

## REGENERACIÓN NATURAL DE LA SELVA ALTA PERENNIFOLIA EN EL PARQUE ESTATAL AGUA BLANCA, MACUSPANA, TABASCO, MÉXICO

**Blanca Rebeca Sánchez-Pérez, Ofelia Castillo-Acosta y  
Luisa del Carmen Cámara-Cabrales**

*Laboratorio de Ecología de Poblaciones y Comunidades Vegetales. División Académica de Ciencias Biológicas, Universidad Juárez Autónoma de Tabasco Km. 0.5 carretera Villahermosa-Cárdenas. Entronque Bosques de Saloya. CP 86 100. Teléfono (01 99) 33 54 43 08. Correo electrónico: mayrane125@hotmail.com, castillo\_ofelia@hotmail.com, lcámara27@hotmail.com*

---

### RESUMEN

La selva húmeda tropical es uno de los ecosistemas mejor desarrollados y complejos, sin embargo está sufriendo un deterioro muy rápido; como una alternativa para recuperarla se requiere conocer el proceso de regeneración. El objetivo de esta investigación fue evaluar el proceso de regeneración natural, de un relicto de selva alta perennifolia del Parque Estatal Agua Blanca, Macuspana, Tabasco, así como conocer la composición florística, diversidad de especies, similitud florística y analizar los factores físicos (profundidad de hojarasca, cobertura de hojarasca, cobertura de copa, humedad y pH del suelo) que pudieran afectar la regeneración. Se establecieron dos unidades de muestreo de 50 x 50 m, cada una se dividió en 25 subunidades de 10 x 10 m, en las cuales se establecieron al azar cuatro cuadros de 1 x 1 m por cada subunidad. Para llevar a cabo el estudio de regeneración, se censaron todos los individuos  $\leq 1.30$  m y  $\geq 1.30$  m determinando la forma de vida. La medición de factores físicos se realizó en cada cuadro de 1 x 1 m. Se reporta un total de 152 individuos de plántulas

arbóreas representados en 46 especies y pertenecientes a 20 familias. *Rinorea guatemalensis* fue la especie con mayor número de plántulas. El índice de diversidad en la UM 1 fue  $H' = 3.7$  y  $H' = 3.0$  para la UM 2, la semejanza florística es de un 27%. No hubo correlación entre el número de individuos y el número de especies con cada uno de los factores analizados. Se concluye que el relicto de selva alta perennifolia se encuentra en proceso de regeneración, ya que las especies de plántulas arbóreas reportadas son características de una selva primaria.

**Palabras clave:** Agua Blanca, regeneración, plántulas, factores físicos.

### ABSTRACT

The tropical rainforest is one of the best developed and most complex ecosystems, yet is undergoing very rapid deterioration. The alternative course of recovering it requires knowledge of the process of regeneration. The objective of this research was to evaluate the process of natural regeneration in a high evergreen forest relict in Agua Blanca State Park, Macuspana,

Tabasco, as well as to learn the floristic composition, measure species diversity and floristic similarity, and analyze physical factors (litter depth, litter cover, crown cover, soil moisture, and pH). Two sampling units of 50 X 50 m were established, each divided into 25 subunits of 10 X 10 m, in which four plots of 1 X 1 m were subsequently set up at random. To conduct the regeneration study, all individuals  $\leq 1.30$  m and  $\geq 1.30$  m were censused and their life-form determined. Measurements of physical factors were carried out in each 1 X 1 m plot. A total of 152 seedlings representing 46 species and 20 families are reported. *Rinorea guatemalensis* was the species with the highest number of seedlings. The index of diversity was  $H' = 3.7$  in sampling unit 1 and  $H' = 3.0$  for unit 2. Floristic similarity was 27%. There was no correlation between the number of individuals and number of species for each of the factors analyzed. We conclude that the high evergreen forest relict is in the process of regeneration as the species of tree seedlings reported are characteristic of a primary forest.

**Key words:** Agua Blanca, physical factors, regeneration, seedlings.

## INTRODUCCIÓN

La selva húmeda tropical es una de las más exuberantes, mejor desarrolladas y complejas de las comunidades vegetales. En ella se concentra 50 a 80% de todas las especies que existen en la Tierra (Rzedowski, 1981; Estrada y Caotes-Estrada, 1997; Gómez-Venegas, 2004; Pennington y Sarukhán, 2005). Sin embargo, perdieron gran parte de su cobertura vegetal debido al extenso y acelerado proceso de deforestación durante el siglo XIX (Miranda y Hernández, X.,

1963; Rzedowski, 1981). Las principales causas de deforestación se deben a las prácticas agrícolas y pecuarias (Peña *et al.*, 2005). También son afectadas por las perturbaciones de origen natural como son: incendios naturales, caída de árboles por vientos, muerte de árboles, inundaciones (Gómez-Pompa y Vázquez-Yanes, 1985).

La selva tiende a recuperarse después de haber sido perturbada, proceso conocido como sucesión (Gómez-Pompa y Ludlow, 1976). Este mecanismo de recuperación es diferente y variable dependiendo del ecosistema que se esté regenerando (Gómez-Pompa y Vázquez-Yanes, 1985). Durante la recuperación de selvas se observan distintas fases de regeneración; con el tiempo estas comunidades pueden llegar a ser estructural y florísticamente semejantes a los bosques originales; en ocasiones llegan a conformar una vegetación totalmente diferente y a este tipo de vegetación se le conoce como acahual (Romero *et al.*, 2000; Rodríguez-Arroyo, 2007).

Se entiende como regeneración al proceso natural de reemplazo de un conjunto de árboles, que han llegado a la etapa madura, por otros en una unidad de espacio y tiempo definidos (Gómez-Pompa y Ludlow, 1976; Martínez-Ramos, 1995). La caída de ramas o de árboles maduros forma un espacio vacío que son los “claros”; esta apertura permite el incremento de entrada de luz al suelo y a las partes inferiores del bosque, propiciando que algunas especies establecidas aceleren su crecimiento (Martínez-Ramos, 1985; Gómez-Pompa y Ludlow, 1976; Lawton y Putz, 1988; Brown, 1993; Martínez-Ramos, 1995; Yamamoto, 2000). En el proceso de regeneración natural participan varios componentes de la comunidad como son:

lluvia de semillas, banco de semillas y dispersión de semillas (Martínez-Ramos y Soto-Castro, 1993; Galindo-González, 1998; Paz y Martínez-Ramos, 2003; Mostacedo y Frederickson, 2001, Martínez-Ramos y García-Orth 2007; Arteaga, 2006). Los factores del medio físico tales como humedad del suelo, intensidad lumínica, fertilidad, acidez del suelo o espesor de la capa de hojarasca también ejercen un papel fundamental en la regeneración natural (Pérez-Ramos, 2007; Mostacedo y Pinard, 2001; Queenborough *et al.*, 2007; Clark y Clark, 1987, 1993). Los bancos de semillas han sido considerados como una importante vía de regeneración (Dalling *et al.*, 1998; Masaki y Nakashizuka, 2002), así mismo la luz (Del Amo, 1985; Brokaw 1987; Clark y Clark, 1991; Montgomery y Chazdon, 2001; Webb *et al.*, 2006; Sánchez, *et al.*, 2007), es un factor que afecta la supervivencia y crecimiento de plántulas dentro de un bosque tropical (Clark y Clark, 1993; Günter, 2001; Romo, 2005).

En México se ha estudiado poco sobre la regeneración de selvas tropicales las investigaciones en este ambiente se han realizado principalmente en los Tuxtlas, Veracruz (Gómez-Pompa y Ludlow 1976; Gómez-Pompa y Vázquez-Yanes 1985; Martínez-Ramos 1985, 1995; Martínez-Ramos y Soto-Castro, 1993). En Quintana Roo, Macario *et al.* (1995) analizaron la regeneración natural de ocho especies arbóreas en una selva mediana subperennifolia perturbada por extracción forestal. En el estado de Tabasco aún se desconoce la regeneración de selvas. En los últimos años Tabasco ha perdido alrededor del 95% de su cobertura vegetal, por lo que es fundamental implementar medidas de conservación y restauración para la

recuperación de este ecosistema. En este sentido, el objetivo de esta investigación fue evaluar la regeneración natural de una selva alta perennifolia en el Parque Estatal Agua Blanca (Tabasco), conocer la composición florística del bosque en regeneración, la diversidad de especies y similitud florística en dos zonas del bosque en regeneración y analizar los factores físicos (profundidad de hojarasca, cobertura de hojarasca, cobertura de copa, humedad y pH del suelo).

## MATERIAL Y MÉTODOS

### Área de estudio

El Parque Estatal de Agua Blanca fue decretado en el *Periódico Oficial* el 19 de diciembre de 1987. Se ubica en la porción Oeste y Noreste de la región Sierra de Tabasco, en el municipio de Macuspana (Fig. 1). Cuenta con una superficie de 2,025 has; se localiza entre las coordenadas geográficas 17°35' y 17°38' N, y entre 92°25' y 92°29' O (Castillo y Zavala, 1996). Pertenece a la provincia fisiográfica Sierras del Norte de Chiapas, domina la roca caliza del Terciario inferior, periodo Oligoceno (INEGI, 2001). El clima es cálido húmedo con lluvias todo el año (Af (f) (i') gw"), con una temperatura media anual de 25,5°C, la precipitación anual es de 2 100 a 3 200 mm (García, 1988). Forma parte de la región hidrológica cuenca Grijalva-Usumacinta en la cuenca del Río Grijalva-Villahermosa y subcuenca Río Macuspana. Presenta ríos subterráneos que se forman del escurrimiento que descienden de la serranía, dando origen a las cascadas y albercas naturales del Parque de Agua Blanca. El suelo dominante es Redzina (Castillo y Zavala, 1996) con una profundidad promedio de 20 cm; se distingue por presentar un

