



El Colegio de la Frontera Sur

La estructuración de la comunidad arbórea de la selva baja
inundable y la hipótesis del filtro ambiental

Tesis

presentada como requisito parcial para optar al grado de
Doctor en Ciencias en Ecología y Desarrollo Sustentable
Con orientación en Conservación de la Biodiversidad

Por

Gustavo Enrique Mendoza Arroyo

2020



El Colegio de la Frontera Sur

La estructuración de la comunidad arbórea de la selva baja
inundable y la hipótesis del filtro ambiental

Tesis

presentada como requisito parcial para optar al grado de
Doctor en Ciencias en Ecología y Desarrollo Sustentable
Con orientación en Conservación de la Biodiversidad

Por

Gustavo Enrique Mendoza Arroyo

2020



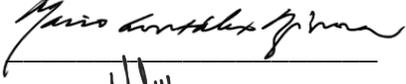
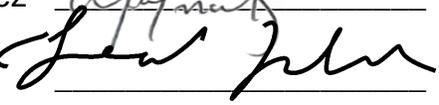
El Colegio de la Frontera Sur

Lerma, San Francisco de Campeche, 10 de Junio de 2020

Las personas abajo firmantes, miembros del jurado examinador de:

Gustavo Enrique Mendoza Arroyo

hacemos constar que hemos revisado y aprobado la tesis titulada: La estructuración de la comunidad arbórea de la selva baja inundable y la hipótesis del filtro ambiental para obtener el grado de **Doctor (a) en Ciencias en Ecología y Desarrollo Sustentable**.

	Nombre	Firma
Director	Dr. Alejandro Morón-Ríos	
Asesor	Dr. Mario González Espinosa	
Asesor	Dr. José Armando Alayón Gamboa	
Asesor	Dr. Pedro Antonio Macario Mendoza	
Sinodal adicional	Dra. Nuria Torrescano Valle	
Sinodal adicional	Dra. María Angélica Navarro Martínez	
Sinodal suplente	Dr. Gerald Alexander Islebe	

DEDICATORIA

AGRADECIMIENTOS

Expreso un enorme y sincero agradecimiento al Colegio de la Frontera Sur por las facilidades brindadas durante mis estudios y en el desarrollo del presente trabajo de investigación.

A mi Comité Tutelar: Dr. Alejandro Morón-Ríos, Dr. Mario González Espinosa, Dr. José Armando Alayón Gamboa y Dr. Pedro Antonio Macario Mendoza por su amistad, apoyo brindado y los conocimientos compartidos en el campo y en seminarios que fueron importantes para la realización de este trabajo. Sinceramente, muchas gracias.

A mis Síndos: Dra. Nuria Torrescano Valle, Dra. María Angélica Navarro Martínez y al Dr. Gerald Alexander Islebe, por las acertadas observaciones al presente trabajo.

A Yuriko Pilar Cruz Koizumi, Perla Ortíz Colín, Oscar Darinel Méndez López, Gabriela Elena Blanco González, Mario Alberto Morales Constantino, Félix Aureliano de la Cruz, Janeth Chan Morales, Jhoanny del C. Poot Castro, Geovanny Canul Hernández, Edwin Armin Poot Euan, Lucy del Carmén Aké Gutiérrez, Alfonso Díaz Montes y Jaime Ariel mis sinceros agradecimientos por ser grandes amigos y por el invaluable apoyo brindado para la realización del presente trabajo.

A la Dirección de la Reserva de la Biosfera Calakmul (CONANP) y al Tecnológico Nacional de México / IT de Chiná por las facilidades brindadas para la realización de la investigación de campo y experimental.

A las Autoridades Ejidales de la comunidad de Conhuas y en especial a la familia de Doña Vicenta y Don Emiliano por su amabilidad y facilidades brindadas.

A todos aquellas personas que por alguna circunstancia me brindaron su apoyo desinteresado para realizar y concluir este trabajo.

Gracias, a todos.

CONTENIDO

DEDICATORIA.....	i
AGRADECIMIENTOS	ii
RESUMEN	5
CAPITULO I Introducción.....	7
1.1. Referencias.....	12
CAPITULO II Beta-diversity patterns in seasonally flooded and upland guayacán forests along a waterlogging gradient in southern Yucatan, Mexico	19
Abstract.....	20
Methods	23
Results	26
Discussion.....	28
Conclusions.....	31
Literature Cited.....	32
CAPITULO III Dispersión y establecimiento de plántulas en dos ambientes contrastantes en la península de Yucatán, México	49
Resumen.....	49
Introducción.....	50
Métodos	52
Resultados	56
Discusión.....	58
Literatura citada	61
CAPÍTULO IV La supervivencia y desarrollo de plántulas de Brosimum alicastrum (Moraceae) y Psidium sartorianum (Myrtaceae) difieren en condiciones de inundación	73
Resumen:.....	74
Introducción.....	76
Materiales y Métodos	78
Resultados	83
Discusión.....	86

Conclusiones.....	92
Literatura citada	93
CAPÍTULO V Discusión y conclusiones generales	108
ANEXOS	116

RESUMEN

La estructuración de las comunidades de plantas se ha explicado por la influencia de la distancia geográfica y procesos como el filtro ambiental; sin embargo, el entendimiento de dichos procesos en la estructuración de las selvas estacionales inundables es un tema que ha recibido poca atención. Los objetivos de este trabajo fueron: (1) evaluar la influencia de la distancia geográfica y factores ambientales en el recambio de especies en un gradiente de inundación estacional entre los lomeríos que albergan la selva de guayacán (SG) y las depresiones inundables en donde se desarrolla la selva baja inundable (SBI); (2) cuantificar la dispersión de semillas entre las depresiones inundables y los lomeríos y evaluar el grado de limitación de la dispersión de semillas y la limitación en el establecimiento de plántulas y (3) evaluar el efecto de la sequía e inundación sobre la supervivencia y crecimiento de juveniles de *Brosimum alicastrum* Sw. y *Psidium sartorianum* (O. Berg.) Nied. Para atender el primer objetivo, se realizó un inventario de árboles en 152 parcelas de 500 m² establecidas en la SBI (n=60) y SG (n=92) y se registraron en cada parcela las variables climáticas (temperatura y precipitación), geomorfológicas (curvatura de plano, curvatura de perfil, índice de humedad topográfica) y topográficas (elevación, pendiente). Para el segundo objetivo se recolectaron semillas de árboles durante dos años mediante 216 trampas de semillas de 1 m² cada una, las cuales se distribuyeron en tres transectos (72 trampas por transecto), cada transecto cubrió una distancia de 250 m desde las depresiones inundables hacia los lomeríos, además en la ubicación de cada trampa instalada se registraron los árboles y juveniles. Para el tercer objetivo, se estableció un experimento en vivero forestal durante 120 días a partir del cual se evaluaron la supervivencia, crecimiento (altura, número de hojas) y acumulación de biomasa en juveniles de *B. alicastrum* y *P. sartorianum* en tres condiciones experimentales: sequía, riego regular e inundación. Cada condición experimental conto con 45 individuos de cada especie. Se encontró que los factores ambientales explicaron 12 % del recambio de especies mientras que la distancia geográfica explicó 6 % y que la media comunitaria ponderada incrementa desde las depresiones hacia los lomeríos. La dispersión de semillas fue limitada y no se encontró coincidencia entre la lluvia de semillas y las poblaciones de

juveniles. La inundación causó una disminución significativa de la supervivencia de los juveniles de *B. alicastrum*, mientras que los individuos de *P. sartorianum* fueron tolerantes a la inundación y la sequía. La inundación limitó el crecimiento (altura y número de hojas) y acumulación de biomasa en las dos especies estudiadas. Estos resultados contribuyen a explicar la ausencia de *B. alicastrum* en ambientes inundables y su presencia en selvas con suelos bien drenados, como en los lomeríos adyacentes a las depresiones. La evidencia encontrada señala que los factores ambientales contribuyen a explicar el recambio de especies en las depresiones inundables, la dispersión limitada y establecimiento limitado de las especies y con la evidencia experimental de la supervivencia de los juveniles en condiciones de inundación. Se concluye que la inundación estacional es un factor abiótico que actúa como un filtro ambiental, proceso que tiene un papel importante en la estructuración de la comunidad arbórea que se establece en las depresiones inundables. Se pudo probar que la inundación actúa como filtro ambiental e influye en la estructuración del conjunto de especies arbóreas de las depresiones inundables y los montículos adyacentes en las selvas bajas subperennifolias inundables del sur de la península de Yucatán.

Palabras clave: dispersión limitada, diversidad beta, establecimiento, heterogeneidad ambiental, inundación.

CAPITULO I

Introducción general

La diversidad beta es un concepto fundamental en ecología y describe la disimilitud en la composición de especies entre pares de sitios (Whittaker 1960). La diversidad beta puede descomponerse en dos elementos: reemplazo y anidamiento de especies (Baselga 2010; Legendre 2014). El reemplazo de especies refleja su recambio a lo largo de un gradiente espacial o ambiental, mientras que el anidamiento representa los procesos no aleatorios respecto de la ganancia o pérdida de especies (Baselga 2010, 2013). El concepto de diversidad beta se ha empleado para esclarecer el debate que persiste en la teoría ecológica acerca de los procesos que subyacen a la estructuración de las comunidades vegetales (Vellend 2010, Condit et al. 2002).

En el debate mencionado, la perspectiva neutral sugiere que los procesos que ocurren a escala regional, tales como la dispersión de las semillas, son predominantes en la estructuración de las comunidades (Hubbell 2001), y supone que los individuos son funcionalmente equivalentes (Hubbell 2005, 2006). De esta manera, la diversidad beta estará influenciada por la dispersión limitada, pero no tanto por las condiciones ambientales (Chase y Myers 2011). En la otra parte del debate se encuentran los procesos determinísticos (gradientes ambientales e interacciones entre poblaciones coexistentes) que dan lugar al concepto de nicho ecológico (Hutchinson 1958), el cual define las diferentes condiciones ambientales óptimas para determinados grupos de especies, que resulta en cambios en la diversidad beta a lo largo del gradiente ambiental (Vellend 2010, Chase y Myers 2011). Debido a que la dispersión de las semillas no es relevante para esta perspectiva, no se anticipa la estructura espacial entre sitios (Hubbell 2001).

El filtro ambiental es un proceso que involucra la selección de las especies (Keddy 1992) y ocurre cuando una especie alcanza a colonizar un sitio, pero no tiene éxito en su establecimiento o persistencia (Kraft et al. 2015). De esta manera, el ambiente impone filtros abióticos (por ej.: sequía, inundación) que seleccionan especies de entre

el conjunto regional que poseen características que les permiten establecerse en determinados hábitats (Keddy 1992) derivando en la coexistencia de especies con atributos funcionales similares (Keddy 1992; Violle et al. 2007).

Un resultado de la operación del filtro ambiental es que la riqueza local de especies en los hábitats más estresantes puede ser sólo una parte de la riqueza local que incluye a los fragmentos forestales circundantes (Kraft et al. 2015; Cadotte y Tucker 2017). Otras evidencias del filtro ambiental son: (a) cambios en la abundancia de las especies (Kraft et al. 2015), (b) cambios en los valores medios de los rasgos funcionales de las especies (Fortunel et al. 2014), y (c) agrupamiento filogenético (Kraft et al. 2015). Específicamente, el agrupamiento filogenético hace referencia a una comunidad local que se ha estructurado mediante mecanismos no aleatorios a partir de especies estrechamente relacionadas, esto es, una “comunidad filogenéticamente agrupada”; mientras que una “comunidad filogenéticamente sobre-dispersa” es aquella cuyos miembros están relacionados en menor medida (Pontarp et al. 2013).

Sin embargo, el marco teórico desarrollado en torno a la estructuración de las comunidades vía la operación de un filtro ambiental (Keddy 1992) incluye probar otros procesos como la tolerancia de las especies a condiciones abióticas estresantes, competencia y dispersión (Kraft et al. 2015). Esto es debido a que un filtro ambiental severo puede generar patrones de convergencia o agrupamiento (Weiher et al. 1998), de igual manera que la competencia puede derivar en patrones similares (Chesson 2000) por la reducción de los valores de los rasgos funcionales y por pequeñas diferencias en el nicho (Cadotte y Tucker 2017).

Además, para probar la hipótesis de la operación de algún filtro ambiental se requiere demostrar que las especies pueden alcanzar determinados hábitats o sitios, pero que no son capaces de tolerar las condiciones abióticas; es decir, aunque pueden colonizar los sitios no son capaces de establecerse, ni de persistir en ellos (Kraft et al. 2015). Al respecto, la evidencia principal proviene de la cuantificación de la llegada de semillas a través de sus agentes naturales de dispersión (Wright et al. 2005) o a través de

inferencias basadas en la proximidad geográfica de la fuente de dispersión. Diversos estudios se han dedicado a analizar las implicaciones de la dispersión en el establecimiento de plántulas y se han complementado con estudios que consideran las diferentes etapas de vida de las especies arbóreas, siendo la etapa inicial de plántula aquella sobre la cual actúa el filtro ambiental (Baldeck et al. 2013).

Además de demostrar la contribución de la dispersión de semillas, se requiere de experimentos para evaluar la tolerancia de las especies ante factores abióticos en ausencia de otras especies competidoras o enemigos naturales. Esto puede permitir entender con mayor claridad el efecto de los factores abióticos que influyen en el desarrollo, establecimiento y reclutamiento de las plántulas (Meli et al. 2015; Cadotte y Tucker 2017; Araújo da Paz et al. 2017; Conserva et al. 2018).

La disponibilidad de nutrimentos en el suelo y la variación topográfica tienen un papel importante en la estructuración de los bosques tropicales (Kraft et al. 2008; Baldeck et al. 2013; Andersen et al. 2014; Fortunel et al. 2014). Sin embargo, recientemente ha cobrado atención el efecto de las inundaciones como un filtro ambiental que influye en la distribución de especies y estructura de los bosques tropicales (Wittmann et al. 2006; Umaña et al. 2012; Pitmann et al. 2014; Aldana et al. 2017; Luize et al. 2018; Mori et al. 2018; Oliveira et al. 2018). El anegamiento influye en el establecimiento de las plántulas de especies arbóreas (Meli et al. 2015; Conserva et al. 2018) y puede potenciar los procesos de especialización y diversificación en las zonas bajas y con mayor susceptibilidad a la inundación (Wittmann et al. 2013; Luize et al. 2018), e incluso puede propiciar la dominancia de algunas especies (López y Kursar 2007).

