa Rica (Powers et al., 2008).

Con respecto a la estructura de la vegetación, la vegetación secundaria presentó el mayor número de individuos, pero con valores

de altura y área basal menores con respecto a los observados en la selva mediana. Powers et al. (2008) observaron que el número de individuos (<30 cm dap) decrece conforme se incrementa la edad de los parches de vegetación secundaria, alcanzando una estructura similar en los parches de vegetación madura después de 40-60 años en Costa Rica. En el mismo estudio, Powers et al. (2008) reportaron que en los parches de vegetación secundaria de mayor edad predominaron los individuos más grandes (>30 cm dap). Los resultados obtenidos en este estudio sugieren que la recuperación de la estructura de la vegetación secundaria (10-20 años) no ha alcanzado el esperado con respecto a la observada en la selva mediana (más 40 años) del noroeste de la Península de Yucatán, lo cual es esperado dada la incidencia

de alteraciones naturales observadas en la zona de estudio.

Para el caso de los ambientes conocidos como la selva baja inundable o la sabana arbolada, Villarroel et al. (2009) reportaron 17 familias de plantas (incluyendo Poaceae y Cyperaceae) para estos tipos de vegetación en Bolivia. La familia Fabaceae fue dominante en el número de especies (18 spp.), seguida por Euphorbiaceae (10 spp.) en la selva baja inundable o sabana de Bolivia (Villarroel et al., 2009). La selva baja inundable del noroeste de la Península de Yucatán superó al número de especies registradas en Bolivia, pero compartió con esta la dominancia florística de las familias Fabaceae y Euphorbiaceae. Aunado a lo anterior, los valores promedio de riqueza específica y de las características estructurales de la vegetación observados en el área de estudio superaron el rango de valores reportados para las sabanas arboladas en Venezuela (Índice de diversidad: 1.13-1.24, Riqueza específica: 2.1 a 4.0, Número de individuos: 5.9 a 13.0, Área basal: 0.07 a 0.13; Dezzeo, Flores, Zambrano-Martínez, Rodgers, & Ochoa, 2008). Lo anterior muestra que la selva baja inundable del noroeste de la Península de Yucatán es más diversa y estructuralmente más compleja que las sabanas arboladas de Venezuela y Bolivia (Dezzeo et al., 2008; Villarroel et al., 2009).

Con respecto a los procesos regenerativos de las selvas tropicales, Chazdon et al. (2010) observaron el papel dominante que tuvieron las especies pioneras regenerativas (67 %), seguidas de las especies colonizadoras (26.6 %) y no-regenerativas (5.3 %) en las selvas húmedas de Costa Rica. Las especies de rápido crecimiento polinizadas por viento (anemócoras) prevalecieron en la categoría de pioneras regenerativas, contribuyendo a explicar su papel dominante en el proceso de regeneración de las selvas húmedas de Costa Rica (Chazdon et al., 2010). En las selvas secas de Costa Rica, Powers et al. (2008) observaron que el número de plántulas y plantas <1 m dap decreció conforme se incrementó la edad de los parches de vegetación secundaria. En los parches de vegetación secundaria (0-20 años), las especies

anemócoras fueron dominantes, mostrando que la dispersión por viento es la ruta más importante para la llegada de semillas a esos parches de vegetación (Powers et al., 2008). No obstante, la presencia de especies dispersadas por animales (zoocoria) se incrementó en los parches de vegetación secundaria >20 años, llegando a ser dominantes en los parches de vegetación de 30 años (Powers et al., 2008). En la selva del noroeste de la Península de Yucatán, se observó un bajo reclutamiento de las especies arbóreas a partir de plántulas y plantas en los tres tipos de vegetación estudiados. Zoocoria fue el modo de dispersión dominante, contribuyendo a explicar el bajo reclutamiento de las especies arbóreas observadas en el noroeste de la Península de Yucatán. En este sentido, Chazdon et al. (2010) y Powers et al. (2008) reconocieron que la dinámica de regeneración de las especies dispersadas por animales está limitada, ya que la ruta de llegada de las semillas a esos parches de vegetación está determinada por los eventos de dispersión dirigidos por animales.