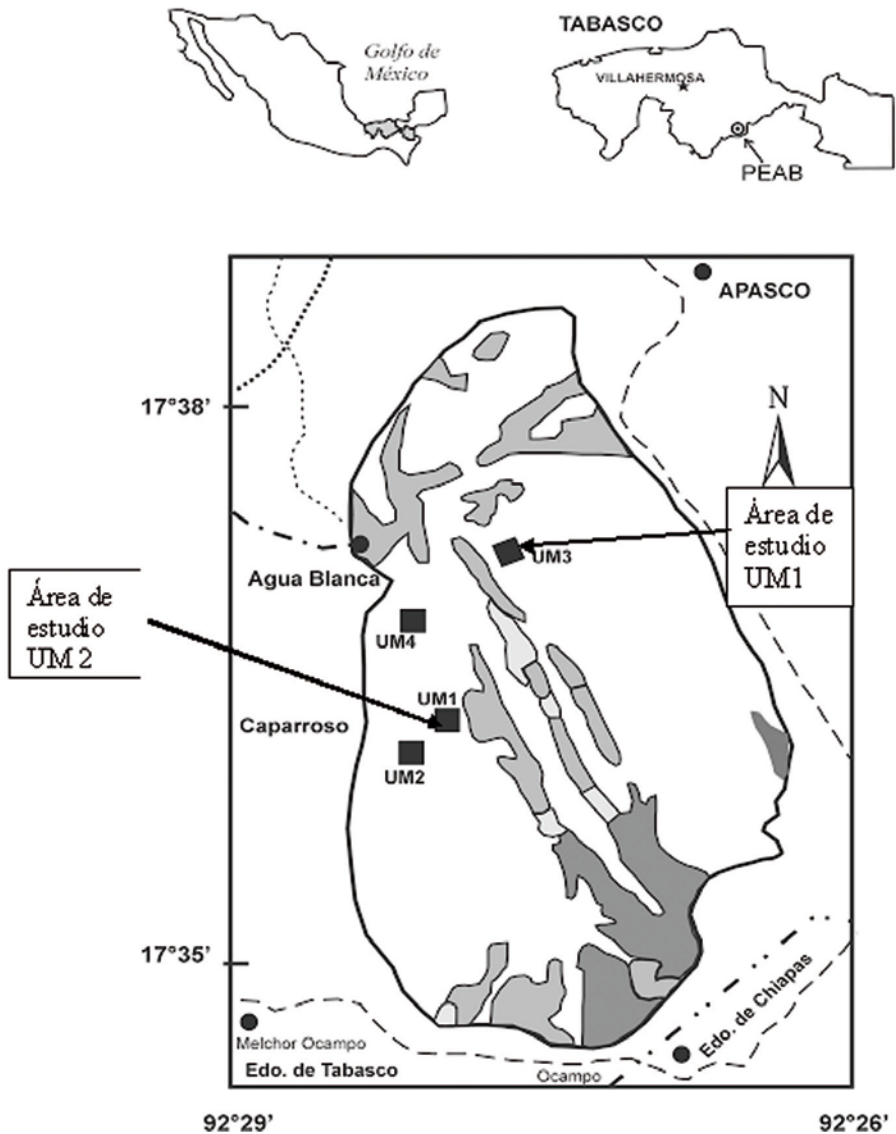


Fig. 1. Área de estudio. Se señalan las unidades de muestreo de Zarco *et al.*, (2007) UM 1, UM 2, UM 3 y UM 4. Para esta investigación se seleccionaron dos unidades (UM 1 y UM3).

horizonte A mólico, con alto contenido de materia orgánica, textura media, moderada fertilidad, con riesgos de erosión; las limitantes de manejo y uso se debe a su poca profundidad, pendientes abruptas y alta pedregosidad. Predomina la selva alta perennifolia en la cual es común ver árboles como: Canshan (*Terminalia amazonia*), Ramón (*Brosimum alicastrum*), Palo mulato (*Bursera simaruba*), Guapaque (*Dialium guianense*), Caoba (*Swietenia macrophylla*), Zapote mamey (*Pouteria zapota*), Ceiba (*Ceiba pentandra*), Botoncillo (*Rinorea guatemalensis*), entre otros (INEGI, 2001).

## Método

### Procedimiento de muestreo

Para llevar a cabo el estudio de regeneración de selvas, se seleccionaron dos unidades de muestreo (UM) que habían formado parte del área de estudio de Zarco (2007). Las dos unidades de muestreo seleccionadas fueron: UM 1 y UM 3 (Fig. 1), cada una de 50 x 50 m equivalente a media hectárea. Posteriormente, cada UM fue dividida en 25 subunidades de 10 x 10 m. Así mismo, se establecieron al azar cuatro cuadros de 1 x 1 m (Mostacedo y Fredericksen, 2000) en cada subunidad de 10 x 10 m para censar las plántulas. Por las condiciones fisiográficas del área de estudio fue imposible terminar de establecer los cuadros de 1 x 1 m, por lo que no se registraron datos de los factores físicos y número de individuos.

### Composición florística de las áreas de estudio en regeneración

Se censaron todos los individuos  $\leq 1,30$  m y  $\geq 1,30$  m presentes en cada cuadro de 1 x 1 m, considerando la forma de vida. La

altura de los individuos se midió con un flexómetro. Para no dañar a las plántulas se colectó un ejemplar por cada especie y para aquellos que era imposible su colecta se realizó un registro fotográfico con una cámara digital. Los ejemplares colectados se colocaron en una bolsa de papel y posteriormente se depositaron en una bolsa de plástico para evitar su deshidratación. El material se llevó a las instalaciones de la División Académica de Ciencias Biológicas (DACBio) UJAT para su procesado y secado (López y Rosas, 2002). La identificación taxonómica se realizó por medio de comparaciones de ejemplares de los herbarios virtuales de Missouri Botanical Garden ([http://mobot.org/cgi-bin/search\\_vast?name=Alocasia%20cucullata](http://mobot.org/cgi-bin/search_vast?name=Alocasia%20cucullata)), Flora de Panamá ([http://ctfs.arnarb.harvard.edu/webatlas/main\\_frame.php?order=s](http://ctfs.arnarb.harvard.edu/webatlas/main_frame.php?order=s)), Flora del Neotrópico (<http://fm1.fieldmuseum.org/vrvc/?lenguaje=esp>) y la Flora digital de la selva [http://sura.ots.ac.cr/local/florula3/fr\\_specieestruc.hp](http://sura.ots.ac.cr/local/florula3/fr_specieestruc.hp)). También se revisaron materiales del Herbario UJAT.

### Diversidad de especies

La diversidad de especies se analizó mediante el índice de Shannon-Wiener (Moreno, 2001).

$$H' = - \sum_{i=1}^S P_i \ln P_i$$

Donde:

H= Índice de Shannon-Wiener

P<sub>i</sub> = Proporción de individuos de la especie i respecto al total de individuos

ln = Logaritmo natural

S = Número de especies

### Coefficiente de similitud de Sorensen

Se realizó un análisis de similitud florística entre las dos aéreas de estudio (Moreno, 2001).

$$IS = \frac{2C}{A + B} * 100$$

Donde:

IS = Índice de Sorensen

A = Número de especie presente en el sitio A

B = Número de especies presente en el sitio B

C = Número de especies presentes en ambos sitios A y B

### Análisis de Factores físicos

**Profundidad de hojarasca.** Para llevar a cabo la medición de profundidad de hojarasca cada cuadro de 1 x 1 m se dividió en cuatro partes iguales. La profundidad se midió con un flexómetro de 3 m; en total se realizaron tres mediciones por cada cuadro de 1 x 1 m.

**Cobertura de hojarasca.** El porcentaje de hojarasca se determinó cualitativamente en cada sección del cuadro dividido; a cada sección se le asignó un porcentaje dependiendo que tan cubierto estaba el suelo de hojarasca, para un total de cuatro mediciones.

**Cobertura de copa.** Se estimó con la ayuda de un densímetro cóncavo esférico (Mostacedo y Fredericksen, 2000) las mediciones se llevaron a cabo en cada cuadro de 1 x 1 m; en total se realizaron cuatro mediciones por cada subunidad de 10 x 10 m.

**Humedad y pH del suelo.** Se tomaron las medidas de humedad y pH del suelo con un

potenciómetro Kelway Hb-2 profesional; las mediciones se hicieron en una de las secciones del cuadro dividido. Para obtener los valores de humedad se escarbó una profundidad de  $\geq 20$  cm, después se insertó el sensor del potenciómetro, se esperó un lapso de tres minutos para que se estabilizaran las lecturas. El mismo procedimiento se realizó para determinar el pH, en este caso se humedeció el suelo antes de insertar el sensor.

## RESULTADOS

### Composición florística del área de estudio en regeneración natural

En el cuadro 1 se presenta la composición florística de las dos unidades de muestreo analizadas y la forma de vida de los individuos censados en las mismas. En total se censaron 2 919 individuos de los cuales 316 se identificaron taxonómicamente y se determinó su forma de vida; 152 individuos correspondieron a plántulas arbóreas, representados en 46 especies y contenidas en 20 familias, el 0.72% corresponden a arbustos, 2.64% palmas, 0.41% lianas, 0.34% helechos, 0.86% hierbas. El resto de los individuos censados no fue posible determinar su forma de vida y su identidad taxonómica por la carencia de estructuras reproductivas importantes. En la unidad de muestreo 1 (UM 1) se determinó la forma de vida y la identidad taxonómica de 214 individuos, de éstos 128 son plántulas arbóreas (5.5%), distribuidos en 39 especies, correspondientes a 19 familias. El 1.48% corresponden a palmas, hierbas (0.79%), arbustos (0.74%), lianas (0.46%), y helechos (0.14%) y en la UM 2 se determinaron 24 individuos de plántulas arbóreas (2.7%), que corresponden a ocho

**Cuadro 1.** Composición florística y forma de vida presente en regeneración del Parque Estatal Agua Blanca, Macuspana, Tabasco.