Las condiciones de inundación estacional también actúan sobre las plantas jóvenes de especies arbóreas y provocan limitación en su crecimiento (López y Kursar 2003; Almeida et al. 2018), pérdida de hojas (Parolin 2001; Schöngart et al. 2002; Hawes y Peres 2016), disminución de la acumulación de biomasa total (Schranm et al. 2005) y efectos negativos sobre la longitud de las raíces y la proporción raíz:tallo (López y Kursar 1999). Como respuesta al estrés generado por la inundación, algunas especies

han desarrollado la producción de raíces aéreas (Wittmann y Parolin 2005) y otros ajustes morfo-fisiológicos, que permiten su supervivencia en condiciones de anegamiento prolongado (De Simone et al. 2003; Soares et al. 2018). Los patrones y mecanismos del establecimiento de las plantas jóvenes de árboles ayudan a explicar la distribución de los individuos adultos en gradientes de inundación (Parolin 2002) con consecuencias en la composición florística y estructura de la comunidad vegetal (Pitman et al. 2014; Assis et al. 2015; Myster 2015; Araújo da Paz et al. 2017).

En la península de Yucatán (PY) han sido pocos los esfuerzos dedicados a entender los procesos que intervienen en la estructuración de las comunidades y únicamente se han realizado estudios en las etapas sucesionales de las selvas bajas no inundables que consideran grupos funcionales (López-Martínez et al. 2013) y diversidad funcional (Sanaphre-Villanueva et al. 2017). No se dispone de estudios acerca de la influencia de factores abióticos como la inundación, condición que se presenta en la selva baja inundable (SBI) en dicha región. De manera diferente a las selvas amazónicas inundables, en la SBI el anegamiento rara vez alcanza un nivel superior a un metro de profundidad, el cual se mantiene por un período de solamente escasas semanas (Olmsted y Durán 1986).

Esto se debe a que en la porción sur de la PY el paisaje kárstico se caracteriza por tener depresiones poco profundas, intercaladas con colinas de baja elevación; las diferencias de elevación en el gradiente entre los rodales del bosque inundado estacionalmente y el bosque de guayacán son de 10-20 metros de elevación y generalmente dentro de menos de 500 m de distancia (Lundell 1934; Miranda 1958; Duch-Gary 1989; Beach et al. 2016). A pesar de las distancias cortas, estos ambientes pueden identificarse y delimitarse claramente por sus atributos topográficos, geomorfológicos y edáficos (Beach et al. 2008, 2016; Dunning et al. 2016). El estrés ambiental en las planicies inundadas estacionalmente puede durar de 1 a 6 meses durante la temporada de lluvias (Martínez y Galindo-Leal 2002; Palacio-Aponte et al. 2002). Además, la distribución intercalada de fragmentos de selva baja inundable y la selva de guayacán puede limitar la dispersión de semillas en los hábitats donde se

desarrollan estos dos tipos de bosque, es decir, depresiones y áreas elevadas. Estos atributos hacen que el gradiente de inundación entre la SBI y la SG sirva como un sistema útil para estudiar la influencia de factores abióticos (filtro ambiental local) y espaciales (distancia geográfica y dispersión) en la estructuración de estas formaciones de bosques tropicales.

Por lo que la propuesta de investigación se fundamentó en las siguientes interrogantes:

- 1.- ¿Los factores ambientales influyen de manera predominante en la estructuración de la selva baja inundable?
- 2.- ¿Existe dispersión de semillas de especies arbóreas típicas de la selva de guayacán hacia el interior de los bajos inundables?
- 3.- ¿La inundación es una condición abiótica estresante que actúa como un filtro ambiental en etapas tempranas de desarrollo de las plantas?

Los cuestionamientos anteriores sustentan la hipótesis general en la cual se planteó probar que las condiciones de inundación estacional que prevalecen en los bajos inundables constituyen un factor abiótico limitante para el establecimiento de las especies, es decir, en los bajos inundables opera un filtro ambiental que influye en la estructuración de la comunidad arbórea. Para abordar la hipótesis expuesta se plantearon los siguientes objetivos:

- 1.- Evaluar la influencia de los factores ambientales y distancia geográfica en el recambio de especies en el gradiente de inundación entre la selva baja inundable y selva de guayacán.
- 2.- Evaluar las limitaciones a la dispersión de semillas y establecimiento de especies entre dos ambientes contrastantes como son la selva baja inundable y de la selva de guayacán.
- 3.- Evaluar el efecto de la inundación sobre la supervivencia, desarrollo y acumulación de biomasa en plantas de *Brosimum aliscastrum* y *Psidium sartorianum* en condiciones experimentales.

Considerando lo anteriormente expuesto, se planteó la presente tesis titulada *La estructuración arbórea de la selva baja inundable y la hipótesis del filtro ambiental*. La investigación incluyó una fase de trabajo de campo y una experimental en un vivero forestal. La información se encuentra organizada en seis capítulos. El Capítulo I corresponde a la Introducción, en la que se detallan los antecedentes, la importancia, problemática y justificación de la tesis. En el Capítulo II, titulado *Beta-diversity patterns in seasonally flooded and upland guayacán forests along a waterlogging gradient in southern Yucatan, Mexico*, se analiza la influencia de la distancia geográfica y los factores ambientales en la estructuración de la comunidad de la selva baja inundable a partir de los datos de un inventario en campo. También se analizan los patrones de diversidad beta funcional a lo largo de un gradiente de inundación estacional. En el Capítulo III, titulado *Dispersión y establecimiento de plántulas en dos ambientes contrastantes en la península de Yucatán, México* se estudia la limitación de la dispersión de semillas y se evalúa la lluvia de semillas a lo largo de un gradiente desde la selva baja inundable hacia la selva mediana subcaducifolia. En el Capítulo IV, titulado *La supervivencia y desarrollo de plántulas de Brosimum alicastrum (Moraceae) y Psidium sartorianum (Myrtaceae) difieren en condiciones de inundación*, se estudia el efecto de la sequía y la inundación como factores abióticos que prevalecen en los bajos inundables y que pueden actuar como un filtro ambiental, con efectos sobre la supervivencia y el crecimiento de individuos juveniles. En el Capítulo V se presentan la discusión y conclusiones generales de la presente tesis. Al final, en una sección de Anexos se presentan los documentos requeridos para la obtención del grado, un artículo publicado y un artículo sometido a revisión; en ambos casos se trata de revistas indexadas en el *Journal Citation Reports (JCR)*.

1.1. Referencias

Aldana AM, Carlucci MB, Fine PVA, Stevenson PR. 2017. Environmental filtering of eudicot lineages underlies phylogenetic clustering in tropical South American flooded forests. *Oecologia* 183(2): 327–335.

- Almeida PHR, Franco AC, Piedade MTF, Vizoni-Scudeller V, Kruijt B, Ferreira CS. 2018. Flood tolerance in two tree species that inhabit both the Amazonian floodplain and the dry Cerrado savanna of Brazil. *AoBPlants* 10(6): 1-15.
- Andersen KM, Turner BL, Dalling JW. 2014. Seedling performance trade-offs influencing habitat filtering along a soil nutrient gradient in a tropical forest. *Ecology* 95(12): 3399–3413.
- Araújo da Paz A, Ribeiro C, Alves-Azevedo A, Rodrigues de Lima E, da Silva-Carmo FM. 2017. Induced flooding as environmental filter for riparian tree species. *Environmental and Experimental Botany* 139: 31-38.
- Assis RL, Wittmann F, Piedade MTF, Haugaasen T. 2015. Effects of hydroperiod and substrate properties on tree alpha diversity and composition in Amazonian floodplain forests. *Plant Ecology* 216(1): 41-54.
- Baldeck CA, Harms KE, Yavitt JB, Jhon R, Turner BL, Valencia R, Navarrete H, Bunyavejchewin S, Kiratiprayoon S, Yaacob A, Supardi, MNN, Davies SJ, Hubbell SP, Chuyong GB, Thomas DW, Dalling JW. 2013. Habitat filtering across tree life stages in tropical forest communities. *Proceedings of the Royal Society B.* 280(1766):e20130548
- Baldeck CA, Harms KE, Yavitt JB, Jhon R, Turner BL, Valencia R, Navarrete H, Davies SJ, Chuyong GB, Kenfack D, Thomas DW, Madawala S, Gunatilleke N, Gunatilleke S, Bunyavenjchewin S, Kiratiprayoon S, Yaacob A, Supardi MNN J. W. Dalling JW. 2013. Soil resources and topography shape local tree community structure in tropical forests. *Proceedings of the Royal Society B.* 280(1753): e20122532
- Baselga A. 2010. Partitioning the turnover and nestedness components of beta diversity. *Global Ecology and Biogeography* 19: 134-143.
- Baselga A. 2013. Separating the two components of abundance-based dissimilarity: balanced changes in abundance vs. abundance gradients. *Methods in Ecology and Evolution* 4(6): 552–557
- Beach T, Luzzadder-Beach S, Dunning N, Cook D. 2008. Human and natural impacts on fluvial and karst depressions of the Maya Lowlands. *Geomorphology* 101(2): 308-331.

- Beach T, Luzzadder-Beach S, Dunning N, Cook D. 2016. Climatic changes and collapses in Maya history. *Past Global Changes* 42(2): 66-67.
- Cadotte MW, Tucker CM. 2017. Should environmental filtering be abandoned? *Trends in Ecology and Evolution* 32(6): 429–437.
- Chase JM, Myers JA. 2011. Disentangling the importance of ecological niches from stochastic processes across scales. *Philosophical Transactions of The Royal Society B* 366(1753): 2351–2363.
- Chesson P. 2000. Mechanisms of maintenance of species diversity. *Annual Review of Ecology and Systematics*. 31: 343-366
- Condit R, Pitman N, Leigh EG, Chave J, Terborgh J, Foster RB, Nuñez P, Aguilar S, Valencia R, Villa G, Muller-Landau HC, Losos E, Hubbell SP. 2002. Beta-diversity in tropical forest trees. *Science* 295(5555): 666–669.
- Conserva A, Campana-Camargo JL, García de Santana D, Piedade MTF. 2018. Germinative behavior of ten tree species in white-water floodplain forest in central Amazonia. *Folia Geobotanica* 53(1): 89-101.
- De Simone O, Junk WJ, Schmidt W. 2003. Central Amazon floodplain forest: root adaptations to prolonged flooding. *Russian Journal of Plant Physiology* 50(6): 848-855.
- Duch-Gary J. 1989. Los bajos inundables (ak'alches) de la Península de Yucatán: las expectativas de una evaluación ambiental referida a su aprovechamiento. Universidad Autónoma Chapingo. Chapingo, Estado de México, México. 50 pp.
- Dunning NP, Griffin RE, Sever TL, Saturno WA, Jones JG. 2016. The nature and origins of linear features in the Bajo de Azúcar, Guatemala: Implications for ancient Maya adaptation to a changing environment. *Geoarchaeology, An International Journal* 32(1): 107-129.
- Fortunel C, Paine CET, Fine PVA, Kraft NJB, Baraloto C. 2014. Environmental factors predict community functional composition in Amazonian forests. *Journal of Ecology* 102: 145–155.
- Hawes JE, Peres CA. 2016. Patterns of plant phenology in Amazonian seasonally flooded and unflooded forest. *Biotropica* 48(4): 465-475.

- Hubbell SP. 2001. The unified neutral theory of biodiversity and biogeography. Princeton Univ. Press, Princeton, N.J
- Hubbell SP. 2005. Neutral theory in community ecology and the hypothesis of functional equivalence. *Functional Ecology* 19: 166–172
- Hubbell SP. 2006. Neutral theory and the evolution of ecological equivalence. *Ecology* 87(6): 1387–1398.
- Hutchinson GE. 1958. Concluding Remarks. *Cold Spring Harbor Symposia on Quantitative Biology* 22: 415-427.
- Keddy PA. 1992. Assembly and response rules: two goals for predictive community ecology. *Journal of Vegetation Science* 3(2): 157-164.
- Kraft NJB, Valencia R, Ackerly DD. 2008. Functional traits and niche-based tree community assembly in an Amazonian forest. *Science* 322(5901): 580–582
- Kraft NJB, Adler PB, Godoy O, James EC, Fuller S, Levine JM. 2015. Community assembly, coexistence and the environmental filtering metaphor. *Functional Ecology* 29(5): 592–599.
- Legendre P. 2014. Interpreting the replacement and richness difference components of beta diversity. *Global Ecology and Biogeography* 23(11): 1324–1334.
- López OR, Kursar TA. 1999. Flood tolerance of four tropical tree species. *Tree Physiology* 19(14): 925-932.
- López OR, Kursar TA. 2003. Does flood tolerance explain tree species distribution in tropical seasonally flooded habitats? *Ecophysiology* 136(2): 193-204.
- López OR, Kursar TA. 2007. Interannual variation in rainfall, drought stress and seedlings mortality may mediate monodominance in tropical flooded forests. *Oecologia* 154(1): 35-43.
- Luize BG, Magalhães JLL, Queiroz H, Lopes MA, Venticinque EM, Leão de Moraes Novo EM, Silva TSF. 2018. The tree species pool of Amazonian wetland forests: Which species can assemble in periodically waterlogged habitats? *Plos One* 13(5): e0198130.
- López-Martínez JL, Sanaphre-Villanueva L, Dupuy JM, Hernández-Stephanoni JL, Meave JA, Gallado-Cruz JA. 2013. β -diversity of functional groups of woody plants in a tropical dry forest in Yucatan. *Plos One* 8(9): e73660