En la selva del noroeste de la Península de Yucatán destaca el papel fundamental que tiene la dispersión asistida por animales (zoocoria y/o diplocoria) para la regeneración de especies en los tres tipos de vegetación. La dispersión asistida por animales cumple un papel fundamental para la colonización de las especies en la selva mediana, pero su importancia decrece en los otros tipos de vegetación. Específicamente, la combinación entre los procesos de dispersión asistidos por animales y los procesos de dispersión no asistidos (diplocoria y autocotora, respectivamente) permiten la llegada de semillas (colonización) a la vegetación secundaria. La llegada de semillas (colonización) a la selva baja inundable no depende de los procesos asistidos por los animales, los cuales se relacionan con la presencia de especies herbáceas colonizadoras pertenecientes a la familia Poaceae (*Paspalum clavuliferum*) y Nymphaeaceae (*Nymphaea ampla*), las cuales son formas de vida típicas de estos ambientes (Dezzeo et al., 2008; Villarroel et al., 2009). Gillespie (1999) observó que las especies zoocoras fueron dominantes en las selvas secas

de Costa Rica y Nicaragua. En este sentido, la selva del noroeste de la Península de Yucatán coincide con el patrón dominante de especies arbóreas y arbustivas zocoras presentes en Centro América.

La vegetación muestreada en el noroeste de la Península de Yucatán se localiza en un área decretada como protegida; siendo las alteraciones antrópicas prácticamente inexistentes en la zona de estudio desde 1992. No obstante, los procesos regenerativos de esta selva han sido interrumpidos por la presencia de alteraciones naturales en la zona de estudio (huracán Wilma en el 2005). El efecto potencial de estos eventos de alteración sobre la dinámica de floración y fructificación de las especies que fueron registradas como no-regenerativas, así como los cambios en la composición de los agentes dispersores de semillas que potencialmente estuvieron ausentes y limitaron la llegada de propágulos a la zona de estudio requieren ser investigados. Los resultados obtenidos en este estudio sugieren como vías futuras de investigación, el papel que juegan los cambios climáticos extremos en la dinámica de regeneración a mediano y largo plazo de las selvas estacionalmente secas del neotrópico.

A nivel regional, la vegetación del noroeste de la Península de Yucatán compartió diferentes atributos florísticos y estructurales a los reportados en otras selvas estacionalmente secas de Mesoamérica (Lott et al., 1987; Gillespie et al., 2000; Trejo & Dirzo, 2002; Pineda-García et al., 2007). No obstante, el número de especies de lianas y el área basal promedio observado en este estudio se ubicó por debajo de los valores considerados como comunes para estas selvas. Contrario a lo anterior, el número promedio de individuos observados en la vegetación secundaria superó los valores considerados como comunes para las selvas estacionalmente secas de Mesoamérica. En particular, la vegetación del noroeste de la Península de Yucatán experimentó cambios en su estructura debido al paso del huracán Wilma en el 2005, propiciando la caída de árboles y la pérdida de biomasa aérea (hojas y ramas; obs. pers). Diversos estudios han reportado que el

daño ocasionado por los vientos sostenidos de alta intensidad asociados a los huracanes modifica la estructura de la vegetación (Foster, 1998; Xi, Peet, & Urban, 2008; Ruiz & Fandiño, 2010). Específicamente, la caída y mortalidad de los individuos de mayor tamaño propician una disminución en el área basal a nivel de la comunidad (Foster 1998; Xi et al., 2008; Ruiz & Fandiño, 2010). Aunado a esto, la pérdida de hojas y ramas generan un paisaje heterogéneo en el cual la apertura del dosel promueve el reclutamiento de los individuos jóvenes, lo cual se manifiesta en el incremento del número de individuos (<5 cm dap) en el paisaje (Foster, 1998). Paralelo a los cambios observados en la estructura de la vegetación, Xi et al. (2008) y Ruiz y Fandiño (2010) observaron que los huracanes no modificaron significativamente la composición florística de las comunidades de plantas estudiadas a corto plazo (ca. 5 años). Los resultados obtenidos en este estudio sugieren que el paso del huracán Wilma modificó la estructura de la vegetación en la zona de estudio, contribuyendo a explicar las discrepancias observadas en este estudio con respecto a los valores comúnmente observados en las selvas estacionalmente secas de Mesoamérica (área basal y número de individuos; Lott et al., 1987; Gillespie et al., 2000). No obstante, los valores asociados a los atributos florísticos de la vegetación en la zona de estudio coincidieron con los valores reportados como comunes para Mesoamérica (número de familias, número de especies y número de árboles/arbustos; Lott et al., 1987; Gillespie et al., 2000; Trejo & Dirzo, 2002; Pineda-García et al., 2007). Lo anterior, sugiere que la selva del noroeste de la Península de Yucatán ha sido resiliente a los eventos de alteración natural (huracanes), lo que le ha permitido mantener los valores de riqueza específica dentro del rango considerado como común para las selvas estacionalmente secas de Mesoamérica (Powers et al., 2008; Gillespie et al., 2000; Ruiz & Fandiño, 2010).