<b>Forma de vida</b>	<b>Especie</b>	<b>Familia</b>
Árbol	Amaranthaceae NI	Amaranthaceae
Árbol	<i>Amphitecna kennedyae</i> (A.H.Gentry) A.H.Gentry	Bignoniaceae
Árbol	<i>Quararibea funebris</i> (La Llave) Vischer	Bombacaceae
Árbol	<i>Clusia quadrangula</i> Bartlett	Clusiaceae
Árbol	<i>Acalypha cuneata</i> Poepp.	Euphorbiaceae
Árbol	<i>Acalypha stenoloba</i> Müll.Arg.	Euphorbiaceae
Árbol	<i>Acalypha</i> sp.	Euphorbiaceae
Árbol	<i>Euphorbia sinclairiana</i> Benth.	Euphorbiaceae
Árbol	<i>Euphorbia</i> sp.	Euphorbiaceae
Árbol	<i>Garcia nutans</i> Vahl	Euphorbiaceae
Árbol	<i>Gelonium glandulosum</i> Elmer	Euphorbiaceae
Árbol	<i>Casearia nigricans</i> Sleumer	Flacourtiaceae
Árbol	<i>Zuelania guidonia</i> (Sw.) Britton & Millsp.	Flacourtiaceae
Árbol	<i>Ocotea aciphylla</i> var. <i>chimantaensis</i> C.K. Allen	Lauraceae
Árbol	<i>Ocotea acuminatissima</i> (Lundell) Rohwer	Lauraceae
Árbol	<i>Ocotea</i> sp.	Lauraceae
Árbol	<i>Litsea</i> sp.	Lauraceae
Árbol	<i>Lonchocarpus</i> sp.	Leguminosae
Árbol	<i>Lonchocarpus</i> sp.	Leguminosae
Árbol	<i>Lonchocarpus</i> sp.	Leguminosae
Árbol	<i>Swartzia guatemalensis</i> (J.D. Smith) Pittier	Leguminosae
Árbol	<i>Guarea bullata</i> Radlk.	Meliaceae
Árbol	<i>Guarea ciliata</i> Al. Rodr.	Meliaceae
Árbol	Monimeaceae NI.	Monimiaceae
Árbol	<i>Brosimum alicastrum</i> Sw.	Moraceae
Árbol	<i>Brosimum guianense</i> (Aubl.) Huber	Moraceae
Árbol	<i>Trophis mexicana</i> (Liebm.) Bureaw.	Moraceae
Árbol	<i>Trophis racemosa</i> (L.) Urb.	Moraceae
Árbol	<i>Ardisia</i> sp.	Myrsinaceae
Árbol	<i>Ouratea</i> sp.	Ochnaceae
Árbol	<i>Coccoloba</i> sp.	Poligonaceae
Árbol	<i>Psychotria chiapensis</i> Standl.	Rubiaceae
Árbol	<i>Psychotria pubescens</i> Sw.	Rubiaceae
Árbol	<i>Psychotria</i> sp.	Rubiaceae
Árbol	Rubiaceae NI	Rubiaceae
Árbol	Rubiaceae NI	Rubiaceae

## Cuadro 1. Conclusión.

Forma de vida	Especie	Familia
Árbol	Rubiaceae NI	Rubiaceae
Árbol	Rubiaceae NI	Rubiaceae
Árbol	Rubiaceae NI	Rubiaceae
Árbol	Rutaceae NI	Rutaceae
Árbol	Sapotaceae NI	Sapotaceae
Árbol	Sterculiaceae NI	Sterculiaceae
Árbol	<i>Grewia voloina</i> Capuron	Tiliaceae
Árbol	Tiliaceae NI	Tiliaceae
Árbol	<i>Rinorea guatemalensis</i> (S. Watson) Bartlett	Violaceae
Arbusto	<i>Eugenia</i> L.	Myrtaceae
Arbusto	<i>Guarea pilosa</i> Al. Rodr.	Meliaceae
Arbusto	Meliaceae NI	Meliaceae
Arbusto	<i>Piper amalago</i> L.	Piperaceae
Arbusto	<i>Peperomia perlongipedunculata</i> Trel. & Yunck.	Piperaceae
Arbusto	<i>Psychotria graciliflora</i> Benth.	Rubiaceae
Palma	Arecaceae NI	Arecaceae
Palma	<i>Astrocaryum mexicanum</i> Liebm. ex Mart.	Arecaceae
Palma	<i>Chamaedorea ernesti-augusti</i> H. Wendl.	Arecaceae
Palma	<i>Chamaedorea oblongata</i> Mart.	Arecaceae
Palma	<i>Chamaedorea tepejilote</i> Liebm. ex Mart.	Arecaceae
Palma	<i>Geonoma brongniartii</i> Mart.	Arecaceae
Helecho	<i>Alsophila firma</i> (Baker) D.S. Conant	Pteridophyta
Helecho	<i>Pityrogramma calomelanos</i> (L.) Link	Pteridophyta
Hierba	<i>Justicia comata</i> (L.) Lam.	Acanthaceae
Hierba	<i>Tradescantia zebrina</i> Heynh.	Commelinaceae
Hierba	<i>Heliconia acuminata</i> Rich.	Heliconiaceae
Hierba	<i>Heliconia hirsuta</i> L.f.	Heliconiaceae
Hierba	<i>Heliconia vaginales</i> Benth.	Heliconiaceae
Hierba	<i>Sauvagesia paucielata</i> Sastre	Ochnaceae
Hierba	Piperaceae NI	Piperaceae
Liana	<i>Bauhinia guianensis</i> Aubl.	Leguminosae
Liana	<i>Dioclea virgata</i> (Rich.) Amshoff	Leguminosae
Liana	<i>Paullinia glomerulosa</i> Raldk.	Sapindaceae

NI= no identificada.



especies, pertenecientes a seis familias, el 5.94% son palmas, arbustos (1.59%), hierbas (0.93%), helechos (0.80%) y lianas (0.27%). La familia Euphorbiaceae fue la más importante con cinco especies, seguida de Moraceae (4), Rubiaceae (3), Meliaceae (2), Flacourtiaceae (2), Lauraceae (2). *Rinorea guatemalensis* fue la especie más abundante en regeneración para las dos unidades de muestreo, con un total de 43 individuos.

En el área de estudio se reporta la presencia de plántulas de especies arbóreas características de una selva primaria tales como: *Brosimum alicastrum*, *Trophis racemosa*, *Psychotria chiapensis*, *P. pubensces*, *Swartzia guatemalensis*, entre otras, estas especies son reportados como árboles (Zarco, 2007). También destacaron algunas especies de palmas como *Astrocaryum mexicanum*, *Chamaedorea ernesti-augusti* y *Ch. tepejilote*. En el cuadro 2 se presentan las plántulas de especies arbóreas más importantes en regeneración por cada UM.

El promedio de altura de los individuos en regeneración fue de 26 cm, *Rinorea guatemalensis* fue la especie de mayor altura con 1.20 m, seguida de *Psychotria chiapensis* (1.15 m). Para aquellos individuos  $\geq 1.30$  m se reporta un promedio de 3 m; de la misma manera *Rinorea guatemalensis* es la especie que registra mayor altura (15.5 m) y la palma *Astrocaryum mexicanum* de 5.41 m. Se obtuvo una densidad total para todas las especies de 0.01 ind/m<sup>2</sup>.

### **Diversidad de especies del bosque en regeneración**

En el cuadro 3 se muestran los valores de riqueza y diversidad de especies en

regeneración por cada unidad de muestreo. La UM1 presentó mayor riqueza y diversidad de especies del bosque en regeneración ( $H' = 3.7$ ) comparada con la UM 2 ( $H' = 3.0$ ).

### **Semejanza florística del bosque en regeneración**

Se identificaron 10 especies comunes entre las dos unidades de muestreo de las 69 especies reportadas; 52 fueron exclusivamente de la UM 1 y siete especies de la UM 2. Se encontró una baja similitud entre las dos unidades de muestreo ( $IS = 27\%$ ) (Cuadro 4).

### **Respuesta de los factores físicos en la regeneración**

Para determinar la respuesta de los factores físicos en la regeneración se realizó un análisis de correlación entre el número de individuos y el número de especies con cada factor analizado; se promediaron los valores obtenidos por cada subunidad de 10 x 10 m.

En las figuras 2 y 3 se presenta la correlación entre la profundidad de hojarasca y el número de individuos de especies arbóreas para la unidad de muestreo uno y dos respectivamente en ellas se muestra que no existe correlación ( $R^2 = 0.020$  y  $R^2 = 0.117$  para la UM 1 y UM 2 respectivamente). En las figuras 4 y 5 se presenta la correlación entre la profundidad de hojarasca y número de especies arbóreas para cada unidad de muestreo, en ninguna de las UM se registro correlación  $R^2 = 0.040$  para la UM 1 y  $R^2 = 0.419$  para la UM 2, en esta ultima hay una tendencia, cuando la profundidad de hojarasca aumenta también lo hace el número de especies, pero la correlación no es significativa. Lo mismo sucedió para la cobertura de hojarasca, en las figuras 6 y 7 se presenta la correlación

**Cuadro 2.** Abundancia y densidad de la regeneración natural del Parque Estatal Agua Blanca, Macuspana, Tabasco.

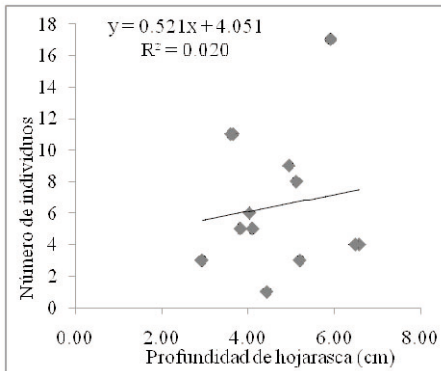
UM 1	Nombre científico	Abundancia	Densidad
1	<i>Rinorea guatemalensis</i> (S.Watson) Bartlett	30	23
2	<i>Psychotria chiapensis</i> Standl.	13	10
3	Rubiaceae NI	9	7
4	Rutaceae NI	7	5
5	<i>Psychotria pubescens</i> Sw.	6	5
6	<i>Brosimum alicastum</i> Sw.	4	3
7	<i>Guarea bullata</i> Radlk.	4	3
8	Monimiaceae NI	4	3
9	<i>Lonchocarpus</i> sp.	4	3
10	<i>Garcia nutans</i> Vall.	3	2
11	<i>Grewia voloina</i> Capuron	3	2
12	<i>Trophis racemosa</i> (L.) Urb.	3	2
13	<i>Guarea ciliata</i> Al. Rodr.	3	2
14	Rubiaceae NI	3	2
15	<i>Brosimum guianense</i> (Aubl.) Huber	2	2
16	<i>Trophis mexicana</i> (Liebm.) Bureau	2	2
17	<i>Acalypha</i> sp.	2	2
18	<i>Zuelania guidonia</i> (Sw.) Britton & Millsp.	2	2
19	<i>Coccoloba</i> sp.	2	2
20	<i>Casearia nigricans</i> Sleumer	2	2
21	Rubiaceae NI	2	2
<b>UM 2</b>			
1	<i>Rinorea guatemalensis</i> (S.Watson) Bartlett	13	54
2	Rubiaceae NI	2	8
3	<i>Ocotea</i> sp.	2	8
4	Rubiaceae NI	2	8
5	<i>Lonchocarpus</i> sp.	2	8