- Lundell C. 1934. Preliminary sketch of the phytogeography of the Yucatan Peninsula. Carnegie Institute of Washington Publications 436: 257-321.
- Martínez E, Galindo-Leal C. 2002. La Vegetación de Calakmul, Campeche, México. Boletín de la Sociedad Botánica de México 71: 7-32.
- Meli P, Rey-Benayas JM, Martínez-Ramos M, Carabias J. 2015. Effects of grass clearing and soil tilling on establishment of planted tree seedlings in tropical riparian pastures. *New Forest* 46(4): 507-525.
- Miranda F. 1958. Estudios acerca de la vegetación. In: Beltrán, E. (ed.). Los Recursos Naturales del Sureste y su Aprovechamiento. Tomo II. Instituto Mexicano de Recursos Naturales no Renovables. México, D.F., México. Pp. 215-271.
- Myster RW. 2015. Flooding x tree fall gap interactive effects on blackwater forest floristics and physical structure in the Peruvian Amazon. *Journal of Plant Interactions* 10(1): 126-131.
- Oliveira WL, Medeiros MB, Simon MF, Hay J, ter Steege H. 2018. The role of recruitment and dispersal limitation in trees community assembly in Amazonian forests. *Plant Ecology & Diversity* 11: 1-12
- Olmsted I, Durán R. 1986. Aspectos ecológicos de la selva baja inundable de la reserva de Sian Ka'an, Quintana Roo, México. *Biotica* 11(3): 151-179
- Palacio-Aponte GA, Noriega-Trejo R, Zamora-Crescencio P. 2002. Caracterización físico-geográfica del paisaje conocido como "bajos inundables". El caso del área natural protegida Balamkín, Campeche. *Investigaciones Geográficas* 49: 57-73.
- Parolin P. 2001. Seed germination and early establishment of 12 tree species from nutrient-rich and nutrient-poor Central Amazonian floodplains. *Aquatic Botany* 70(2): 89-103.
- Parolin P. 2002. Submergence tolerance vs escape from submergence: two strategies of seedlings establishment in Amazonian floodplains. *Environmental and Experimental Botany* 48(2): 177-186.
- Pitman NCA, Guevara Andino JE, Aulestia M, Cerón CE, Neill DA, Palacios W, Rivas-Torres G, Silman MR, Terborgh JW. 2014. Distribution and abundance of tree species in swamp forests of Amazonian Ecuador. *Ecography* 37(9): 902-915

- Pontarp M, Sjöstedt J, Lundberg P. 2013. Experimentally induced habitat filtering in marine bacterial communities. *Marine Ecology Progress Series* 477: 77–86.
- Sanaphre-Villanueva L, Dupuy JM, Andrade JL, Reyes-García C, Paz H, Jackson PC. 2016. Functional diversity of small and large trees along secondary succession in a tropical dry forest. *Forests* 7(8):e7080163
- Schöngart, J, Piedade MTF, Ludwingshausen S, Horna V, Worbes M. 2002. Phenology and stem growth periodicity of tree species in Amazonian floodplain forest. *Journal of Tropical Ecology* 18(4): 581-597.
- Schranm MM, Furtado de Almeida AA, Pinto-Gomes F, Oliveira-Mangabeira PA. 2005. Effects of soil flooding of leaf gas exchange and growth of two neotropical pioneer tree species. *New Forests* 29(2): 161-168.
- Soares JF, Soares M, Mugnol D, Fatarelli L, Santiago EF, Mussury RM, Quintao-Scalon SP. 2018. Morphophysiological responses of *Ormosia arborea* (Fabaceae) seedlings under flooding and post-flooding condition. *Australian Journal of Botany* 66(7): 489-499.
- Umaña MN, Correa DF, Cano Á, Casas LF, Cárdenas S, Villanueva B, Stevenson P. 2018. Diversity of dispersal systems in Igapó Forests: An analysis of local tree diversity, species turnover, and dispersal systems. En: Myster R. W. (Eds). *Igapó (Black-water flooded forest) of the Amazon Basin*. Springer Cham. 23-35 pp.
- Vellend M. 2010. Conceptual synthesis in community ecology. *The Quarterly Review of Biology* 85(2): 183-206.
- Violle C, Navas M-L, Vile D, Kazakou E, Fortunel C, Hummel I, Garnier E. 2007. Let the concept of trait be functional! *Oikos* 116(5): 882–892.
- Weiher E, Clarke GDP, Keddy PA. 1998. Community Assembly Rules, Morphological Dispersion, and the Coexistence of Plant Species *Oikos* 81(2): 309-322.
- Whittaker RH. 1960. Vegetation of the Siskiyou Mountains, Oregon and California. *Ecological Monographs*. 30(3): 280-338.
- Wittmann F, Parolin P. 2005. Aboveground roots in Amazonian floodplains trees. *Biotropica* 37(4): 609-619.

- Wittmann F, Schöngart J, Montero JC, Motzer T, Junk WJ, Piedade MTF, Queiroz HL, Worbes M. 2006. Tree species composition and diversity gradients in white-water forests across the Amazon Basin. *Journal of Biogeography* 33(8): 1334-1347.
- Wittmann F, Householder E, Piedade MTF, Lopes de Assis R, Schöngart J, Parolin P, Junk WJ. 2013. Habitat specificity, endemism and the neotropical distribution of Amazonian white-water floodplain trees. *Ecography* 36(6): 690-707.
- Wright SJ, Muller-Landau HC, Calderon O, Hernández A. 2005. Annual and spatial variation in seedfall and seedling recruitment in a neotropical forest. *Ecology* 86(4): 848-860

CAPITULO II

Beta-diversity patterns in seasonally flooded and upland *guayacán* forests along a waterlogging gradient in southern Yucatan, Mexico

Submitted to Biotropica

TITLE PAGE

LRH: Mendoza-Arroyo *et al.*

RRH: β -diversity Patterns of Seasonally Waterlogged Forests

Beta-diversity patterns in seasonally flooded and upland *guayacán* forests along a waterlogging gradient in southern Yucatan, Mexico

Gustavo E. Mendoza-Arroyo¹, Alejandro Morón-Ríos¹, Mario González-Espinosa², José A. Alayón-Gamboa¹, Pedro Antonio Macario-Mendoza³

¹Departamento de Conservación de la Biodiversidad, El Colegio de la Frontera Sur (ECOSUR), Av. Rancho, Polígono 2A, Ciudad Industrial de Lerma, 24500 San Francisco de Campeche, Campeche, México;

²Departamento de Conservación de la Biodiversidad, El Colegio de la Frontera Sur (ECOSUR), Carretera Panamericana y Periférico Sur s/n, 29290 San Cristóbal de Las Casas, Chiapas, México;

³Departamento de Agricultura, Sociedad y Ambiente, El Colegio de la Frontera Sur (ECOSUR), Avenida Centenario km 5.5, Colonia Pacto Obrero Campesino, 77014 Chetumal, Quintana Roo, México.

ABSTRACT

The influence of geographic distance and local environmental factors on the tree species turnover in forested landscapes remains as a scarcely known central theme of community ecology. In particular, we know little on how distance and local environment filters determine the assemblage of tree communities in contrasting abiotic conditions. We analyze a data set including 7050 trees within 152 plots along a waterlogging gradient from seasonally flooded forest (SFF) in lowland flats to *guayacán* forests (GF) in upland well-drained gentle rolling hills in the southern Yucatán Peninsula, Mexico. We used multiple regression models based on distance matrices; functional beta diversity was analyzed with the Raup-Crick null model, and we assessed the relationship between the community weighted mean (*CWM*) and the waterlogging gradient. We found that geographic distance and environmental factors have a different influence on each of these two habitat types. Functional beta diversity increased along the waterlogging gradient, and results in both habitats were more dissimilar than expected by chance; *CWM* increased from the flooded depressions up to the hills. We conclude that waterlogging works as an environmental filter that influences the assemblage of tree species in SFF sites. In spite of the close vicinity of the SFF and GF stands, their respective tree species assemblages are more dissimilar than expected by chance indicating that geographic distance is not the foremost factor in structuring the flooded lowland forest formations studied.

KEY WORDS

Key words: community-weighted mean; convergence; dispersal; environmental heterogeneity; lowland; Raup-Crick; Yucatan Peninsula.

BIOTIC, ABIOTIC AND HISTORICAL FACTORS AND PROCESSES HAVE INFLUENCE THE ASSEMBLING OF ECOLOGICAL COMMUNITIES (Mittelbach & Schemske 2015, Ricklefs & He 2016). In particular, in tree assemblages it has not been elucidated the relative role of deterministic versus neutral processes (Jabot *et al.* 2008). Niche theory proposes that deterministic processes play a dominant role at local spatial scales

(Weiher *et al.* 2011), where species possess habitat-specific adaptations and different habitats contain species that differ in their niche requirements (Chase & Myers 2011); species coexistence is a consequence of their differences in using space and resources (Chase & Leibold 2003). On the other hand, neutral theory suggests that dispersal is the major force in structuring communities at regional scales and may explain isolated communities (Hubbell 2001, Vellend 2010). In this latter scenario, individuals of different species are considered as functionally similar (Hubbell 2005, 2006). Even though both types of processes may operate simultaneously, it is now recognized that their relative contribution to the organization of communities vary with the spatial scale (Condit *et al.* 2002, Chase 2014).

Understanding patterns of beta diversity that derive from stressful environments (e.g. drought, waterlogging) may help to predict responses of tree assemblages to trends driven by climatic change. Under these local restrictive conditions the action of deterministic processes like the environmental filter it is expected (Cornwell & Ackerly 2009). Waterlogging stress gradients imply a patterning of disturbance between inundated and non-inundated areas, each one with a distinctive set of species (Arias *et al.* 2018); these gradients may serve as a model to disentangle processes structuring tree communities (Cadotte & Tucker 2017). Substrate properties, hydroperiod and their temporal dynamics (Assis *et al.* 2015) may select for mean values and variation of functional traits of the tree species (Fortunel *et al.* 2014).

Functional and phylogenetic diversity have been called to understand patterns of community structure (Hubbell 2005, Laliberté & Legendre 2010, Kraft *et al.* 2010, Kunstler *et al.* 2012, 2016); the effects of processes implied by niche and neutral theories on the spatial variation of distribution of species have been elucidated through the use of null models of beta diversity (Chase *et al.* 2011, Chase & Myers 2011). Yet it is not still settled the relative influence of deterministic and random processes on beta diversity of seasonally flooded habitats (Jabot *et al.* 2008, González-Caro *et al.* 2014, Aldana *et al.* 2017, Stevenson *et al.* 2018). Patterns emerging from the use of the community weighted mean (CWM) in a number of habitats may help to understand structuring communities, in particular those processes related to environmental filter and competition. A major prediction states that CWM values will be low in sites

where stressful conditions prevail and will increase along more intense competition in more benign habitats. Community assembling processes in seasonally waterlogged forests may be influenced by deterministic factors such as the environmental filter (Kraft *et al.* 2008, Pitman *et al.* 2014). Phylogenetic diversity patterns reveal grouping of functional traits (González-Caro *et al.* 2014, Aldana *et al.* 2017, Asefa *et al.* 2017), suggesting the influence of abiotic factors as the environmental filter in the structuring of communities at local scales (e.g. $100 \times 100\text{ m}$; Asefa *et al.* 2017).

The southern portion of the Yucatan Peninsula (YP) is a karstic landscape located between 18-20° N with shallow seasonally flooded depressions interspersed with low elevation hills (Duch-Gary 1989, Beach *et al.* 2016); elevation gradients between stands of the seasonally flooded forest (SFF) and the *guayacán* forest usually are 10-20 m (Lundell 1934, Miranda 1958), usually within 500 m distance. Notwithstanding the short distances implied, these habitats can be clearly identified by their topographical, geomorphological and edaphic factors (Beach *et al.* 2008, 2016, Dunning *et al.* 2016). Environmental stress in the seasonally flooded lowland flats may last 1-6 months during the rainy season (Martínez & Galindo-Leal 2002, Palacio-Aponte *et al.* 2002). In addition, the interspersed distribution of SFF and GF fragments may impose limitation on seed dispersal across habitats where these two forest types develop, i.e. depressions and elevated areas, respectively. These attributes make the waterlogging gradient along which SFF and GF distribute a useful system to study the influence of deterministic abiotic (local environmental filter) and neutral (geographic distance and dispersal) factors in the structuring of these tropical forest formations.

We assessed the influence of environmental factors and geographic distance on the turnover of SFF and GF species along a waterlogging gradient encompassing terrain depressions where SFF develops up to well-drained low hills with GF. We propose that the influence of environmental factors on species turnover predominates in SFF and decreases in non-flooded GF habitats. Also, we propose that beta functional diversity and the CWM increase from waterlogged areas towards upland sites. Based on these predictions, we aim to make inferences on mechanisms that may intervene in structuring these two types of tropical forests.

METHODS

STUDY AREA AND FOREST TYPES.—The study was conducted in the southern portion of the Yucatan Peninsula (YP), Mexico (18° 31'–19° 3' N, 89° 48'–90° 10' W) in the municipality of Calakmul (State of Campeche), within a karstic landscape of $\approx 2,340 \text{ km}^2$ ($39 \times 60 \text{ km}$) including portions of two natural protected areas: Balam-kin and Balam-kú (Fig. 1). The climate is warm-sub-humid with a monzonic rainfall pattern (Orellana *et al.* 2009, Márdero *et al.* 2014); mean annual temperature is 25.9° C (<http://smn.cna.gob.mx>) and annual rainfall is 948 mm (Márdero *et al.* 2014).

The GF develops in low hills with rocky, well-drained leptosols (Wendelken & Martin 1987, Martínez & Galindo-Leal 2002), and is dominated by *Guaiacum sanctum* L. (*guayacán*; Wendelken & Martin 1987, Martínez & Galindo-Leal 2002). In Mexico, the largest remaining populations of *G. sanctum* are found in the central part of the State of Campeche (Fig. 1; López-Toledo *et al.* 2011). In the YP the presence of *G. sanctum*, along with *Thouinia paucidentata* and *Manilkara zapota* is related to old-growth forests in good conservation conditions (Weterings *et al.* 2008, Mendoza-Arroyo *et al.* 2011). The SFF develops in depressions called *bajos* (Lundell 1934, Miranda & Hernández Xolocotzi 1963, Dunning *et al.* 2016), which are small lowland flats with gleysols that remain flooded for long periods of time due to their high content of clays (Duch-Gary 1989, Beach *et al.* 2018). Detailed data on the physical and chemical soil variables from lowland sites is scarce, limiting comparisons with nearby elevated sites (Table S1; Duch-Gary 1989; Mariaca-Méndez *et al.* 1991; Beach *et al.* 2018). The SFF is a seasonal forest formation endemic to the YP (Olmsted *et al.* 1994, Tun-Dzul *et al.* 2008). The dominant tree species is *Haematoxylum campechianum* L. (*palo de tinte*), which forms mono-dominant stands locally called *tintales* (Pennington & Sarukhán 2005). In addition, the SFF harbors a number of endemic tree species (Díaz-Gallegos *et al.* 2002) and a high species diversity of epiphytes (Pérez-Salicrup 2004).