El análisis florístico por forma de vida mostró que el número de lianas en la zona de estudio fue menor al reportado en las selvas estacionalmente secas de Mesoamérica. Debido

a que las lianas requieren de un sustrato arbóreo/arbustivo sobre el cual establecerse (Gillespie et al., 2000), los cambios en la estructura de la vegetación observados en la zona de estudio podrían explicar el bajo número de lianas encontradas. Estudios a mediano y largo plazo permitirán reconocer si las lianas son una forma de vida poco común en la selva del noroeste de la Península de Yucatán, o bien un indicador de la recuperación de la vegetación posterior a los eventos de alteración natural.

Los resultados obtenidos en este estudio revelan las diferencias en la composición florística, diversidad, estructura y rutas de regeneración asociadas a las comunidades de plantas que co-habitan en un paisaje reconocido como selva estacionalmente seca. La importancia de la dispersión asistida por animales (zoocoria) parece ser un factor clave que permita o limite la recuperación y regeneración de estas selvas en México y Centro América; de ahí la importancia de mantener la conectividad entre diferentes parches de vegetación original a nivel local y regional (Gillespie et al., 2000; Powers et al., 2008). Aunado a lo anterior, un alto porcentaje de especies observadas en la selva del noroeste de la Península de Yucatán se distribuyen en Centro América (88 %). Para asegurar la continuidad a largo plazo de las selvas estacionalmente secas de Mesoamérica, es necesario promover el establecimiento de una red de áreas naturales protegidas (ANPs) que permitan mantener la diversidad local (α) y los cambios en la composición taxonómica (β) a nivel regional, así como para proteger al gremio de agentes dispersores de semillas que promuevan la recuperación y regeneración de estas selvas a mediano y largo plazo.

AGRADECIMIENTOS

A Arturo Gómez Pompa y Marco Lazcano por los permisos otorgados para llevar a cabo este estudio. A Juan Castillo, Esther Martínez y Eduardo López por el apoyo logístico otorgado durante nuestro trabajo de campo. A Claudia Gallardo (herbario del XAL-INECOL) por su apoyo para la identificación de las plantas y

plántulas registradas en este estudio. Agradecemos los valiosos comentarios de Daisy Arroyo y cuatro revisores anónimos que nos ayudaron a mejorar substancialmente la presentación de nuestro trabajo.

RESUMEN

Las selvas tropicales estacionalmente secas son consideradas como uno de los ecosistemas más amenazados en las tierras bajas de la región tropical. El objetivo de este estudio fue caracterizar la composición florística, riqueza, diversidad, estructura y regeneración de una selva tropical estacionalmente seca constituida por selva mediana, vegetación secundaria y selva baja inundable localizada en el noroeste de la Península de Yucatán, México. Se utilizó el protocolo de muestreo estandarizado propuesto por Gentry (0.1 ha por tipo de vegetación en 2007) con la finalidad de comparar los resultados obtenidos en este estudio con respecto a otras selvas estacionalmente secas en Mesoamérica. Se registraron un total de 77 especies pertenecientes a 32 familias de plantas. Fabaceae y Euphorbiaceae fueron las familias con el mayor número de especies observadas en los tres tipos de vegetación estudiados. Se observó un alto recambio de especies a nivel del paisaje (Índice de Similitud de Sorensen; 0.19-0.40). Las especies no-regenerativas fueron dominantes (50-51 %), seguida de las especies regenerativas (30-28 %) y colonizadoras (14-21 %) en los tres tipos de vegetación estudiados. Zoocoria fue el modo de dispersión comúnmente observado en el área de estudio. El 88 % de las especies observadas en el área de estudio se distribuyen en Centro América. La selva del noroeste de la Península de Yucatán compartió diversos atributos florísticos a los observados en otras selvas estacionalmente secas de Mesoamérica. Las características estructurales de la vegetación (número de individuos y área basal), así como el número de especies de lianas registradas en este estudio se asociaron a los eventos de alteración natural ocurridos recientemente en el área de estudio. Los resultados obtenidos en este estudio sugieren que la selva del noroeste de la Península de Yucatán ha sido resiliente a los eventos de alteración natural (huracanes), lo que le ha permitido mantener los valores de riqueza específica dentro del rango considerado como común para las selvas estacionalmente secas de Mesoamérica. Sin embargo, la recuperación y regeneración de la vegetación a largo plazo depende de los animales dispersores de semillas. Este estudio enfatiza en la importancia de establecer una red de áreas naturales protegidas con la finalidad de conservar tanto a la diversidad α como a la diversidad β en las selvas estacionalmente secas de Mesoamérica.