**Cuadro 3.** Riqueza y diversidad de especies por cada unidad de muestreo en regeneración.

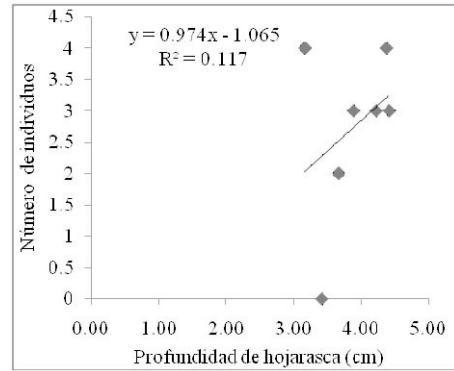
	UM 1	UM 2
Riqueza (S)	62	17
Índice de Shannon-Wiener	3.7	3.0

**Cuadro 4.** Similitud florística entre las dos unidades de muestreo en regeneración.

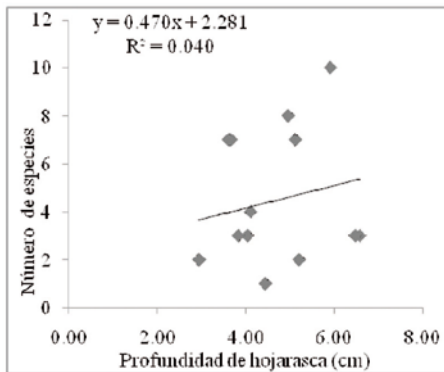
	UM 1	UM 2
Número de individuos	214	102
Riqueza (S)	62	17
Índice de Shannon-Wiener	3.7	3.0



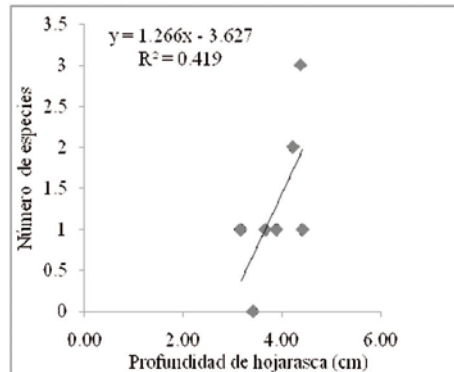
**Fig. 2.** Correlación entre la profundidad de hojarasca y el número de individuos de especies arbóreas unidad de muestreo 1.



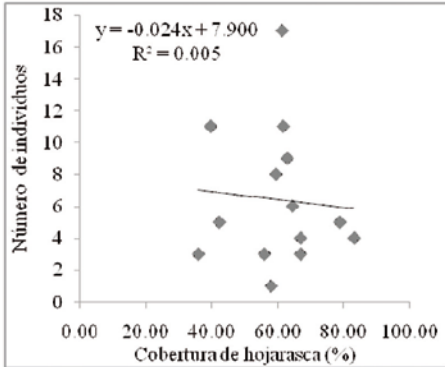
**Fig. 3.** Correlación entre la profundidad de hojarasca y el número de individuos de especies arbóreas unidad de muestreo 2.



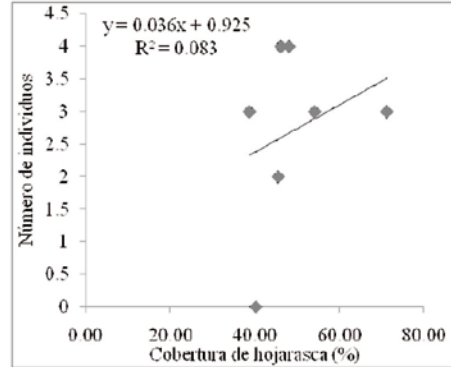
**Fig. 4.** Correlación entre la profundidad de hojarasca y el número de especies arbóreas unidad de muestreo 1.



**Fig. 5.** Correlación entre la profundidad de hojarasca y el número de especies arbóreas unidad de muestreo 2.



**Fig. 6.** Correlación entre la cobertura de hojarasca y el número de individuos de especies arbóreas unidad de muestreo 1.



**Fig. 7.** Correlación entre la cobertura de hojarasca y el número de individuos de especies arbóreas unidad de muestreo 2.

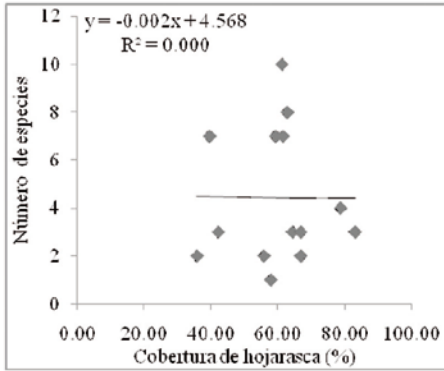
entre la cobertura de hojarasca y número de individuos de especies arbóreas donde  $R^2=0.0059$  fue para la UM 1 y la UM 2 de  $R^2=0.0001$ . En la figura 8 se presenta los datos de correlación entre la cobertura de hojarasca y número de especies arbóreas en la primera unidad de muestreo fue de  $R^2=0.0834$  y en la UM 2 fue de  $R^2=0.0348$  como se puede observar en ambas figuras, no hubo correlación.

Las figuras 10 y 11 presentan la correlación entre la cobertura de copa y número de individuos de especies arbóreas para cada unidad de muestreo. Los valores reportados son:  $R^2=0.2456$  (UM 1) y  $R^2=0.0884$  (UM 2). En la unidad de muestreo uno la correlación es negativa aunque hay una tendencia a que a menor cobertura de copa mayor número de individuos. En las figuras 12 y 13 se observan los valores de correlación entre la cobertura de copa y número de especies arbóreas, para la unidad de muestreo uno fue de  $R^2=0.1343$  (UM 1) y para la UM 2

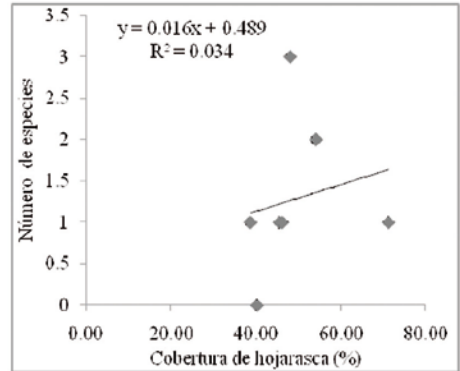
fue de  $R^2=0.3333$ , en esta última hay una tendencia a que a menor cobertura de copa mayor número de especies, pero ésta no fue significativa.

La cobertura de copa fue de 97 a 100% en la UM 1 y 89 -100% en la UM 2, lo que indica que el área de estudio presenta un dosel cerrado.

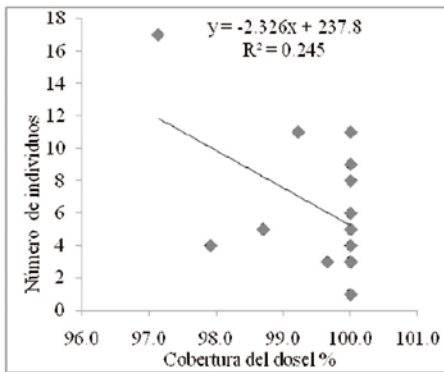
Al igual que los otros factores analizados, tampoco hubo correlación entre la humedad del suelo y número de individuos de especies arbóreas, en la unidad de muestreo se reporta un valor de  $R^2=0.167$  y para la segunda unidad de muestreo fue de  $R^2=0.1341$  (Figs. 14 y 15). De la misma manera no se registro correlación entre la humedad del suelo y número de especies arbóreas (Figs. 16 y 17). La humedad del suelo registrada para las dos unidades de muestreo fue entre 10-50%, este resultado se debe a la época de seca en que se llevó a cabo esta investigación que corresponde a los meses de abril y mayo.



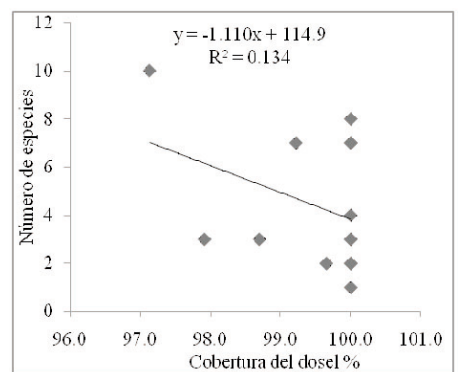
**Fig. 8.** Correlación entre la cobertura de hojarasca y el número de especies arbóreas unidad de muestreo 1.



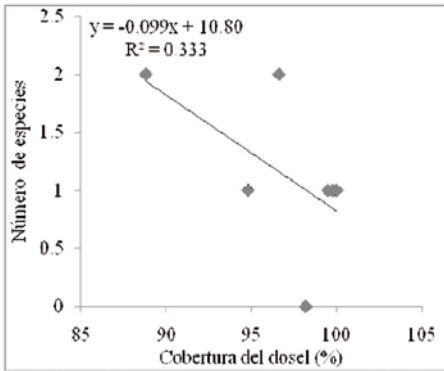
**Fig. 9.** Correlación entre la cobertura de hojarasca y el número de especies arbóreas unidad de muestreo 2.



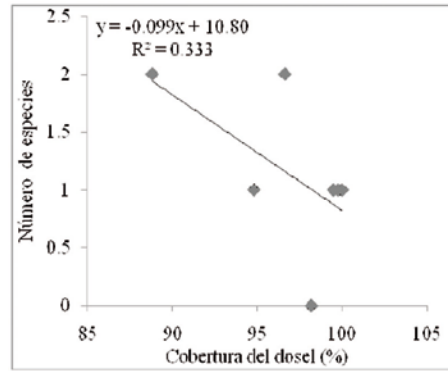
**Fig. 10.** Correlación entre la cobertura del dosel y el número de individuos de especies arbóreas unidad de muestreo 1.