TREE INVENTORY AND FUNCTIONAL TRAITS.—A tree inventory was obtained in 152 circular plots (500 m² each; $n = 60$ plots in SFF stands; $n = 92$ plots in GF). All trees with DBH ≥ 10 cm were counted and measured; individuals with DBH = 3.0-9.9 cm were counted and measured within a circular subplot of

100 m². The height and DBH of each tree (7050 stems) were recorded as functional attributes of species included in the study plots. Tree height is related to climate and soil conditions and it reflects life strategy (Corneliessen *et al.* 2003); it can be associated with tolerance, competitive ability and resistance to stress and disturbance (Westoby *et al.* 2002), and it reflects a compensation of the biophysical limitations imposed on water flow inside the plant and the ensuing competitive ability (Kunstler *et al.* 2016). Tree height (*Ht*) was measured as the length from ground level up to the highest photosynthetically active part of the plant, with a precision of 0.1 degree with a Haglöf[®] digital clinometer type HCH (Westoby *et al.* 2002). Measures of DBH may represent a proxy for both maximal height and individual size (Kraft *et al.* 2008); in addition, DBH indicates adaptation to local conditions (Lohbeck *et al.* 2013). We measured DBH to the nearest centimeter with a Haglöf[®] diametric tape.

GEOGRAPHIC DISTANCE AND ENVIRONMENTAL VARIABLES.—Geographic distance was used as a proxy for dispersal. Distance matrices were constructed by calculating the geographic distance between pairs of plots, using the coordinates at the center of each plot. The distances between pairs of plots were calculated with the tool Distance Matrix of the QGIS software (v. 2.18.7., <http://www.qgis.com>). We built environmental distance matrices for each climatic (temperature and rainfall), topographical (elevation and slope angle), and geomorphological variables (plan curvature, profile curvature and topographical wetness index) from the Euclidean distances between plot pairs. We also built an environmental distance matrix that included all the previously mentioned variables. Mean annual temperature (Chelsa_bio10_01) and rainfall (Chelsa_bio12_01) were obtained from bioclimatic data in CHELSA (Karger *et al.* 2017), with 30 arc-seconds (approximately 1 km). Topographical and geomorphological variables were obtained from a digital elevation model (DEM) with a 15 m resolution (<http://www.beta.inegi.com.mx>). Modules Morphometry and Hydrology of the software SAGA GIS (v. 2.3.2 <http://www.saga-gis.com>) were used to process the DEM; the output provided the following variables: slope (percent), plan curvature, profile curvature, and SAGA wetness index. Elevation was measured in each plot with a GPS device (GPSmap 60CSx).

WATERLOGGING GRADIENT.—The waterlogging gradient was defined with uncorrelated variables only. Topographical and geomorphological variables were ordered along a gradient encompassing from sites with deficient drainage up to well-drained plots, with a combination of the variables with a principal component analysis (PCA). Values along the *PCI* were used to define positions on the waterlogging gradient (Fig. 2).

ANALYSIS.—To examine dissimilarity in floristic composition between forests types, ordination diagrams were created using a Non-metric Multidimensional Scaling (NMDS), using species abundance and the Bray-Curtis similarity index in the *vegan* package (Oksanen *et al.* 2017) of the R software (v. 3.2.5). To evaluate differences in the data, one-way analyses of similarity (ANOSIMs) were performed, with forest type (SFF or GF) as factor, based on the Bray-Curtis similarity matrix.

We used the Bray-Curtis dissimilarity index on floristic composition between pairs of plots to assess the influence of geographic distance and environmental factors on beta diversity. Afterwards, we used multiple regressions based on distance matrices (MRM) with 1000 permutations (Legendre *et al.* 1994, Lichstein 200). The MRM procedure is similar to a Mantel partial test and can be used to examine correlation between explanatory distance-dependent and distance-independent matrices, i.e. to determine the explanatory power of distance-independent matrices. Beta diversity (Bray-Curtis dissimilarity) was used as a response variable and geographic and environmental (climatic, topographical, and geomorphological variables) distances were used as explanatory variables. The MRM procedure was effected for the whole set of plots and separately with data of SFF and GF plots; the MRM test is available in the ‘*ecosdist*’ package of the R program v. 3.2.5 (Goslee & Urban 2007).

The Raup-Crick dissimilarity measure (Raup & Crick 1979), modified by Chase *et al.* (2011), was used to analyze beta diversity patterns that could be related to underlying mechanisms of community structure. Raup-Crick dissimilarity has been employed to determine the relative influence of stochastic and deterministic processes (Chase & Myers 2011; Chase *et al.* 2011); a null model is used to compare

beta diversity of different types of habitats, irrespective of their differences in alpha diversity, allowing inferences on possible underlying mechanisms if beta diversity differences differ from what it would be expected by chance (Chase *et al.* 2011). The community weighted mean (*CWM*) of functional traits was used to calculate the dissimilarity between pairs of plots as a measure of functional beta diversity.

Values were standardized according to Chase *et al.* (2011). Values of the Raup-Crick variable close to zero are associated to communities mostly structured by stochastic processes while values close to -1 suggest community organization driven by deterministic processes and are more similar than expected by chance due to operation of the environmental filter (abiotic processes); values close to +1 indicate that deterministic factors favor the organization of dissimilar communities and reflect either an association with the biotic filter (competition) or that dispersal among sites is very low. Standardized values of functional beta diversity were related to the waterlogging gradient (Chase & Myers 2011; Chase *et al.* 2011, Spasojevic *et al.* 2014).

For each plot we calculated the *CWM* and the community weighted variance (*CWV*) of functional traits (height and DBH) to assess functional diversity along the waterlogging gradient (*PCI*). The *CWM* allows to examine how values of dominant traits of tree assemblages may relate to environmental gradients and to explore patterns derived from metacommunity theory (Duarte *et al.* 2018).

We calculated *CWM* for each functional trait as the abundance-weighted mean for tree species in a given community (Garnier *et al.* 2004). We calculated *CWM* with values of functional traits to represent functional dominance using equations proposed by Enquist *et al.* (2015). The *CWV* is an indicator of functional diversity allowing an estimate of each species' contribution. To analyze variations in functional diversity (*CWM* and *CWV*) along the environmental gradient (*PCI*), linear regressions were performed.

RESULTS

FLORISTIC SIMILARITY TURNOVER.— A total of 7050 trees were counted and measured in both types of forest (Table 1). Non-parametric ordination based on NMDS indicated that SFF plots tended to be more

similar in their species composition (Fig. 3), and that both types of forest harbor markedly different tree species assemblages (ANOSIM, $R_{global} = 0.465$, $P = 0.001$); when the data set included all plots in SFF and GF (Table 2). MRM test indicated that the explanatory power of geographic distance was higher ($R^2 = 0.123$, $P < 0.0001$) than that of the environmental distance ($R^2 = 0.084$, $P < 0.0001$).

Geographic distance contributed to explain in an opposite way the species turnover of both types of forest when they were separately analyzed with MRM. The proportion of variation in floristic similarity that could be explained by geographical distance in SFF was smaller than what could be accounted by environmental distance (6 vs 11%). On the contrary, the inverse occurred in GF (30 vs 25%). In both forests the spatially structured component explained a considerable proportion of the variation in floristic dissimilarity (SFF = 23% and GF = 31%). When separately assessed, the explanatory matrices of temperature, rainfall, elevation, slope and topographic wetness index contributed little to explain variation in floristic dissimilarity. Matrices of geomorphological variables (plan curvature and profile curvature) did not contribute to explain species turnover.

NON-RANDOM PROCESSES AND STRUCTURING OF COMMUNITIES.—The functional beta diversity based on the Raup-Crick null model calculated with the CWM of height indicated that plots were more dissimilar than expected by chance and were correlated with the waterlogging gradient (PCI ; Spearman rank correlation $r = 0.21$, $P = 0.009$, $n = 152$). Functional beta diversity tended to increase along the waterlogging gradient from sites with deficient drainage towards well drained areas, i.e. from the flooded flats towards the hills (Fig. 4).

FUNCTIONAL CONVERGENCE AND DIVERGENCE ALONG THE WATERLOGGING GRADIENT.—The CWM of both functional traits increased along the waterlogging gradient from lowland depressions up to the hills (CWM- Ht , Spearman rank correlation $r = 0.72$, $P < 0.001$, $n = 152$; CWM- DBH , Spearman rank correlation $r = 0.17$, $P = 0.003$, $n = 152$). On the other hand, CMV of both functional attributes was

correlated with the gradient (*CWV-Ht*, Spearman rank correlation $r = 0.37$, $P < 0.001$, $n = 152$; *CWV-DBH*, Spearman rank correlation $r = 0.27$, $P < 0.001$, $n = 152$; Fig. 5).

DISCUSSION

In this study we evaluated the influence of geographic distance and abiotic factors in the organization of tree communities in the southeastern portion of the YP along a seasonal waterlogging gradient encompassing from lowland depressions with SFF towards well drained shallow hills where GF develops. Tree species turnover resulting from the environmental filter has been studied in tropical forests at coarse spatial scales involving large extensions ($>10000 \text{ km}^2$) and broad climatic (Aldana *et al.* 2017; Stevenson *et al.* 2018) and elevational gradients (Baldeck *et al.* 2016). Also, analyses of forest inventories (Pitman *et al.* 2014) and on the functional traits of tree species based on observations of few individuals (~ 20 trees per species) has been complemented with information from global scale data bases (Kunstler *et al.* 2016). In this study we inventoried 152 plots (500 m^2 each) located along a local-scale waterlogging gradient ($< 100 \text{ m}$), registering species abundance ($\text{DBH} > 3.0 \text{ cm}$) and measured *in situ* the functional traits (maximal height and DBH) of 7050 individual trees.

Evidence here reported indicates that tree species turnover in the SFF and GF is differently affected by geographic distance and environmental factors (Table 1). In addition, the observed pattern of beta functional diversity (Raup-Crick Beta) and the *CWM* values are consistent with predictions derived from the operation of the environmental filter, which seems to play a relevant role in the waterlogging gradient studied. However the available evidence is not enough to discard the influence of geographic distance which has a notorious influence on species turnover. Experiments on tolerance to abiotic factors with numerous local tree species would be needed to elucidate whether an environmental filter (e.g. seedling and juvenile tolerance to gradients of drought or flooding) in conjunction with the absence of competition or seed dispersal limitation explain their inclusion in the local species assemblage (Kraft *et*

al. 2015). Likewise, complementary observations could be planned to evaluate the habitat preference and physiological response of seedlings in flooded and non-flooded habitats (Baraloto *et al.* 2007).

FLORISTIC COMPOSITION TURNOVER.—The turnover of species in the SFF is mostly influenced by climate and topography and to a lesser extent by geographic distance (a proxy of dispersal). Terrain depressions where the SFF develops can be regarded as stressful habitats as their abiotic conditions are imposed by seasonal waterlogging (Duch-Gary 1989; Palacio-Aponte *et al.* 2002; Fragoso-Servón *et al.* 2014; Beach *et al.* 2018). In Amazonia, in other tropical forests that are also seasonally flooded, species turnover has been related to environmental factors, assuming the influence of an environmental filter (Fortunel *et al.* 2014; Pitman *et al.* 2014; Baldeck *et al.* 2016; Aldana *et al.* 2017; Stevenson *et al.* 2018). We propose that in our study system waterlogging may function in the lowland flats as an environmental filter with effects on the recruitment of tree species that disperse out from GF towards SFF; evidence of this mechanism is provided by the scarce floristic similarity between in these two environmental extremes (Fig. 2). Likewise, we found that differences between the floristic composition of flooded and non-flooded stands, implying small beta diversity between SFF and GF, is consistent with previous studies conducted in Amazonia (Wittmann *et al.* 2006; Pitman *et al.* 2014).

FUNCTIONAL DIVERSITY TURNOVER (RAUP-CRICK BETA).—The floristic differences that we found between the two forest types studied and the species turnover of SFF, which appears to be related to abiotic factors, indicate that the tree species pool of this latter forest stand may be a consequence of deterministic processes like the operation of the environmental filter. Our results on the analysis of the pattern of functional beta diversity with the Raup-Crick null model show that most of the values obtained were positive, suggesting that a large number of plots were more dissimilar among themselves than what it would be expected by chance (Chase *et al.* 2011). The observed pattern with few shared species shows that dispersal plays a negligible role in the turnover of species across the two types of forest. Yet we cannot discard the possible influence of geographic distance on the observed species turnover. Our results

pinpoint to the influence of waterlogging as an abiotic condition that poses limits on establishment and development of species that may disperse out from the GF towards the lowland flooded flats. On the other hand, the grouping of plots tends to increase along the waterlogging gradient from the flooded flats up to the well-drained shallow hills, enforcing the notion based on the influence of a deterministic process (Spasojevic *et al.* 2014).

FUNCTIONAL CONVERGENCE AND DIVERGENCE ALONG THE WATERLOGGING GRADIENT.—Plots in the SFF had low CWM-Ht values, which can be related to the waterlogging conditions of the lowland flats (Fig 4a). In this respect, other studies have evidenced that tree species exposed to waterlogging have limited growth and biomass accumulation (Schranm *et al.* 2005; Meli *et al.* 2015; Almeida *et al.* 2018; Conserva *et al.* 2018), which suggests that species typical of waterlogged lowlands studied might suffer the consequences of the environmental filter. It appears that environmental conditions prevailing in the depressions studied here may act as an environmental filter selecting for species from the regional pool of tree species that share a common set of functional traits. This interpretation is reinforced by our findings on the positive associations of the CWM with the waterlogging gradient supporting the effect of a deterministic abiotic process on the assembling of the SFF tree associations in the southern portion of the YP.