Palabras clave: bosque tropical seco, Mesoamérica, modo de dispersión, selva madura, vegetación secundaria, selva baja inundable.



REFERENCIAS

- Chazdon, R. L., Finegan, B., Capers, R. S., Salgado-Negret, B., Casanoves, F., Boukili V., & Norden, N. (2010). Composition and Dynamics of Functional Group of Trees During Tropical Forest Succession in Northeastern Costa Rica. *Biotropica*, 42(1), 31-40.
- Dezzeo, N., Flores, S., Zambrano-Martínez, S., Rodgers L., & Ochoa, E. (2008). Estructura y composición florística de Bosques secos y sabanas en los llanos orientales del Orinoco, Venezuela. *Interciencia*, 33(10), 733-740.
- Foster, D. R. (1988). Disturbance history, Community Organization and Vegetation Dynamics of the Old-Growth Pisgah Forest, South-Western New Hampshire, USA. *Journal of Ecology*, 76(1), 105-134.
- Gentry, A. H. (1982). Patterns of neotropical plant species diversity. *Evolutionary Biology*, 15, 1-84.
- Gillespie, T. W. (1999). Life history characteristics and rarity of woody plants in tropical dry forest fragments of Central America. *Journal of Tropical Ecology*, 15, 637-649.
- Gillespie, T. W., Grijalva, A., & Farris, C. N. (2000). Diversity, composition, and structure of tropical dry forests in Central America. *Plant Ecology*, 147, 37-47.
- Hernández-Ramírez, A. M. (2012). Distyly, Floral Visitors, and Fructification in 2 Natural Populations of *Psychotria nervosa* (Rubiaceae). *Ecoscience*, 19(2), 133-139.
- Lott, E. J., Bullock, S. H., & Solis-Magallanes, J. A. (1987). Floristic Diversity and Structure of Upland and Arroyo Forests of Coastal Jalisco. *Biotropica*, 19(3), 228-235.
- Magurran, A. E. (1998). *Ecological Diversity and its Measurement*. Princeton, N.J.: Princeton University Press.
- Pennington, R. T., Lavin, M., & Oliveira-Filho, A. (2009). Woody Plant Diversity, Evolution, and Ecology in the Tropics: Perspectives from Seasonally Dry Tropical Forests. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 40, 437-457.
- Pineda-García, F., Arredondo-Amezcuca, L., & Ibarra-Manríquez, G. (2007). Riqueza y diversidad de especies leñosas del bosque tropical caducifolio El Tarimo, Cuenca del Balsas, Guerrero. *Revista Mexicana de Biodiversidad*, 78, 129-139.
- Powers, J. S., Becknell, J. M., Irving, J., & Pérez-Aviles, D. (2008). Diversity and structure of regenerating dry tropical forest in Costa Rica: Geographic patterns and environmental drivers. *Forest Ecology and Management*, 258, 959-970. doi:10.1016/j.foreco.2008.10.036
- R Development Core Team (2009). *R: A Language and Environment for Statistical Computing*. R. Foundation for Statistical Computing, Vienna.
- Ruiz, J., & Fandiño, M. C. (2010). The impact of hurricane Beta on the forest of Providencia island, Colombia, southwest Caribbean. *Caldasia*, 32(2), 425-434.
- Standley, P. C., Williams, L. O., & Gibson, D. N. (eds.) (1946-1969). *Floral de Guatemala*. USA: Chicago Natural History Museum Press.
- Trejo, I., & Dirzo, R. (2002). Floristic diversity of Mexican seasonally dry tropical forests. *Biodiversity and Conservation*, 11, 2063-2048.
- Villarroel, D., Pinto, J. N., Centurión, T. R., & Parada, A. (2009). Relación de la cobertura leñosa con la riqueza herbácea en tres fisionomías del Cerrado *censu lato* (Cerro Mutún, Santa Cruz, Bolivia). *Ecología en Bolivia*, 44(2), 83-98.
- Xi, W., Peet, R. K., & Urban, D. L. (2008). Changes in forest structure, species Diversity and spatial pattern following hurricane disturbance in a Piedmont North Carolina forest, USA. *Journal of Plant Ecology*, 1(1), 43-57.