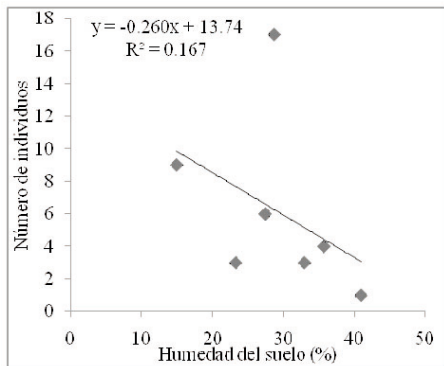
**Fig. 11.** Correlación entre la cobertura del dosel y el número de individuos de especies arbóreas unidad de muestreo 2.



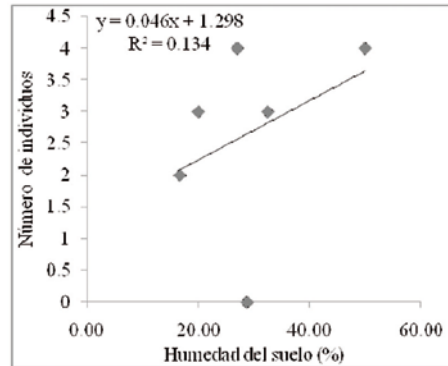
**Fig. 12.** Correlación entre la cobertura del dosel y el número de especies arbóreas unidad de muestreo 1.



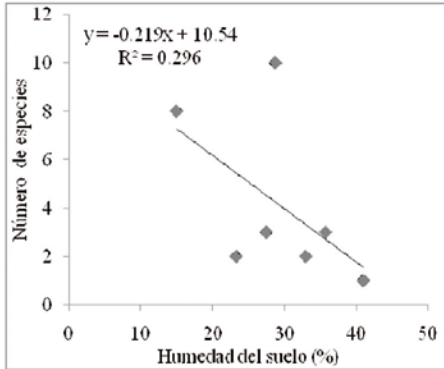
**Fig. 13.** Correlación entre la cobertura del dosel y el número de especies arbóreas unidad de muestreo 2.



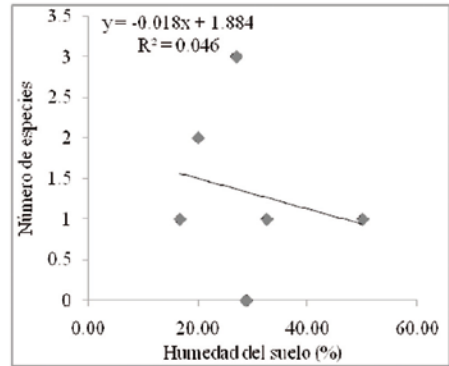
**Fig. 14.** Correlación entre la humedad del suelo y el número de individuos de especies arbóreas unidad de muestreo 1.



**Fig. 15.** Correlación entre la humedad del suelo y el número de individuos de especies arbóreas unidad de muestreo 2.



**Fig. 16.** Correlación entre la humedad del suelo y el número de especies arbóreas unidad de muestreo 1.



**Fig. 17.** Correlación entre la humedad del suelo y el número de especies arbóreas unidad de muestreo 2.

Respectivamente el pH del suelo no registró correlación entre el número de individuos de especies arbóreas para ambas unidades de muestreo (Figs. 18 y 19). Así mismo no hubo correlación entre el pH del suelo y el número de especies arbóreas (Figs. 20 y 21).

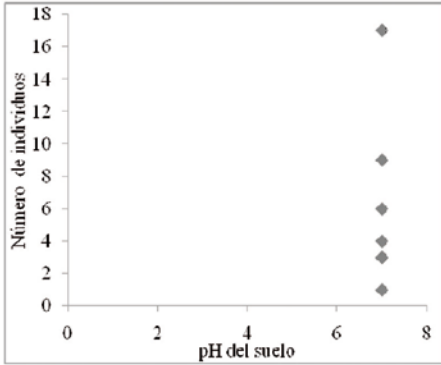
El pH del suelo para las dos unidades de muestreo es 7, lo que indica que se trata de un suelo neutro.

## DISCUSIÓN

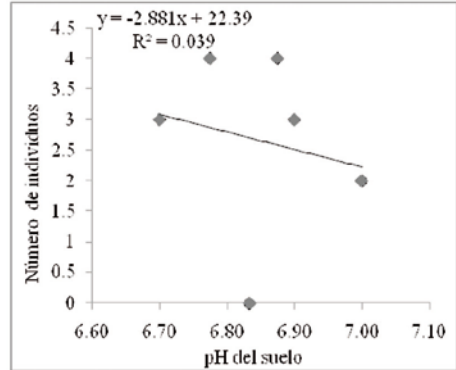
### Composición florística del área de estudio en regeneración natural

La composición florística encontrada en el área de estudio está conformada por 69 especies de plántulas que incluyen todas las formas de vida presentes como las herbáceas, 46 especies de plántulas corresponden a árboles que están agrupadas en 20 familias, y, es mayor a las reportadas por Ochoa *et al.* (2007) quienes encontraron 25 especies

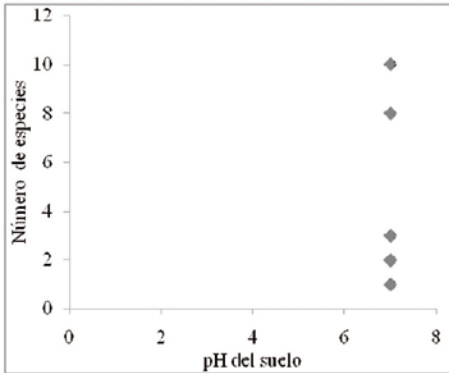
de plántulas en la selva Lacandona, en Bolivia, y Simonetti *et al.* (2001) quienes registraron 33 especies arbóreas en el bosque continuo, y 32 especies en los fragmentos. En Venezuela Sánchez *et al.* (2008) analizaron la composición florística de la regeneración natural en áreas de aprovechamiento forestal, antes del aprovechamiento encontraron 39 especies arbóreas. Los resultados obtenidos en esta investigación es menor a los que reportan Sánchez *et al.* (2008) identificaron 70 especies arbóreas después del aprovechamiento forestal, Martínez-Ramos y Soto-Castro (1993) registraron 87 especies arbóreas para los Tuxtlas, Veracruz, Toledo *et al.* (2005) en Bolivia reportaron 226 especies, Pariona (2001) analizó la regeneración natural después del aprovechamiento forestal en Bolivia, antes del aprovechamiento encontró 68 especies y después del aprovechamiento reporta 88 especies. Esta diferencia puede deberse a las condiciones fisiográficas que se presentaron en ambos sitios de muestreo impidieron que



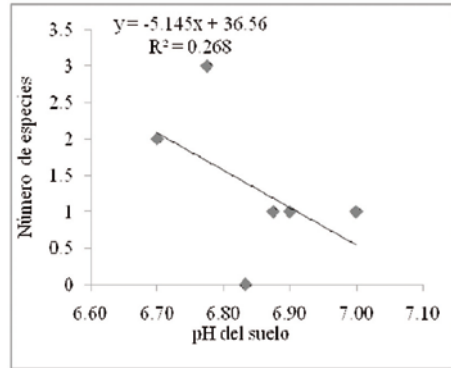
**Fig. 18.** Correlación entre el pH del suelo y el número de individuos de especies arbóreas unidad de muestreo 1.



**Fig. 19.** Correlación entre el pH del suelo y el número de individuos de especies arbóreas unidad de muestreo 2.



**Fig. 21.** Correlación entre el pH del suelo y el número de especies arbóreas unidad de muestreo 1.



**Fig. 21.** Correlación entre el pH del suelo y el número de especies arbóreas unidad de muestreo 2.

se pudieran establecer por completo los cuadros de 1 x 1 m en la UM2 la cual fue más accidentada, no fue posible la identificación taxonómica de la mayoría de las plántulas por carecer de estructuras reproductivas importantes para su determinación.

La densidad total para todas las especies fue de 0.01 ind/m<sup>2</sup> es menor comparado

a los que reportan Simonetti *et al.* (2001) de 1.384 plántulas, Martínez-Ramos y Soto-Castro (1993) de 11.6 plántulas en los Tuxtlas, Veracruz. Esta baja densidad encontrada puede deberse a las condiciones fisiográficas del sitio. La unidad de muestreo uno se caracteriza por abundantes grietas desde unos centímetros hasta ocho metros de anchura, posee una pendiente de 0 a 17%



y una altitud de 180 m.s.n.m. y la segunda unidad de muestreo se caracteriza por la formación de bloques rocosos entre las grietas que emergen desde unos centímetros hasta ocho metros de altura, con una pendiente de 26 a 57% y 190 m.s.n.m. Estas características crean microsítios secos por lo que el establecimiento de las especies se ve limitada, aunque la vegetación aprovecha las grietas y cimas para establecer su sistema radical debido a la acumulación de humedad y suelo (Castillo y Zavala-Cruz, 1996; Zarco, 2007). La distribución de los individuos en el espacio es otra de las características que influye en la densidad (Krebs, 2000). Debido a la abundante presencia de roca caliza en el área de estudio no fue posible terminar de establecer por completo los cuadros de 1 x 1 m, la segunda unidad de muestreo fue la más accidentada.

Las especies más abundantes en las áreas en regeneración fueron *Rinorea guatemalensis* con 43 individuos, seguida de las palmas *Chamaedorea ernesti-augusti* (29) y *Astrocaryum mexicanum* (24) y de *Psychotria chiapensis* (13). *Rinorea guatemalensis* es reportada como elemento de regeneración de selvas altas perennifolias de México como la selva presente en Veracruz (Gómez-Pompa, 1985) y es considerada como una especie propia de bosque maduro (Ochoa *et al.*, 2007); también es reportada como una especie tolerante a la sombra (Gómez-Pompa, 1985; Zarco, 2007). Trabajos previos como el de Ángel (2002) y Zarco (2007), quienes efectuaron un estudio sobre la estructura y composición florística del Parque Estatal Agua Blanca, reportan como especies con mayor valor de importancia biológica a *Rinorea guatemalensis* y la

palma *Astrocaryum mexicanum*, lo que confirma que estas especies tienen ventajas para regenerarse; *Psychotria chiapensis* es reportada como una especie con mayor valor de importancia (Zarco, 2007).