IMPLICATIONS FOR CONSERVATION.—Understanding local scale processes intervening in the tree species turnover of the SFF and GF allow a better appreciation of the conservation value of these forests in the southern YP (Olmsted *et al.* 1994, Olmsted & Durán 1986). These forests harbor a high diversity of epiphytes (bromeliads and orchids) and endemic endangered tree species like *Coccoloba cozumelensis*, *C. reflexiflora*, *G. sanctum* and *Lonchocarpus xuul*, (Martínez & Galindo-Leal 2002, Weterings *et al.* 2008, Mendoza-Arroyo *et al.* 2011, López-Toledo *et al.* 2011, 2012). In a more general way, the local functioning of these forests is at risk due to the regional decrease of rainfall in the southern YP, and available predictions forecast further decreases in the near future (Orellana *et al.* 2009, Márdero *et al.*

2014, Estrada-Medina *et al.* 2016). As a consequence of climate change the floristic composition of these two forest types may be affected in poorly understood ways. Thus, the extent of the distribution of species dependent on waterlogging conditions, e.g. *H campechianum*, may decrease and as a consequence increase the relative abundance and distribution area of species presents in the GF. Another possibility is an increase in the survivorship and establishment of those species typical of early successional stages like *B. simaruba*, whose populations have recently been reported as increasing (Martínez & Galindo-Leal 2002), even when this is not a tree species typical of seasonally flooded forests (Miranda 1958, Olmsted & Durán 1986). These changes may lead to a homogenization of the floristic composition in the southern YP, whose mitigation and remediation will need expensive actions of environmental engineering and ecological restoration currently out of budget priorities.

CONCLUSIONS

The detection at local scales of environmental and geographic changes aimed to understand the turnover of species indicate that the waterlogging gradient may act as an environmental filter, and both the SFF and GF are influenced, in opposite ways, by geographic distance and environmental factors. This is reflected in the turnover of tree species composition, the pattern of functional beta diversity and the increase in the values of the *CWM* along the waterlogging gradient, which differ between the SFF and GF stands in spite of being scarcely separated by short distances. Geographic distance was not found to be a major driver in the structuring of the species assemblage in tree communities in lowland flooded sites (SFF), but it showed a significant contribution with regard to GF in the well-drained shallow hills. On the other hand, environmental factors act as an environmental filter and are more relevant to community assemblage processes in lowland flooded areas, whose permanence seems to be at risk due to recent trends of decreasing rainfall. We suggest conducting long-term *in situ* studies in seasonally flooded stands of SFF to assess possible effects on floristic composition, diversity patterns, and forest structure and function due to changes in waterlogging dynamics due to increasing drought periods in the southern YP.

ACKNOWLEDGEMENTS

We acknowledge the logistic support received from El Colegio de la Frontera Sur (ECOSUR) and the administrative support received from the Instituto Tecnológico de Chiná-TNM. The first author acknowledges financial support provided by the Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad (CONABIO) through grant JF-128.

DATA AVAILABILITY

SUPPORTING INFORMATION

LITERATURE CITED

- ALDANA, A. M., M. B. CARLUCCI, P. V. A. FINE, AND P. R. STEVENSON. 2017. Environmental filtering of eudicot lineages underlies phylogenetic clustering in tropical South American flooded forests. *Oecologia* 183: 327–335.
- ALMEIDA, P. H. R., A. C. FRANCO, M. T. F. PIEDADE, V. VIZONI-SCUDELLER, B. KRUIJT AND C. S. FERREIRA. 2018. Flood tolerance in two tree species that inhabit both the Amazonian floodplain and the dry Cerrado savanna of Brazil. *AoBPlants* 10: 1-15.
- ARIAS, M. E., F. WITTMANN, P. PAROLIN, M. MURRAY-HUDSON, AND T. A. COCHRANE. 2018. Interactions between flooding and upland disturbance drives species diversity in large river floodplains. *Hydrobiologia* 814: 5–17.
- ASEFA, M., M. CAO, G. ZHANG, X. CI, J. LI, AND J. YANG. 2017. Environmental filtering structures tree functional traits combination and lineages across space in tropical tree assemblages. *Sci. Rep.* 132: 1-10.

- ASSIS, R. L., F. WITTMANN, M. T. F. PIEDADE, AND T. HAUGAASEN. 2015. Effects of hydroperiod and substrate properties on tree alpha diversity and composition in Amazonian floodplain forests. *Plant Ecol.* 216: 41–54.
- BALDECK, C. A., TUPUYACHI, R., SINCA, F., N., JARAMILLO AND G. P. ASNER. 2016. Environmental drivers of tree community turnover in western Amazonian forest. *Ecography* 39: 1089-1099.
- BARALOTO, C., MORNEAU, F., BONAL, D., L. BLANC AND B. FERRY. 2007. Seasonal water stress tolerance and habitat associations within four Neotropical tree genera. *Ecology* 88(2): 478-489
- BEACH, T., S. LUZZADDER-BEACH, N. DUNNING AND D. COOK. 2008. Human and natural impacts on fluvial and karst depressions of the Maya Lowlands. *Geomorphology* 101: 308–331.
- BEACH, T., S. LUZZADDER-BEACH AND D. COOK. 2016. Climatic changes and collapses in Maya history. *Past Glob. Chang. Mag.* 24: 66–67.
- BEACH, T., S. LUZZADDER-BEACH, D. COOK, S. KRAUSE, C. DOYLE, S. ESHLEMAN, G. WELLS, N. DUNNING, M. L. BRENNAN, N. BROKAW, M. CORTES-RICON, G. HAMMOND, R. TERRY, D. TREIN AND S. WARD. 2018. Stability and instability on Maya Lowlands tropical hillslope soils. *Geomorphology* 305: 185–208.
- BELL, G. 2005. The co-distribution of species in relation to the neutral theory of community ecology. *Ecology* 86: 1757-1770.
- CADOTTE, M. W., AND C. M. TUCKER. 2017. Should environmental filtering be abandoned? *Trends Ecol. Evol.* 32: 429–437.
- CHASE, J. M. 2014. Spatial scale resolves the niche versus neutral theory debate. *J. Veg. Sci.* 25: 319–322.
- CHASE, J. M., N. J. B. KRAFT, K. G. SMITH, M. VELLEND, AND B. D. INOUE. 2011. Using null models to disentangle variation in community dissimilarity from variation in α -diversity. *Ecosphere* 2: 1–11.
- CHASE, J.M., AND M. A. LEIBOLD. 2003. *Ecological niches: interspecific interactions*. Chicago, IL: The University of Chicago Press.
- CHASE, J.M., AND J. A. MYERS. 2011. Disentangling the importance of ecological niches from stochastic processes across scales. *Phil. Trans. R. Soc. B.* 366: 2351–2363.

- CONDIT, R., N. PITMAN, E. G. LEIGH, J. CHAE, J. TERBORGH, R. B. FOSTER, P. NUÑEZ, S. AGUILAR, R. VALENCIA, G. VILLA, H. C. MULLER-LANDAU, E. LOSOS, AND S. P. HUBBELL. 2002. Beta-diversity in tropical forest trees. *Science* 295: 666–669.
- CONSERVA, A., J. L. CAMPANA-CAMARGO, D. GARCÍA DE SANTANA AND M. T. F. PIEDADE. 2018. Germinative behavior of ten tree species in White-water floodplain forest in central Amazonia. *Folia Geobotánica* 53: 89-101.
- CORNWELL, K., AND D. ACKERLY. 2009. Community assembly and shifts in plant trait distributions across an environmental gradient in coastal California. *Ecol. Monogr.* 79: 109–126.
- CORNELISSEN, J. H. C., S. LAVOREL, E. GARNIER, S. DÍAZ, N. BUCHMANN, D.E. GURVICH, P. B. REICH, H. TER STEEGE, H. D. MORGAN, M. G. A. VAN DER HEIJDEN, J. G. PAUSAS AND H. POORTER. 2003. A handbook of protocols for standardized and easy measurement of plant functional traits worldwide. *Australian Journal of Botany* 51: 335–380.
- DÍAZ-GALLEGOS, J., O. CASTILLO-ACOSTA, AND G. GARCÍA-GIL. 2002. Distribución espacial y estructura arbórea de la selva baja subperennifolia en un ejido de la reserva de la Biosfera Calakmul, Campeche, México. *Universidad y Ciencia* 18: 11–28.
- DUARTE, L. D. S., DEBASTIANI, V. J., CARLUCCI M. B. AND J.A.F. DINIZ-FILHO. 2018. Analyzing community-weighted trait means across environmental gradients: should phylogeny stay or should it go? *Ecology* 99: 385-398.
- DUCH-GARY, J. 1989. Los bajos inundables (ak'alches) de la Península de Yucatán: las expectativas de una evaluación ambiental referida a su aprovechamiento. Universidad Autónoma Chapingo. México.
- DUNNING, N. P., R. E. GRIFFIN, T. L. SEVER, W. A. SATURNO, AND J. G. JONES. 2016. The nature and origins of linear features in the Bajo de Azúcar, Guatemala : Implications for ancient Maya adaptation to a changing environment. *Geoarchaeology An Int. J.* 32: 107–129.

- ENQUIST, B. J., J. NORBERG, S. P. BONSER, C. VIOLLE, C. T. WEBB, A. HENDERSON, L. L. SLOAT, AND V. M. SAVAGE. 2015. *Scaling from traits to ecosystems: Developing a general trait driver theory via integrating trait-based and metabolic scaling theories* 1st ed. Elsevier Ltd.
- ESTRADA-MEDINA, H., V. COBOS-GASCA, J.L. ACOSTA-RODRÍGUEZ, S. PEÑA-FIERRO, M. CASTILLA-MARTÍNEZ, C. CASTILLO-CARRILLO, S. FRANCO-BRITO, D. LÓPEZ-CASTILLO, M. LÓPEZ-DÍAZ, W. LUNA-FLORES, A. MALDONADO-REPETTO, O. ÁLVAREZ-RIVERA, J.L. CÁMARA-ROMERO, A. MORALES-GUADARRAMA, A. M. MORENO-ARJONA, B. PÉREZ-NIÑO, P. RODRÍGUEZ-LARA, AND R.L. ZAPATA-LUNA. 2016. La sequía de la península de Yucatán. *Tecnol. y Ciencias del Agua* 7: 151–165.
- FRAGOSO-SERVÓN, P., BAUTISTA, F., FRAUSTO, O. AND A. PEREIRA. 2014. Caracterización de las depresiones kársticas (forma, tamaño y densidad) a escala 1:50,000 y sus tipos de inundación en el Estado de Quintana Roo, México. *Revista Mexicana de Ciencias Geológicas*. 31: 127-137.
- FORTUNEL, C., C. E. T. PAINE, P. V. A. FINE, N. J. B. KRAFT, AND C. BARALOTO. 2014. Environmental factors predict community functional composition in Amazonian forests. *J. Ecol.* 102: 145–155.
- GARNIER, E., CORTEZ, J., BILLES, G., NAVAS, M. L., ROMET, C., DEBUSSHE, M., LAURENT, G., BLANCHARD A., AUBRY, D., BELLMANN A. NEILL C., AND J. P. TOUSSAINT. 2004. Plant functional markers capture ecosystem properties during secondary succession *Ecology* 85: 2630-2637.
- GONZÁLEZ-CARO, S., M. N. UMAÑA, E. ÁLVAREZ, P. R. STEVENSON, AND N. G. SWENSON. 2014. Phylogenetic alpha and beta diversity in tropical tree assemblages along regional-scale environmental gradients in northwest South America. *J. Plant Ecol.* 7: 145–153
- GOSLEE, S. C., AND D. L. URBAN. 2007. The ecodist package for dissimilarity-based analysis of ecological data. *J. Stat. Softw.* 22: 1–19
- HUBBELL, S. P. 2001. *The unified neutral theory of biodiversity and biogeography*. Princeton Univ. Press, Princeton, N.J

- HUBBELL, S. P. 2005. Neutral theory in community ecology and the hypothesis of functional equivalence. *Funct. Ecol.* 19: 166–172
- HUBBELL, S. P. 2006. Neutral theory and the evolution of ecological equivalence. *Ecology* 87: 1387–1398
- JABOT, F., R. S. ETIENNE, AND J. CHAVE. 2008. Reconciling neutral community models and environmental filtering: Theory and an empirical test. *Oikos* 117: 1308–1320
- KARGER, D. N., O. CONRAD, J. BÖHNER, T. KAWOHL, H. KREFT, R. W. SORIA-AUZA, N. E. ZIMMERMANN, H. P. LINDER, AND M. KESSLES. 2017. Climatologies at high resolution for the earth's land surface areas. *Scientific Data* 4: 170122. Available at: <http://dx.doi.org/10.1038/sdata.2017.122>
- KRAFT, N. J. B., AND D. D. ACKERLY. 2010. Functional trait and phylogenetic tests of community assembly across spatial scales in an Amazonian forest. *Ecol. Monogr.* 80: 401–422
- KRAFT, N. J. B., R. VALENCIA, AND D. D. ACKERLY. 2008. Functional traits and niche-based tree community assembly in an Amazonian forest. *Science* 322: 580–582
- KRAFT, N. J. B., P. B. ADLER, O. GODOY, E. C. JAMES, S. FULLER, AND J. M. LEVINE. 2015. Community assembly, coexistence and the environmental filtering metaphor. *Funct. Ecol.* 29: 592–599
- KUNSTLER, G., S. LAVERGNE, B. COURBAUD, W. THUILLER, G. VIEILLEDENT, N. E. ZIMMEMANN, J. KATTGE, AND D. A. COOMES. 2012. Competitive interactions between forest trees are driven by species' trait hierarchy, not phylogenetic or functional similarity: Implications for forest community assembly. *Ecol. Lett.* 15: 831–840
- KUNSTLER, G., D. FALSTER, D. A. COOMES, F. HUI, R. M. KOOYMAN, D. C. LAUGHLIN, L. POORTER, M. VANDERWEL, G. VIEILLEDENT, S. J. WRIGHT, M. AIBA, C. BARALOTO, J. CASPERSEN, J. H. C. CORNELISSEN, S. GOURLET-FLEURY, M. HANEWINKEL, B. HERAULT, J. KATTGE, H. KUROKAWA, Y. ONODA, J. PEÑUELAS, H. POORTER, M. URIARTE, S. RICHARDSON, P. RUIZ-BENITO, I-F. SUN, G. STÅHL, N. G. SWENSON, J. THOMPSON, B. WESTERLUND, C. WIRTH, M. A. ZAVALA, H. ZENG,

- J. K. ZIMMERMAN, N. E. ZIMMERMANN AND M. WESTOBY. 2016. Plant functional traits have globally consistent effects on competition. *Nature* 529: 204–207
- LALIBERTÉ, E., AND P. LEGENDRE. 2010. A distance-based framework for measuring functional diversity from multiple traits. *Ecology* 91: 299–305.
- LEGENDRE, P., F. J. LAPOINTE, AND P. CASGRAIN, 1994. Modeling brain evolution from behavior: A permutational regression approach. *Evolution* 48: 1487–1499
- LICHSTEIN, J. W. 2007. Multiple regression on distance matrices: a multivariate spatial analysis tool. *Plant Ecol.* 188: 117–131
- LOHBECK, M., POORTER, L., LEBRIJA-TREJOS, E., MARTÍNEZ-RAMOS, M., MEAVE, J.A., PAZ, H., PÉREZ-GARCÍA, E.A., ROMERO-PÉREZ, E., TAURO, A., AND F. BONGERS. 2013. Successional changes in functional composition contrast for dry and wet tropical forest. *Ecology* 94: 1211-1216
- LÓPEZ-TOLEDO, L., C. GONZÁLEZ-SALAZAR, D. F. R. P. BURSLEM, AND M. MARTÍNEZ-RAMOS. 2011. Conservation assessment of *Guaiacum sanctum* and *Guaiacum coulteri*: historic distribution and future trends in Mexico. *Biotropica* 43: 246–255
- LÓPEZ-TOLEDO, L., G. IBARRA-MANRÍQUEZ, D. F. R. P. BURSLEM, E. MARTÍNEZ-SALAS, F. PINEDA-GARCÍA, AND M. MARTÍNEZ-RAMOS. 2012. Protecting a single endangered species and meeting multiple conservation goals: An approach with *Guaiacum sanctum* in Yucatan Peninsula, Mexico. *Divers. Distrib.* 18: 575–587
- LUNDELL, C. 1934. Preliminary sketch of the phytogeography of the Yucatan Peninsula. *Carn. Inst. Wash. Publ.* 436: 257–321
- MÁRDERO, S., B. SCHMOOK, Z. CHRISTMAN, E. NICKL, L. SCHNEIDER, J. ROGAN, AND D. LAWRENCE. 2014. Precipitation Variability and Adaptation Strategies in the Southern Yucatán Peninsula, Mexico: Integrating Local Knowledge with Quantitative Analysis. *In* W. Leal Filho, F. Alves, S. Caeiro, and U. M. Azeiteiro (Ed.). *International Perspectives on Climate Change: Latin America and Beyond*, pp. 189–201, Springer International Publishing, Cham.

- MARIACA-MÉNDEZ, R., E. HERNÁNDEZ-XOLOCOTZI AND A. CASTILLO-MORALES. 1991. Análisis estadístico de rendimientos, durante seis años de cultivo continuo experimental, de una milpa bajo roza-tumba-quema en Yucatán, México (1980-1986) II. Factores que influyen en los rendimientos de maíz. *Agrociencia serie Fitociencia* 2:109-119
- MARTÍNEZ, E., AND C. GALINDO-LEAL. 2002. La Vegetación de Calakmul, Campeche, Mexico. *Bol. Soc. Bot. Mex.* 71: 7–32
- MELI, P., J. M. REY-BENAYAS, M. MARTÍNEZ-RAMOS AND J. CARABIAS. 2015. Effects of grass clearing and soil tilling on establishment of planted tree seedlings in tropical riparian pastures. *New Forest* 46: 507-525.
- MENDOZA-ARROYO, G. E., A. NAVARRO-MARTÍNEZ, S. OCHOA-GAONA, AND H. VAN DER WAL. 2011. Arquitectura arbórea y desarrollo del bosque *Guaiacum sanctum* L. en Balam-kin, Campeche, México. *Rev. Chapingo Ciencias Forestales y del Ambiente* 17: 215–224
- MIRANDA, F. 1958. Estudios acerca de la vegetación. *In* E. Beltrán (Ed.). *Los Recursos Naturales del Sureste y su Aprovechamiento*. Tomo II, pp. 215–271, Instituto Mexicano de Recursos Naturales no Renovables, México, D.F.
- MIRANDA, F., AND E. HERNÁNDEZ XOLOCOTZI. 1963. Los tipos de la vegetación de México y su clasificación. *Bol. Soc. Bot. Mex.* 28: 29–179
- MITTELBACH, G. G., AND D. W. SCHEMSKE. 2015. Ecological and evolutionary perspectives on community assembly. *Trends Ecol. Evol.* 30: 241–247
- OKSANEN, J., F. G. BLANCHET, M. FRIENDLY, R. KINDT, P. LEGENDRE, D. MCGLINN, P. R. MINCHIN, R. B. O’HARA, G. L. SIMPSON, P. SOLYMOS, M. H. H. STEVENS, E. SZOECs, AND H. WAGNER. 2013. *vegan: Community Ecology Package*. R package version 2.3-4, <http://cran.r-project.org/web/packages/vegan/index.html>.
- OLMSTED, I., R. DURÁN, AND J. A. GONZÁLEZ-ITURBIDE. 1994. Diagnóstico del conocimiento y manejo de las selvas de la península de Yucatán. *In* H. D. González, G. C. Echazarreta, and T. V. Parra

- (Ed.). Conocimiento y manejo de las selvas de la península de Yucatán, pp. 139–178, Universidad Autónoma de Yucatán, México.
- OLMSTED, I., AND R. DURÁN. 1986. Aspectos ecológicos de la selva baja inundable de la reserva de Sian Ka'an, Quintana Roo, México. *Biotica* 11: 151–179
- ORELLANA, R., C. ESPADAS, C. CONDE, AND C. GAY. 2009. Atlas. Escenarios de cambio climático en la Península de Yucatán. CICY-UNAM-CONACY-SEDUMA-Gobierno del Estado de Yucatán - SIDETHEY-ONU-PNUD, Mérida, México.
- PALACIO-APONTE, G. A., R. NORIEGA-TREJO, AND P. ZAMORA-CRESCENDO. 2002. Caracterización físico-geográfica del paisaje conocido como "bajos inundables". El caso del área natural protegida Balamkín, Campeche. *Investig. Geográficas* 49: 57–73
- PENNINGTON, T. D., AND J. SARUKHÁN. 2005. Árboles tropicales de México. Manual para la identificación de las principales especies 3ra ed. Universidad Nacional Autónoma de México y Fondo de Cultura Económica, México, D.F.
- PEREZ-SALICRUP, D. 2004. Forest types and their implications. *In* B. L. Turner, J. Geoghegan, and D. Foster (Ed.). *Integrated land-change science and tropical deforestation in the Southern Yucatan: Final frontiers*, pp. 63–80, Clarendon Press of Oxford University Press, Oxford, U.K.
- PITMAN, N. C. A., J. E. GUEVARA ANDINO, M. AULESTIA, C. E. CERÓN, D. A. NEILL, W. PALACIOS, G. RIVAS-TORRES, M. R. SILMAN, AND J. W. TERBORGH. 2014. Distribution and abundance of tree species in swamp forests of Amazonian Ecuador. *Ecography* 37: 902–915
- RAUP, D. M. AND R.E. CRICK, 1979. Measurement of faunal similarity in Paleontology. *J. Paleontol.* 53: 1213–1227
- RICKLEFS, R. E., AND F. HE. 2016. Region effects influence local tree species diversity. *Proc. Natl. Acad. Sci.* 113: 674–679
- SCHRANM M. M., A. A. FURTADO DE ALMEIDA, F. PINTO-GOMES AND P. A. OLIVEIRA-MANGABEIRA. 2005. Effects of soil flooding of leaf gas Exchange and growth of two neotropical pioneer tree species. *New Forest* 29: 161-168.

- SPASOJEVIC, M. J., S. COPELAND, AND K. N. SUDING. 2014. Using functional diversity patterns to explore metacommunity dynamics: a framework for understanding local and regional influences on community structure. *Ecography* 37: 939–949
- STEVENSON, P. R., A. M. ALDANA, S. CÁRDENAS, AND P. J. NEGRET. 2018. Flooding and soil composition determine beta diversity of lowland forests in Northern South America. *Biotropica* 50: 568-577
- TUN-DZUL, F. J., H. VESTER, R. DURÁN, AND B. SCHMOOK. 2008. Estructura arbórea y variabilidad temporal del NDVI en los “bajos inundables” de la Península de Yucatán, Mexico. *Polibotánica* 25: 69–90.
- VELLEND, M. 2010. Conceptual synthesis in community ecology. *The Quarterly Review of Biology* 85:183-206.
- WEIHER, E., FREUND, D., BUNTON, T., STEFANSKI, A., T. LEE, AND S. BENTIVENGA. 2011. Advances, challenges and a developing synthesis of ecological community assembly theory. *Phil. Trans. R. Soc. B.* 366: 2403-2413.
- WENDELKEN, P.N. AND R. F. MARTÍN. 1987. Avian consumption of *Guaiacum sanctum* fruit in the arid interior of Guatemala. *Biotropica* 19:116–121.
- WESTOBY, M., FALSTER, D.S., MOLES, A.T., P. A.VESK, AND I.J. WRIGHT. 2002. Plant ecological strategies: some leading dimensions of variation between species. *Annual Review of Ecology and Systematics* 33: 125-159.
- WETERINGS, M.J.A., WETERINGS–SCHONCK, S. M., H. F. M. VESTER, AND S. CALMÉ. 2008. Senescence of *Manilkara zapota* trees and implications for large frugivorous bird in the Southern Yucatan Peninsula, Mexico. *Forest Ecology and Management* 256: 1604-1611.
- WITTMANN, F., SCHÖNGART, J., MONTERO, J. C., MOTZER, T., JUNK, W. J., PIEDADE, M. T. F., H. L. QUEIROZ, AND M. WORBES. 2006. Tree species composition and diversity gradients in white-water forests across the Amazon Basin. *Journal of Biogeography* 33: 1334-1347.

TABLE 1. Tree inventory data and environmental variables in sampling plots of seasonally flooded forest (SFF) and *guayacán* forest (GF) in the Calakmul region of the southern Yucatan Peninsula. Density estimates based on tree stems with $DBH < 10$ cm and $DBH \geq 10$ cm (in parenthesis). Topographic Wetness Index (TWI). Topographic and environmental variables (mean \pm E.E.) are defined in the Materials and Methods section.

	SFF	GF
Number of plots	60	92
Total number of individuals	2823	4227
Density (ind \bullet ha ⁻¹)	1853.3 (570.3)	1185.8 (681.7)
S_{obs}	69	107
S_{Chao2}	94	138
S_{obs}/S_{Chao2} (%)	72.3	77.5
Elevation (m asl)	82.15 \pm 4.54	129.39 \pm 5.95
Curvature profile	0.0000032 \pm 0.00023	0.00027 \pm 0.0003
Curvature plane	0.0000032 \pm 0.00023	0.00027 \pm 0.0003
Slope (%)	0.73 \pm 0.19	3.78 \pm 0.40
TWI (SAGA index)	8.44 \pm 0.17	6.20 \pm 0.17
Rainfall (mm)	92.92 \pm 0.03	93.95 \pm 0.08
Temperature ($^{\circ}$ C)	25.85 \pm 0.03	25.62 \pm 0.03

TABLE 2. Variation of floristic dissimilarity (Bray-Curtis dissimilarity, explanatory variable), accounted for by geographic and environmental distance, based on multiple regression analysis of distance matrices (MRM; simple and multiple) for all plots in the inventory and separately for plots in seasonally flooded forest (SFF) and *guayacán* forest (GF).

Explanatory distance matrices	All plots	SFF plots	GF plots
	<i>R</i> ² <i>P</i>	<i>R</i> ² <i>P</i>	<i>R</i> ² <i>P</i>
(A) Geographic distance	0.123 (0.001)	0.069 (0.001)	0.300 (0.001)
Elevation	0.035 (0.001)	0.019 (0.004)	0.210 (0.001)
Curvature of profile	0.002	0.0000677	0.001
Curvature of plain	0.002	0.0000677	0.001
Slope	0.008 (0.015)	0.0000767	0.002
Topographic wetness index (TWI)	0.048 (0.001)	0.001	0.020 (0.001)
Rainfall	0.038 (0.001)	0.022 (0.003)	0.130 (0.001)
Temperature	0.034 (0.001)	0.012 (0.015)	0.229 (0.001)
(B) Environmental distance (only the variables that were significant are included)	0.084 (0.001)	0.118 (0.001)	0.252 (0.001)
(C) Geographical and environmental distance	0.202	0.234 (0.001)	0.318 (0.001)

(A) “Geographical distance” represents the pure variation explained by the spatial component; (B) “Environmental distance” represents the pure variation explained by the soil nutrients component. (C) “Geographical and environmental distance” represents the whole variation explained by the geographic and environmental components.