Algunas especies de plántulas que se encontraron en el área de estudio son reportadas como árbol por Zarco (2007) tales como *Brosimum alicastrum*, *Quararibea funebris*, *Psychotria chiapensis*, *Rinorea guatemalensis*, *Garcia nutans*, *Swartzia guatemalensis* y *Trophis racemosa*, lo que indica que estas especies están en proceso de regeneración. Siendo estas especies no pioneras dentro de las primeras etapas de sucesión Guariuata *et al.*, (1997) son consideradas como especies de bosque maduro (Chazdon *et al.*, 2010).

El promedio de altura de las plántulas fue de 26 cm y 3 m para juveniles. Por lo que existe regeneración a nivel de plántula y de juveniles. Este último presentó 1.3% de individuos menor a las plántulas de 9.6% de individuos. Las plantas juveniles tienen una mayor probabilidad de continuar con su crecimiento. Al inicio de la regeneración se observa un mayor número de plántulas a medida que pasa el tiempo la densidad disminuye por la mortalidad causada por herbivoría y las condiciones ambientales que se presente en el sitio (Begon *et al.*, 1999; Krebs, 2000) lo que genera que pocas especies alcancen el dosel superior (Martínez-Ramos, 1985).

### **Diversidad de especies del área de estudio en regeneración**

La alta diversidad de especies que se reporta es buena, indicando que hay una diversidad de especies de la regeneración natural

en ambas unidades de muestreo. Existe escasa información sobre la diversidad de especies en la regeneración natural por este motivo, no se realizó una comparación con otros trabajos. Las investigaciones realizadas en regeneración han sido en base a la composición florística, abundancia y densidad.

### **Semejanza florística del área estudiada en regeneración**

La semejanza florística entre las dos unidades de muestreo es baja de las diez especies comunes destacaron por su densidad *Rinorea guatemalensis*, *Astrocaryum mexicanum*, *Chamaedorea ernesti-augusti* y *Chamaedorea tepejilote* esto puede deberse por las condiciones del sitio, ya que presentan diferencias fisiográficas, la segunda unidad de muestreo fue la más accidentada. Esto confirma que las especies tienen microsítios y prefieren ciertos ambientes (Oliver y Larson, 1996; Smith *et al.*, 1997). También puede ser porque no se determinó la mayor parte de las especies.

### **Factores físicos**

#### **Profundidad y cobertura de hojarasca.**

La falta de correlación entre el número de individuos y el número de especies con la profundidad y cobertura de hojarasca indica que para algunas plántulas estos factores no son limitantes para su crecimiento. Como ejemplo se puede citar a *Rinorea guatemalensis*, especie que estuvo presente en diferentes sitios independientemente de la profundidad de hojarasca. Clark y Clark (1991) determinaron que la caída de hojarasca es un factor que afecta la regeneración de plantas debido a que la caída de hojarasca causó al menos 20% de

la muerte de árboles de 1-30 cm de diámetro. La hojarasca puede ser un factor limitante en la germinación y en el crecimiento de plántulas. Las especies que se reporta en este sitio y que presentan semilla grande como *Astrocaryum mexicanum*, *Brosimum guianense* y *Ocotea* sp. no presentan problemas para germinar cuando existe mucha hojarasca y las otras especies con semillas pequeñas se ven afectadas en su germinación porque no facilita la profundidad de la hojarasca la entrada de luz (Smith *et al.*, 1997). Por otro lado puede favorecer la germinación porque la materia orgánica mantiene la humedad, por ejemplo en los bosques húmedos las semillas de los árboles de vegetación madura tienden a germinar rápidamente como la especie *B. alicastrum* y además su longevidad ecológica de la semilla es breve o recalcitrante, de esta manera la temperatura alta y la humedad favorece su rápida germinación (Vázquez-Yanes *et al.*, 1997). También es importante en el funcionamiento del ecosistema dado que sirve como hábitat y alimento para muchos organismos y microorganismos, así mismo es clave como vía de transferencia de nutrientes y energía entre las plantas y suelo tal como lo mencionan Pérez-Rojas *et al.* (2000), Álvarez-Sánchez (2001), Oliver *et al.* (2002), Valle-Arango (2003), Sánchez *et al.* (2005).

No se encontró correlación entre el número de individuos y el número de especies con la alta cobertura de copa reportada para las dos unidades de muestreo lo que indica que el dosel del área de estudio es muy cerrado. Las plántulas de especies arbóreas reportadas se establecen bajo condiciones de sombra, aprovechan la poca cantidad de luz que llega al sotobosque, por lo que el crecimiento de

muchas especies es lento. Los resultados obtenidos de cobertura de copa son mayores comparados a lo señalado por Chaverri *et al.* (1998) quienes reportan una cobertura de copa entre 54% a 73%, es similar a los que reporta Ostertag (1998) de 93 a 99%. Esto significa que la cobertura del dosel en el área de estudio es muy cerrado, el porcentaje de luz para la unidad de muestreo uno es de 3% y 11% en la segunda unidad de muestreo. Las especies que abundaron son comunes del estrato inferior y toleran la sombra como: *R. guatemalensis*, *A. mexicanum*, *Ch. tepejilote*, *Ch. ernesti-augusti*, *P. chiapensis* y *G. oblongata*. También se encontraron especies intermedias (*B. alicastrum*, *Quararibea funebris* y *Guarea glabra*) toleran la sombra pero requieren de claros pequeños para llegar a su estadio de plántula o juvenil, estas especies alcanzan el dosel superior. Así mismo se reportan especies pioneros tardíos (*Trophis mexicana* y *Piper amalago*) que persisten como plántulas adultas aun bajo condiciones de sombra (Martínez-Ramos, 1985; Del Amo, 1985).

La humedad del suelo no mostró correlación con el número de individuos y el número de especies. La humedad del suelo registrada para las dos unidades de muestreo fue baja, de 15 a 50%, debido a que la investigación se realizó en la época de seca que corresponden a los meses de abril y mayo, y la precipitación reportada para estos meses son 80.1 mm (abril) y 120.6 mm en mayo (García, 1988). La humedad de suelo puede variar dependiendo del clima, tiempo, tipo de suelo, pendiente, cercanía o lejanía de cuerpos de agua (Batey y Mckenzie, 2006). La humedad del suelo es importante para el crecimiento y desarrollo de las plantas, ya que el agua desempeña muchas funciones vitales

para la planta: es la fuente de hidrógeno y oxígeno indispensable en la fotosíntesis, es el solvente del dióxido de carbono y de todos los demás nutrientes de las plantas (Vázquez-Yanes, 1997; Davis *et al.*, 1998). Las plantas absorben agua cuando el suelo presenta bastante humedad, cuando éste se seca las plantas pueden marchitarse (Vázquez-Yanes, 1997; Batey y Mckenzie, 2006).

No hubo correlación entre el pH del suelo con el número de individuos y número de especies. El pH del suelo reportado para el área de estudio es 7, lo que concuerda con lo encontrado por Zarco (2007), pero mayor a los que señalados por Penon *et al.* (2008), que reportan suelos ácidos a neutros, González-Hernández *et al.* (2003) midió el pH de tres horizontes obteniendo una media de 4.99, Flores-Delgadillo *et al.* (1999) realizaron seis perfiles de suelo, en los dos primeros obtuvieron un rango de pH entre 6.1 a 6.6 y en los cuatro restantes oscilo de 5.3 a 6.8, Martínez *et al.* (2002) midieron el pH de tres perfiles en el P-1 el rango de pH fue 5.56 a 6.61, en el P-2 entre 6.3-6.6 y P-3 6.4 a 6.9. El pH es un factor que determina la acidez o basicidad del horizonte del suelo (Porta *et al.*, 1999), influye directa e indirectamente en el crecimiento de las raíces por medio de la disponibilidad de los nutrientes; la acidez limita el crecimiento de las plantas, el valor óptimo es entre los valores pH de 5 a 7 (Porta *et al.*, 1999; Cruz-Flores *et al.*, 2007), por lo que el pH del suelo reportado para el área de estudio es óptimo para el crecimiento y desarrollo de las plantas.

Con esta información recopilada se sugiere rehabilitar esta vegetación de selva primaria con la protección efectiva de este parque estatal y ayuda de la comunidad del ejido Las Palomas, para que no se lleven a cabo

el cambio de uso del suelo de selva a pastizales con las quemas indiscriminadas de este relicto de selva. Llevar a cabo de forma efectiva la planeación de las políticas ambientales como se ha propuesto en algunas partes del mundo como es el apoyo de los programas de Servicios Ambientales como Captura de Carbono y conservación de estos relictos de selva como factor importante en el recurso hídrico de la subcuenca del río Grijalva (De Jon, 2010).

### CONCLUSIONES

El análisis realizado permite concluir que la selva alta perennifolia del Parque Estatal Agua Blanca está en proceso de regeneración ya que las especies de plántulas arbóreas reportadas son características de una selva primaria. Un ejemplo de ello es la presencia de *Brosimum alicastrum*, *Trophis racemosa*, *Psychotria chiapensis*, *P. pubescens*, *Swartzia guatemalensis*, *Rinorea guatemalensis*, entre otras. También se observó una importante presencia de las palmas *Astrocaryum mexicanum*, *Chamaedorea ernesti-augusti* y *Ch. tepejilote*. Así mismo se encontraron varias especies de arbustos, helechos, hierbas y lianas. Se identificaron 69 especies de plántulas de las cuales 46 son arbóreas, pertenecientes a 20 familias, siendo las más importantes Euphorbiaceae, Moraceae, Rubiaceae, Meliaceae, Flacourtiaceae y Lauraceae. La especie con mayor número de plántulas fue *Rinorea guatemalensis*, seguida de *Psychotria chiapensis*, *P. pubescens* y algunas especies de Rubiaceae y Rutaceae.