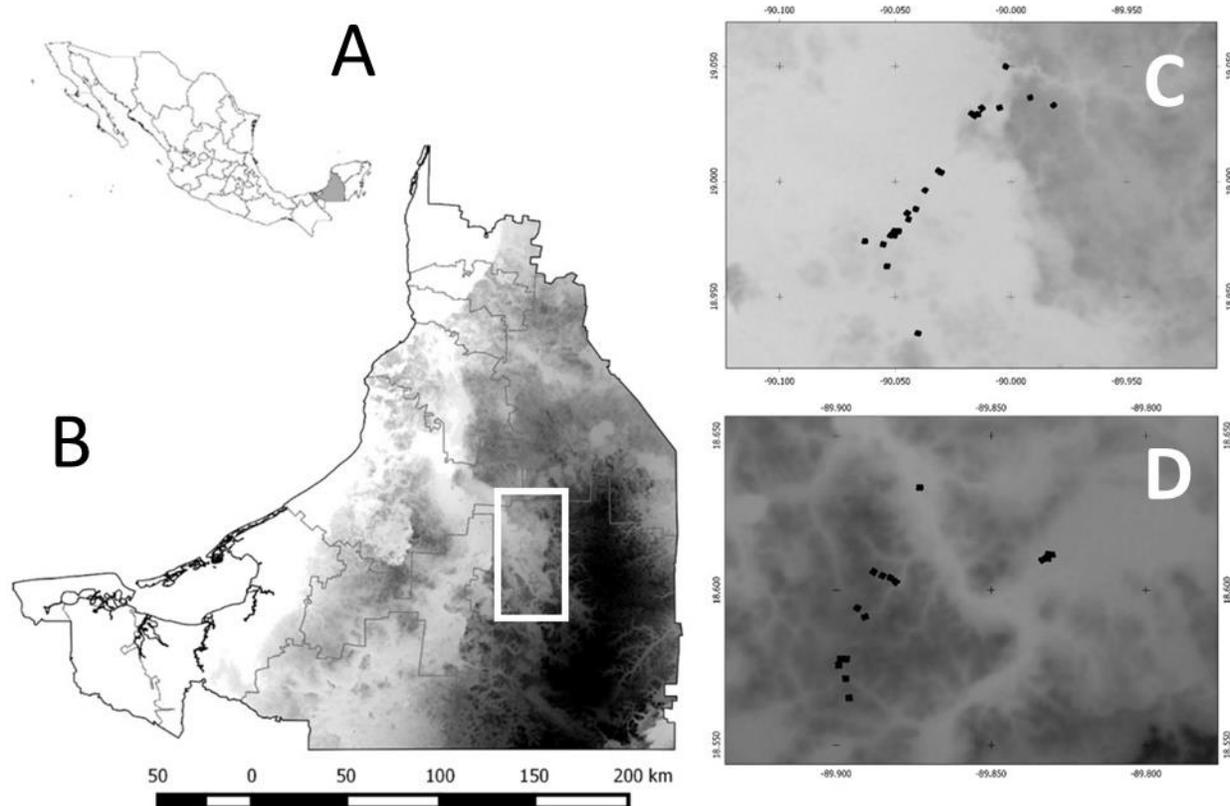


FIGURE 1. Study area and location of sampling plots in the municipality of Calakmul (white bold line), state of Campeche, Mexico. (A) Mexico; (B) state of Campeche; (C) Balam-kin protected area; (D) Balam-ku protected area.

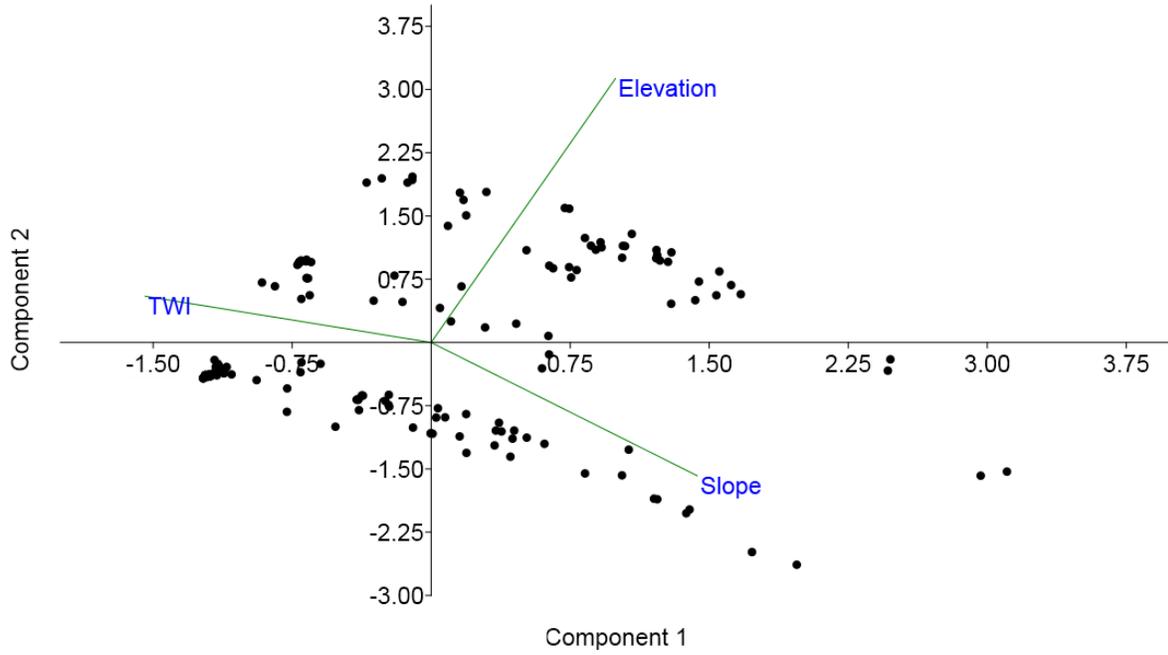


FIGURE 2. Correlation matrix-based principal component analysis representing the waterlogging gradient. We used values of the *PC1* as it accounts for 63.76% of variation and describes a waterlogging gradient based on differences between elevated sites and those seasonally flooded according to the topographic wetness index (TWI). *PC2* accounts for 27.46% of variation and describes a gradient with low up to high waterlogging potential.

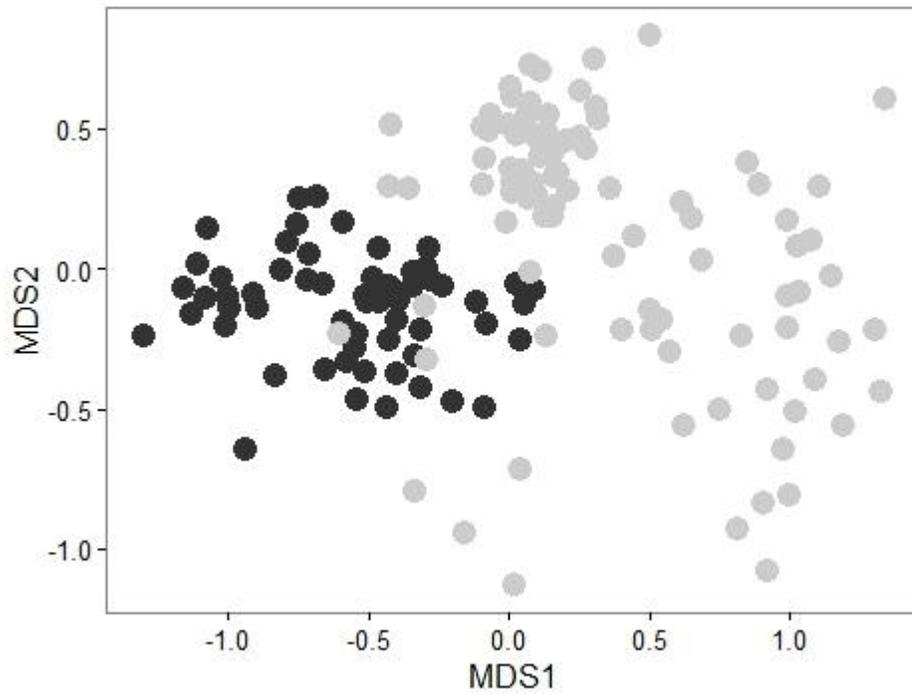


FIGURE 3. Non-metric multidimensional scaling (NMDS) using the Bray-Curtis dissimilarity metric, complete inventory (124 spp.; 7050 individuals), Black dots = SFF plots; gray dots = GF plots.

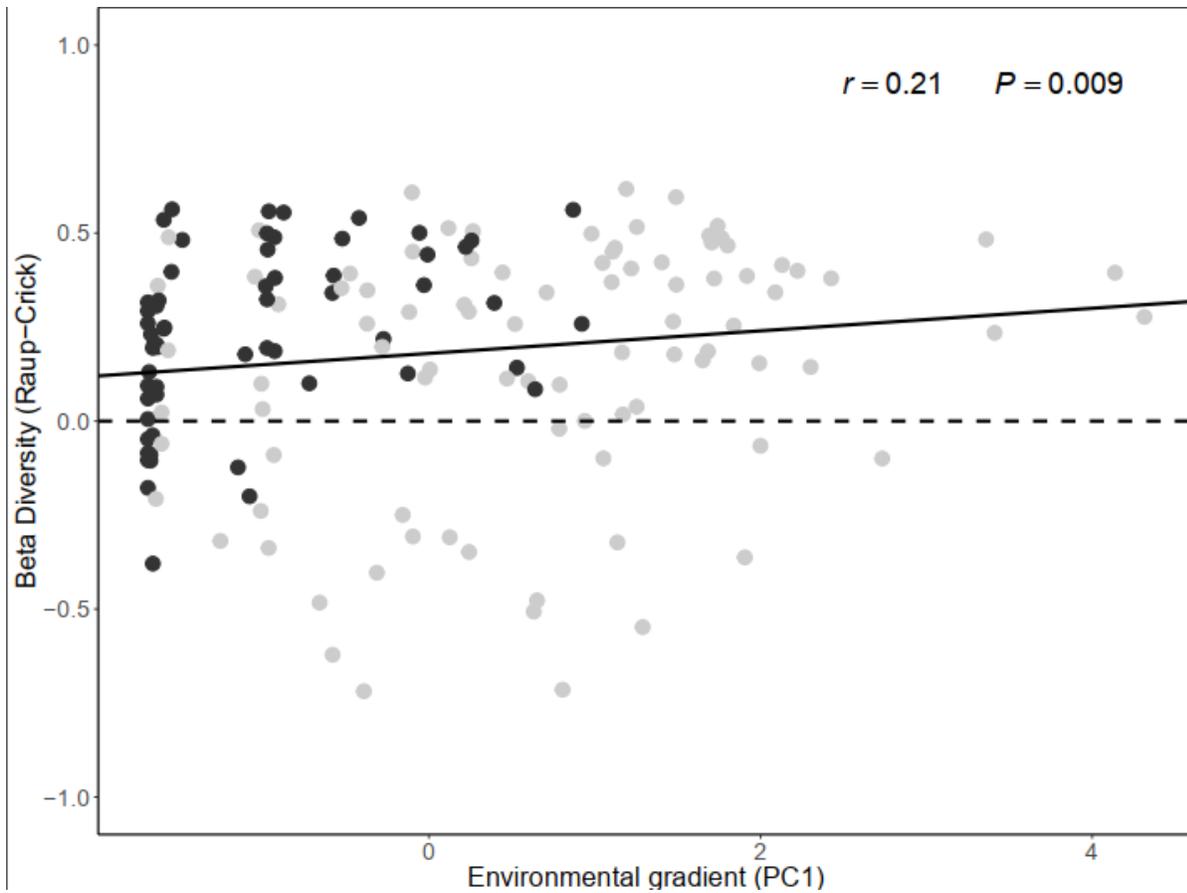


FIGURE 4. Patterns of beta functional diversity using CWM-*MaxHt* to calculate the Raup-Crick dissimilarity metric (modified by Chase *et al.* 2011) along the environmental gradient (*PC1*). Values close to zero are associated with stochastic structuring processes. Values near +1 are associated with deterministic processes that lead to dissimilar species composition. Values toward -1 are associated with deterministic processes that lead to similar species composition. Black dots = SFF plots; gray dots = GF plots.

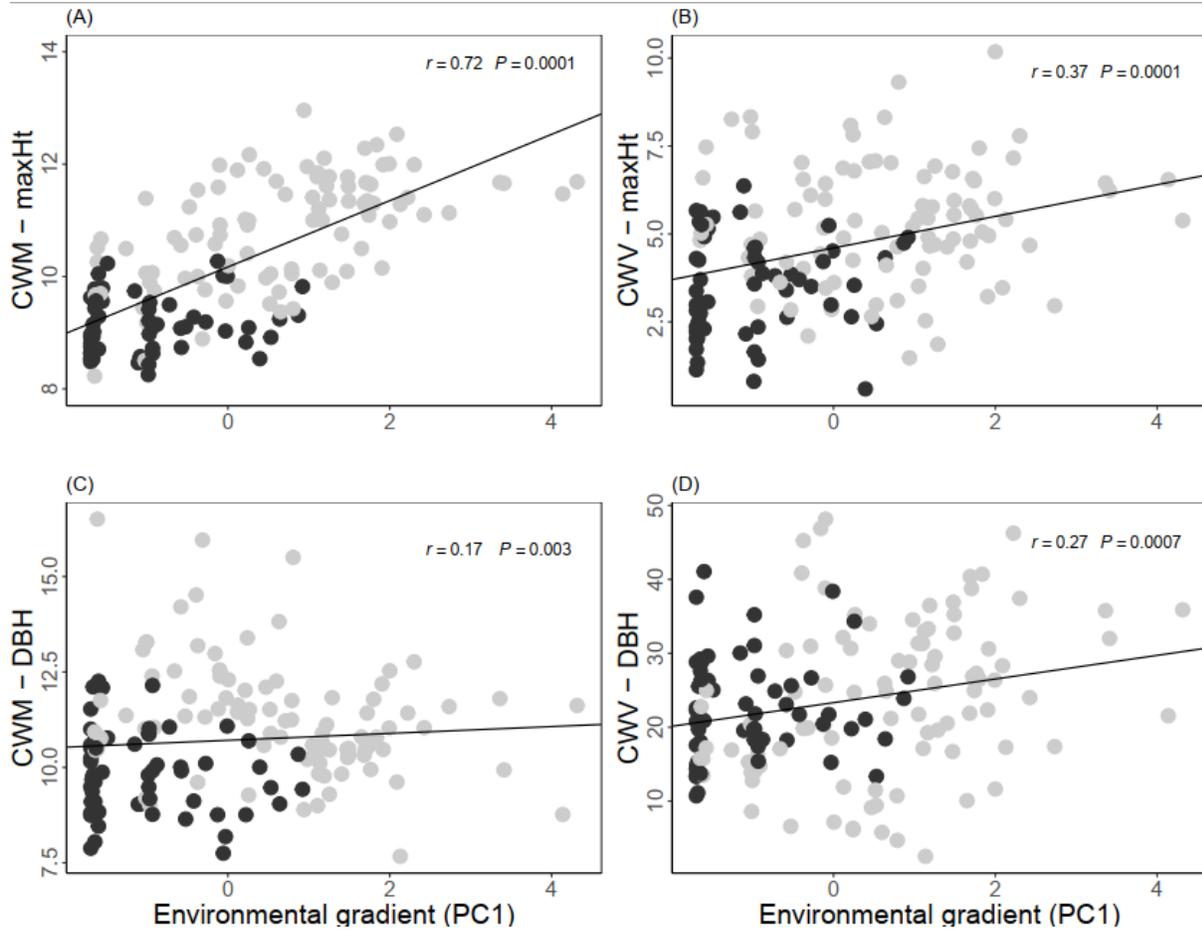


FIGURE 5. Community weighted mean (*CWM*) and community weighted variance (*CWV*) for functional traits: Maximum height (*maxHt*) and Diameter breast height (*DBH*) across the environmental gradient (*PC1*). (A) Community weighted mean (*CWM*) calculated from *maxHt* trait data, (B) Community weighted variance (*CWV*) calculated from *maxHt* trait data, (C) Community weighted mean (*CWM*) calculated from *DBH* trait data, (D) Community weighted variance (*CWV*) calculated from *DBH* trait data. Black dots = SFF plots; gray dots = GF plots.