El promedio de altura de plantulas arbóreas fue de 26 cm *Rinorea guatemalensis* presentó la mayor altura (1.20 m) al igual

que *Psychotria chiapensis* (1.15 m) y de los juveniles el promedio de altura fue de 3 m, así mismo *Rinorea guatemalensis* destaca con una altura de 15.5 m, seguida de la palma *Astrocaryum mexicanum* con 5.51 m; por lo que existe regeneración a nivel de plántulas y juveniles.

De los factores físicos analizados en esta investigación (profundidad de hojarasca, cobertura de hojarasca y acumulación de hojarasca, cobertura de copa, humedad del suelo y pH del suelo) se obtuvo que hay una tendencia cuando hay mayor profundidad de hojarasca mayor número de especies a menor cobertura del dosel mayor número de especies.

Las plántulas son los componentes principales de la regeneración que, dependiendo de los factores bióticos y abióticos, determinan la composición futura de una selva o bosque.

### AGRADECIMIENTOS

Al proyecto interno de la División Académica de Ciencias Biológicas, Regeneración de Selvas y Educación Ambiental Comunitaria POA 2007 0726. Apoyado por el Cuerpo Académico de Ecología, Sistemática y Manejo de Ecosistemas Tropicales. A los ejidatarios del Ejido Palomas del municipio de Macuspana, Tabasco.

### LITERATURA CITADA

Álvarez-Sánchez, J., 2001. "Descomposición y ciclo de nutrientes en ecosistemas terrestres de México". *Acta Zoológica Mexicana* Número especial, 1: 11-27.

- Ángel, Z.R.L., 2002. “Estructura y composición florística del Parque Estatal Agua Blanca Macuspana, Tabasco, México”. Tesis de licenciatura, División Académica de Ciencias Biológicas. Universidad Juárez Autónoma de Tabasco. 70 pp.
- Arteaga, L.L., 2006. “Crecimiento y herbivoría de plántulas de *Cedrela odorata* (Meliaceae) comparando un área abierta y otras bajo regeneración natural en la Estación Biológica Tunquini”. *Ecología en Bolivia*, **41**(2): 130-137.
- Batey, T. y D.C. McKenzie, 2006. “Soil compaction: identification directly in the field”. *Soil Use and Management*, **22**: 123-131.
- Begon, M., J.L. Harper, C.R. Towsed, 1999. *Ecología, individuos, poblaciones y comunidades* 3a. ed. Ediciones OMEGA, S.A. 1121 pp.
- Brokaw, N.V.L., 1987. “Gap-phase regeneration of three pioneer tree species in a tropical forest”. *Journal of Ecology*, **75**(1): 9-19.
- Brown, N., 1993. “The implications of climate and gap microclimate for seedling growth conditions in a bornean lowland forest”. *Journal of Tropical Ecology*, **9**: 153-168.
- Castillo, A.O. y J. Zavala Cruz, 1996. “Fisiografía, recursos vegetales y alternativas de manejo en El Parque Estatal Agua Blanca, Tabasco”. *Universidad y Ciencia*, **12**: 63-70.
- Chaverri, A., N. Zamora, V. Aguilar y J. Gutiérrez, 1998. “Regeneración natural de especies nativas latifoliadas y de Ciprés (*Cupressus lusitanica*) bajo una plantación de Ciprés en San José de la Montaña, Costa Rica”. *Agronomía Costarricense*, **22**(1): 7-17.
- Chazdon, R.L., B. Finegan, R.C.S. Capers, B. Salgado-Negret, F. Cassanoves, V. Boukili y N. Norden, 2010. “Composition and dynamics of functional groups of tree during tropical forest succession in Northeastern Costa Rica”. *Biotropica*, **42**(1): 31-40.
- Clark, D.B. & D.A. Clark, 1987. “Population ecology and microhabitat distribution of *Dipteryx panamensis*, a Neotropical rain forest emergent tree. *Biotropica*, **19**(3): 236-244.
- Clark, D.B. & D.A. Clark, 1991. “The impact of physical damage on canopy tree regeneration in tropical rain forest”. *Journal of Ecology*, **79**(2): 447-457.
- , 1993. “Comparative analysis of microhabitat utilization by saplings of nine trees in neotropical rain forest”. *Biotropica*, **25**(4): 397-407.
- Cruz-Flores, G., F.D. Flores Román, G. Alcantar González, A.T. Santos, M.E. Álvarez Sánchez y A. Bautista-Acevedo, 2007. “Actividad fosfatasa y pH del suelo adyacente a la rizosfera de maíz, trigo y triticale en suelos ácidos”. *Terra Latinoamericana*, **25**(2): 115-125.

- Cruz, H.P., 1999. *Ordenamiento ecológico del Parque Estatal Agua Blanca, Macuspana, Tabasco*. Tesis de Licenciatura, División Académica de Ciencias Biológicas, Universidad Juárez Autónoma de Tabasco. 73 pp.
- Dalling, J.W., M.D. Swaine & N.C. Garwood. 1998. "Dispersal patterns and seed bank dynamics of pioneer trees in moist tropical forest". *Ecology*, **79**(2): 564-578.
- Davis, M.A., K.J. Wrage & P.B. Reich, 1998. "Competition between tree seedlings and herbaceous vegetation: Support for a theory of resource supply and demand". *Journal of Ecology*, **86**(4): 652-661.
- De Jong, W. 2010. "Forest rehabilitation and its implication for forest transition theory". *Biotropica*, **42**(1): 3-9.
- Del Amo, S., 1985. "Algunos aspectos de la influencia de la luz sobre el crecimiento de estados juveniles de especies primarias". En: Gómez-Pompa, A. y S. Del Amo (eds.). *Investigaciones sobre la regeneración de Selvas Altas en Veracruz, México*. Alhambra Mexicana, S.A. de C.V. Instituto Nacional de Investigaciones sobre Recursos Bióticos. vol. 2: 79-91 pp.
- Dirzo, R. 1995. "Las selvas tropicales de México: Un recurso amenazado". En: Delfin G. H., V. Parra Tabla y C. Echazarreta González. *Conocimiento y manejo de las selvas de la Península de Yucatán*. Universidad Autónoma de Yucatán, pp 81-88.
- Dirzo, R. y P. Raven, 2003. "Global state of biodiversity and loss". *Annual Review of Environment and Natural Resources*, **28**: 137-167.
- Estrada, A. y R. Caotes-Estrada, 1997. *Las selvas tropicales húmedas de México*. 2a. ed. La Ciencia para todos, México, DF. México 198 pp.
- Flores-Delgadillo, L., I. Sommer-Cervantes, J.R. Alcalá-Martínez y J. Álvarez-Sánchez, 1999. Estudio morfológico de algunos suelos de la región de los Tuxtlas, Veracruz, México. *Revista Mexicana de Ciencias Geológicas*, **16**(1): 81-88.
- Galindo-González, J., 1998. "Dispersión de semillas por murciélagos: Su importancia en la conservación y regeneración del bosque tropical". *Acta Zoológica Mexicana*, **73**: 57-74.
- García, E., 1988. *Modificaciones al sistema de clasificación climática de Köpen* (para adaptarlo a las condiciones de la República Mexicana) Offset Larios, México, DF. 165 pp.
- Gómez-Pompa, A. y C. Vázquez-Yanes. 1985. "Estudios sobre la regeneración de Selvas en regiones cálido-húmedas de México". En: Gómez-Pompa, A. y S. Del Amo (eds.). *Investigaciones sobre la regeneración de Selvas Altas en Veracruz, México*. Alhambra Mexicana, S.A. de C.V. Instituto Nacional de Investigaciones sobre Recursos Bióticos 2: 1-25 pp.
- Gómez-Pompa, A. y B. Ludlow Wiechers. 1976. "Regeneración de los ecosistemas

- tropicales y subtropicales”. En: Gómez-Pompa, A., S. Del Amo, C. Vázquez-Yanes y C. Butand-Cervera (eds.). *Investigaciones sobre la regeneración de Selvas Altas en Veracruz, México*. Continental, S. A. de C. V. México. 11-30 pp.
- Gómez-Vanegas, L.E., 2004. Reseña de “Las selvas tropicales húmedas de México. Recurso poderoso, pero vulnerable”. *Ciencia UANL*, 7: 406-408.
- González-Hernández, P., R. Ordóñez-Fernández, R. Espejo-Serrano y F. Peregrini-Alonso, 2003. *Cambios en el pH del perfil de un suelo ácido cultivado y enmendado con diversos materiales para incrementar su fertilidad. Estudios de la Zona No Saturada del Suelo*, vol. VI, 373-378 pp.
- Guariguata, M., R. Chazdon, J. Denslow, J. Dupuy, and L. Anderson, 1997. “Structure and floristics of secondary and aol-growth forest stands in lowland Costa Rica”. *Plant Ecol.*, **132**:107-120.
- Günter, S., 2001. “Impacto de los factores ecológicos en la regeneración de Mara (*Swietenia macrophylla* King) en bosques naturales de Bolivia”. En: *Regeneración y silvicultura de bosques tropicales en Bolivia*. Mostacedo, B. y T.S. Fredericksen (eds.). Proyecto de Manejo Forestal Sostenible (BOLFOS), Santa Cruz, Bolivia. 99-118 pp.
- INEGI, 2001. *Síntesis de Información Geográfica del Estado de Tabasco*. 118 pp.
- Krebs, C.J., 2000. *Ecología, estudio de la distribución y la abundancia*. Oxford, University press. 743 pp.
- Lawton, R.O. y F.E. Putz, 1988. “Natural disturbance and gap-phase regeneration in a wind-exposed tropical cloud forest”. *Ecology*, **69**(3): 764-77.
- López, R.F.G. y L.U. Rosas, 2002. *El Herbario*. Apoyos académicos. Chapingo, Estado de México. 73 pp.
- Macario, M.P.A., E. García Moya, J.R. Aguirre Rivera y E. Hernández Xolocotzi, 1995. “Regeneración natural de especies arbóreas en una selva mediana subperennifolia perturbada por extracción forestal”. *Acta Botánica Mexicana*, **32**:11-23.
- Martínez-Ramos, M., 1985. “Claros, ciclos vitales de los árboles tropicales y regeneración natural de las Selvas Altas Perennifolias”. En: Gómez-Pompa, A. y S. Del Amo (eds.). *Investigaciones sobre la regeneración de Selvas Altas en Veracruz, México*. Alhambra Mexicana, S.A. de C.V. Instituto Nacional de Investigaciones sobre Recursos Bióticos. vol. 2: 191-239 pp.
- , 1995. “Regeneración natural y diversidad de especies arbóreas en selvas húmedas”. En: Delfín, G.H., V. Parra Tabla y C. Echazarreta González. *Conocimiento y manejo de las selvas de la Península de Yucatán*. Universidad Autónoma de Yucatán. 27-79 pp.
- Martínez-Ramos, M. y X. García-Orth, 2007. “Sucesión ecológica y restauración de

- las selvas húmedas". *Boletín de la Sociedad Botánica de México*, **80**: 69-84.
- Martínez-Ramos, M. & A. Soto-Castro, 1993. "Seed rain and advanced regeneration in a tropical rain forest". *Vegetatio*, **108**: 299-318.
- Martínez, A., M.G. Carcaño Montiel y L. López Reyes, 2002. "Actividad biológica en un transecto Altitudinal de Suelos de la Malinche, Tlaxcala". *Terra*, **20**(2): 141-146.
- Masaki, T. y T. Nakashizuka, 2002. "Seedling demography of *Swida* controversa: Effect of light and distance to conspecifics". *Ecology*, **83**(12): 3497-3507.
- Mendoza, E. & R. Dirzo, 1999. "Deforestation in Lacandonia (Southeast Mexico): Evidence for the declaration of the northernmost tropical hot-spot". *Biodiversity and Conservation*, **8**: 1621-16.
- Miranda, F. y E. Hernández X., 1963. *Los tipos de vegetación de México y su clasificación*. Boletín de la Sociedad Botánica de México, Colegio de Postgraduados. 179 pp.
- Montgomery, R.A. & R.L. Chazdon, 2001. "Forest, canopy architecture, and light transmittance in tropical wet forest". *Ecology*, **82**(10): 2707-2718.
- Moreno, C.E., 2001. *Métodos para medir la biodiversidad*. M & T-Manuales y Tesis SEA, (eds.) Programa Iberoamericano de Ciencia y Tecnología para el Desarrollo; Oficina Regional de Ciencia y Tecnología para América Latina y el Caribe, UNESCO y Sociedad Entomológica Aragonesa (SEA). Vol.1.Zaragoza, España. 84 pp.
- Mostacedo, B., T.S. Fredericksen, 2000. *Manual de métodos básicos de muestreo y análisis en ecología vegetal*. BOLFOR, Santa Cruz, Bolivia. 82 pp.
- Mostacedo, B. y M. Pinard, 2001. "Ecología de semillas y plántulas de árboles maderables en bosques tropicales de Bolivia". En: *Regeneración y silvicultura de bosques tropicales en Bolivia*. Mostacedo, B. y T.S. Fredericksen (eds.). Proyecto de manejo forestal sostenible (BOLFOR), Santa Cruz, Bolivia. 11-29 pp.
- Ochoa, G.S., F. Hernández Vázquez, B.H.J. De Jon y F.D. Gurri-García, 2007. "Pérdida de diversidad florística ante un gradiente de intensificación del sistema agrícola de roza-tumba-quema: Un estudio de caso en la selva Lacandona, Chiapas, México". *Boletín de la Sociedad Botánica de México*, **81**: 65-80.
- Ostertag, R., 1998. "Belowground effects of canopy gaps in a tropical wet forest". *Ecology*, **79**(4): 1294-1304.
- Oliver, L., M.E. Pérez-Corona y F. Bermúdez de Castro, 2002. "Degradación de la hojarasca en un pastizal oligotrófico mediterráneo del centro de la Península Ibérica". *Anales de Biología*, **24**: 21-32.
- Pariona, A.W., 2001. "Regeneración natural después del aprovechamiento forestal



- en fajas a tala rasa en un bosque tropical Boliviano”. En: Mostacedo, B. y T.S. Fredericksen (eds.). *Regeneración y silvicultura de bosques tropicales en Bolivia*. Proyecto de manejo forestal sostenible (BOLFOS), Santa Cruz, Bolivia. pp. 185-202.
- Paz, H. y M. Martínez-Ramos, 2003. “Seed mass and seedling performance within eight species of *Psychotria* (Rubiaceae)”. *Ecology*, **84**(2): 439-450.
- Pennington, T.D. y J. Sarunkhán, 2005. *Árboles tropicales de México*, 3a. ed. UNAM-FCE. México, DF. México.
- Penon, E., E. Craig, J. Baraño, E. Cucciuffo, P. De Falco, 2008. “Factores de suelo que afectan el crecimiento de *Eucalyptus globulus* y *Eucalyptus camaldulensis* en la Provincia de Buenos Aires”. *XIII Jornadas Forestales de entre Ríos*. 1-4 pp.
- Peña, B.J.C., A. Monroy A., F.J. Álvarez Sánchez, M.C. Orosco Almanza, 2005. “Uso del efecto de borde de la vegetación para la restauración ecológica del bosque tropical”. *Revista Especializada en Ciencias Químico-Biológicas*, **8**(2): 91-98.
- Pérez-Ramos, I.M., 2007. “Factores que condicionan la regeneración natural de especies leñosas en un bosque mediterráneo del Sur de la Península Ibérica”. *Revista científica y técnica de ecología y medio ambiente*, **16**: 131-136.
- Pérez-Rojas, A., R. Torres-Orozco B, E. Morales-Gutiérrez y E. Pérez-Méndez, 2000. “Textura, composición y contenido de materia orgánica de los sedimentos recientes de un lago tropical de México”. *Hidrobiológica*, **10**(1): 41-50.
- Porta, C.J., M. López-Acevedo Reguerin y C. Roquero De Laburu, 1999. *Edafología para la agricultura y el medio ambiente*. (eds.) Mundi-Prensa. 883 pp.
- Queenborough, S.A., D.F.R.P. Burslem, N.C. Garwood & R. Valencia, 2007. “Neighborhood and community interactions determine the spatial pattern of tropical tree seedling survival”. *Ecology*, **88**(9): 2248-2258.
- Rodríguez-Arroyo, V. y S. Mandujano, 2007. “Efectos de la fragmentación sobre la composición y la estructura de un bosque tropical lluvioso Mexicano”. En: *Evaluación y conservación de biodiversidad en paisajes fragmentados de Mesoamérica*. C. A. Harvey y J. C. Sáenz (eds.). INBio. Cap. 7: 179-196 pp.
- Romero, M.C., S. Castillo., H.V. Der Wal, 2000. “Análisis florístico de la vegetación secundaria derivada de la selva húmeda de Santa Cruz Tepetotutla (Oaxaca)”. *Boletín de Sociedad Botánica de México*, **67**: 89-106.
- Romo, R.M., 2005. “Efecto de la luz en el crecimiento de plántulas de *Dipteryx micrantha* Harms “Shihuahuaco” transplantadas a sotobosque, claros y plantaciones”. *Ecología Aplicada*, **4**(1-2): 1-8.

- Rzedowski, J., 1981. *Vegetación de México*. Ed. Limusa, México DF, México 504 p.
- Sánchez, B., M. Ruiz y M.M. Ríos, 2005. "Materia orgánica y actividad biológica del suelo en relación con la altitud, en la Cuenca del Rio Maracay, Estado Aragua". *Agronomía Trop.*, **55**(4): 507-534.
- Sánchez, D., E. Arends, A. Villareal y J. Serrano, 2008. "Composición florística de la regeneración natural en aéreas de aprovechamiento forestal, Estación Experimental Caparo, Barinas-Venezuela". *Revista Forestal Latinoamericana*, **23**(1): 35-52.
- Simonetti, J.A., M. Moraes, O. Bustamante y A.A. Grez, 2001. *Regeneración de bosques tropicales fragmentados del Beni, Bolivia. En: Regeneración y silvicultura de bosques tropicales en Bolivia*. Mostacedo, B. y T.S. Fredericksen (eds.). Proyecto de manejo forestal sostenible (BOLFOR), Santa Cruz, Bolivia. pp. 139-155.
- Smith, D.M., B.C. Larson, M.J. Kelty, P. Mark S. Ashton, 1997. *The practice of silviculture applied forest ecology*. Ninth edition. 525 pp.
- Toledo, M., J. Salick, B. Loiselle y P. Jorgensen, 2005. "Composición florística y uso de bosques secundarios en la Provincia Guarayos, Santa Cruz, Bolivia". *Rev. Bol. Ecol.*, **18**: 1-16.
- Tudela, F., 1989. *La modernización forzada del trópico: El caso de Tabasco*. Proyecto integrado del Golfo. (eds.). El Colegio de México, CNVESTAV, FIAS, UNRISD. 477 pp.
- Valle-Arango, J.I., 2003. "Descomposición de la hojarasca fina en bosques pantanosos del Pacífico Colombiano". *Interciencia*, **28**(3): 148-153.
- Vázquez-Yanes, C., 1997. *Como viven las plantas. La ciencia para todos*. (eds.) Secretaría de Educación Pública, Fondo de Cultura Económica, Consejo de Ciencia y Tecnología. México, DF, 93 pp.
- Vázquez-Yanes, C., A. Orozco, M. Rojas, M.E. Sánchez, V. Cervantes. 1997. *La reproducción de las plantas: Semillas y meristemos* (eds.) Fondo de Cultura Económica. La Ciencia para todos. 164 pp.
- Webb, C.O., G.S. Gilbert & M.J. Donoghue, 2006. "Phylodiversity dependent seedling mortality, size structure, and disease in a Bornean rain forest". *Ecology*, **87**(7) Supplement: S 123-S131.
- Yamamoto, S., 2000. "Forest gap dynamics and tree regeneration". *J. For. Res.*, **5**: 223-229.
- Zarco, E.V.M., 2007. "Estructura y diversidad de la vegetación arbórea en el Parque Estatal Agua Blanca, Macuspana, Tabasco". Tesis de Maestría, Colegio de Posgraduados, Montecillo, Texcoco, Estado México. 81 pp.

Recibido: 10 mayo 2010. Aceptado: 13 mayo 2011.