SUPPORTING INFORMATION

TABLE S1. Physical soil parameters (mean \pm E.E.) in seasonally flooded forest (SFF) and *guayacán* forest (GF). Values based on $n = 9$ samples for each forest type.¹ Soil type as FAO nomenclature.

	SFF	GF
Soil type ¹	Gleysol	Leptosol
Soil color (moist)	7.5YR4/1	10YR2/1
Sand (%)	26.44 \pm 1.33	56.58 \pm 1.50
Silt (%)	61.88 \pm 1.99	28.39 \pm 1.29
Clay (%)	11.68 \pm 0.96	15.01 \pm 0.90
P (mg \bullet kg ⁻¹)	4.17 \pm 0.35	5.98 \pm 0.63
pH (H ₂ O)	6.93 \pm 0.23	7.86 \pm 0.05
C (%)	5.48 \pm 0.20	10.81 \pm 0.31
N (%)	0.32 \pm 0.03	0.96 \pm 0.05
K (mg \bullet kg ⁻¹)	508.39 \pm 24.60	394.20 \pm 38.52
K (Cmol \bullet kg ⁻¹)	1.30 \pm 0.06	1.01 \pm 0.09
C.E.C. (Cmol \bullet kg ⁻¹)	52.34 \pm 2.91	46.39 \pm 0.99
Bulk density (gr \bullet ml ⁻¹)	1.02 \pm 0.01	0.81 \pm 0.01

CAPITULO III

Dispersión y establecimiento de plántulas en dos ambientes contrastantes en la península de Yucatán, México

Artículo en preparación

Gustavo Enrique Mendoza-Arroyo^{1, 4}, Alejandro Morón-Ríos^{1*}, Mario González-Espinosa², José Armando Alayón-Gamboa¹, Pedro Antonio Macario-Mendoza³

¹ Departamento de Conservación de la Biodiversidad, El Colegio de la Frontera Sur (ECOSUR), Av. Rancho, Polígono 2A, Ciudad Industrial de Lerma, 24500 San Francisco de Campeche, Campeche, México;

² Departamento de Conservación de la Biodiversidad, El Colegio de la Frontera Sur (ECOSUR), Carretera Panamericana y Periférico Sur s/n, 29290, San Cristóbal de Las Casas, Chiapas, México;

³ Departamento de Agricultura, Sociedad y Ambiente, El Colegio de la Frontera Sur (ECOSUR), Avenida Centenario km 5.5, Colonia Pacto Obrero Campesino, 77014 Chetumal, Quintana Roo, México;

⁴ Tecnológico Nacional de México / Instituto Tecnológico de Chiná (TecNM-ITChiná), Calle 11 s/n entre 22 y 28 Colonia Centro 24520, San Francisco de Campeche, Campeche.

amoron@ecosur.mx

Resumen

El establecimiento de plantas jóvenes requiere de varios procesos que involucran la producción de semillas, dispersión, germinación y la supervivencia. Evaluamos el grado de limitación en la dispersión de semillas y la limitación en el establecimiento de plantas jóvenes entre dos ambientes contrastantes: la selva baja inundable y la selva de guayacán. Durante dos años estudiamos la lluvia de semillas mediante la recolecta de

semillas de árboles en 216 trampas de semillas y registramos la comunidad de árboles adultos y plantas jóvenes. Clasificamos las semillas de acuerdo a su síndrome de dispersión y para determinar el grado de limitación empleamos los índices de dispersión y establecimiento. Además relacionamos la abundancia y densidad de semillas con la comunidad de plantas jóvenes y de árboles adultos mediante la prueba Mantel. La anemocoria es el síndrome de dispersión predominante y para la mayoría de las especies la dispersión resultó altamente limitada, solo tres especies mostraron valores bajos de limitación en la dispersión. Estos resultados sugieren que el establecimiento de las plantas jóvenes es determinado por la posible acción de un filtro ambiental.

Key words: anemocoria, dispersión, establecimiento, gradiente de inundación.

Introducción

El mantenimiento de la diversidad permanece como un tema central en la teoría ecológica (Hubbell 2001). En este sentido, la composición de especies a nivel regional depende de procesos biogeográficos que ocurren a grandes escalas (Ricklefs 1986, Wiens y Donoghue 2004), mientras que a nivel local la composición de especies está determinada por las interacciones locales (Ricklefs y He 2016), el disturbio (Connell 1978) y el filtro ambiental (Keddy 1992). Este último término se refiere a la selección de especies mediante restricciones impuestas por los factores abióticos (Keddy 1992, Kraft et al. 2015, Cadotte y Tucker 2017). El filtro ambiental captura un proceso importante en la estructuración de las comunidades, ya que las especies alcanzan sitios focales pero no tienen éxito en su establecimiento y persistencia debido a su incapacidad para tolerar las condiciones abióticas que prevalecen en determinados ambientes (Kraft et al. 2015).

La inundación estacional es un factor abiótico capaz de conformar gradientes de estrés en los bosques tropicales que pueden influenciar la distribución de las especies arbóreas (Wittmann et al. 2010, Parolin et al. 2004). A su vez la inundación genera diferencias en la composición de especies debido a que no todas las plántulas sobreviven y alcanzan la etapa de árbol adulto (Fontes et al. 2015). Por otra parte, el

filtro ambiental puede generar patrones agregados en los individuos adultos (Yang et al. 2016) en tanto que la dispersión limitada puede generar un agrupamiento similar en las especies arbóreas en etapa de plántulas (Dalling et al. 2002). Por lo anterior, el filtro ambiental y la dispersión a cortas distancias en presencia de heterogeneidad espacial pueden facilitar la coexistencia de conjuntos de especies (Snyder y Chesson 2003, Kraft et al. 2015). En otro sentido, una mayor distancia entre individuos podría facilitar la coexistencia entre las especies y contribuir al mantenimiento de la diversidad (Chen et al. 2019).

Para distinguir la existencia de un filtro ambiental es necesario considerar que las especies pueden estar ausentes de un sitio en el gradiente de estrés debido a factores que imponen limitaciones a su dispersión (Ricklefs 2004, Seidler y Plotkin et al. 2006, Kraft et al. 2015) y posteriormente documentar la evidencia principal que proviene de la cuantificación de la llegada de especies a determinados sitios focales (Kraft et al. 2015), o bien a partir de las inferencias basadas en la proximidad geográfica de la fuente poblacional de especies que potencialmente pueden dispersarse (Nathan y Muller-Landau 2000, Wright et al. 2005). Sin la información anterior es difícil distinguir entre el efecto del filtro ambiental y el posible efecto de la dispersión limitada sobre los patrones de la distribución de las plantas (Kraft et al. 2015).

A escala local, el éxito del establecimiento de una plántula requiere de superar dos filtros ecológicos que actúan de manera consecutiva: en primera instancia, la ausencia de reclutamiento debido a un limitado aporte de semillas; el segundo filtro, que se refiere al establecimiento limitado, describe la ausencia de reclutamiento atribuible a la limitada disponibilidad de micro-hábitats con condiciones adecuadas para ser habitables (Harper 1977, Muller-Landau et al. 2002) y en consecuencia, ambos procesos tienen importantes implicaciones para la coexistencia de las especies (Norden et al. 2009).

El estudio de la dispersión de semillas provee una posible explicación a los patrones de distribución espacial de las especies (Svenning et al. 2006) y a su vez tiene importantes

implicaciones en la dinámica de las meta-poblaciones (Oliveira et al. 2018), restauración ecológica (Baur 2014), en el reclutamiento de especies en los claros al interior del bosque (Dalling *et al.* 2002), y tiene un papel fundamental en el entendimiento de la estructuración de las comunidades (Umaña *et al.* 2018).

Para una mejor comprensión de los procesos que intervienen en la estructuración comunitaria se requiere de una aproximación que permita evaluar cómo la dispersión y la heterogeneidad ambiental interactúan para estructurar las comunidades (Myers y Harms 2009, 2011). Sin embargo, a pesar del interés de estudiar el papel de la dispersión en la estructuración de las comunidades (Levine y Murrell 2003), aún se carece de información empírica que contribuya al entendimiento de cómo los conjuntos de especies y los filtros ecológicos interactúan para estructurar la diversidad local (Myers y Harms 2009). A pesar de la importancia de la dispersión en la estructuración de las comunidades, su impacto asociado a otros procesos como el filtro ambiental es poco conocido (Kraft *et al.* 2015) y en especial poco abordado en selvas tropicales estacionales inundables.

Estudiamos la dispersión de semillas entre las depresiones inundables en las que se desarrolla la selva baja inundable y los lomeríos en los que se desarrolla la selva de guayacán al sur de la península de Yucatán, con el propósito de poner a prueba la existencia de dispersión de semillas entre ambientes, y en consecuencia evidenciando la inexistencia de limitaciones en la dispersión, de manera que se obtendrán valores bajos en el grado de limitación en la dispersión de semillas de las especies arbóreas de ambos ambientes y en el grado de limitación en el establecimiento de plántulas y juveniles.

Métodos

Área de estudio

El estudio se realizó al sur de la península Yucatán (PY), México (18° 39'-18° 17' N, 89° 57'-89° 46' W) en el municipio de Calakmul (estado de Campeche), que comprende un área de aproximadamente 792 km² (19.6 × 40.4 km), e incluye parte de dos áreas

naturales protegidas: Balam-kú y Calakmul (Figura 1). El clima es cálido sub-húmedo con un régimen de lluvias monzónico (Orellana et al. 2009, Márdero et al. 2014). La temperatura promedio anual es de 25.9° C (<http://smn.cna.gob.mx>) y la precipitación promedio anual de 948 mm (Márdero et al. 2014).

La porción sur de la PY está conformada por un mosaico de depresiones y lomeríos de origen kárstico (Duch-Gary 1989). Las diferencias de elevación entre los lomeríos y bajos inundables son usualmente de 10-50 m (Lundell 1934; Miranda 1958). A su vez, ambas unidades del paisaje están separadas por distancias menores a 500 metros y pueden ser claramente identificadas y delimitadas por sus atributos topográficos, geomorfológicos y edáficos (Beach et al. 2008, 2016; Dunning et al. 2016).

Los bajos inundables (o bajos) son planicies acumulativas rodeadas de lomeríos en forma de cuencas, en los que los procesos aluviales de sedimentación acumulan material orgánico e inorgánico que inhibe la infiltración y permite la acumulación de agua de lluvia sobre el suelo (Palacio-Aponte et al. 2012). En estas condiciones ambientales se desarrolla la selva baja inundable, SBI (Lundell 1934; Miranda y Hernández X. 1963; Dunning et al. 2016) en la que predominan suelos de tipo gleysol que se distinguen por su alto contenido de arcillas (Duch-Gary 1989; Beach et al. 2018). La selva mediana subcaducifolia o selva de guayacán (SG) se desarrolla en los lomeríos que circundan a las planicies, con suelos de tipo leptosol que son pedregosos y con buen drenaje (Wendelken y Martin 1987; Martínez y Galindo-Leal 2002).

Lluvia de semillas y comunidad de plántulas y juveniles

Durante los meses de enero y febrero de 2017, se establecieron 216 trampas de semillas, distribuidas en tres sitios de estudio identificados como: Balam-ku, Nadzcaan y Oxpemul. Los sitios se caracterizan por contar con depresiones inundables y lomeríos, separados por distancias menores a 500 m, con rodales en buen estado de conservación de selva baja inundable y selva de guayacán, respectivamente. En cada sitio se establecieron dos transectos con 36 trampas de semillas cada uno (72 trampas por sitio) (Figura 2). Las trampas se ubicaron aproximadamente a 25 m cada una

abarcando una distancia de 250 m entre las depresiones inundables donde se ubica la selva baja inundable y los lomeríos en donde se desarrolla la selva de guayacán. Cada trampa ocupó una superficie de 1 m² (72 m² por sitio). Para la construcción del marco de las trampas se utilizaron cuatro tubos de PVC de 1 m de largo y una malla fina (<1mm) para recolectar semillas pequeñas. Las trampas se mantuvieron elevadas a 1 m del suelo para evitar la remoción de semillas por la fauna y disminuir la captura de semillas de especies no arbóreas (gramíneas, otras hierbas y arbustos).

Las trampas permanecieron en los sitios por dos años y se recolectó en bolsas de papel rotuladas la hojarasca y semillas contenidas en ellas cada seis meses durante los dos años (cuatro recolecciones en total). El material recolectado se trasladó al Laboratorio de Ecología de El Colegio de la Frontera Sur (Ecosur-Campeche), donde se secó a 70°C en una estufa de convección durante 72 h. Para separar las semillas de la hojarasca se emplearon tamices de malla metálica con apertura de 2 cm, 1 cm y 0.5 cm y el contenido final se observó con un estereoscopio (4x) para identificar las semillas pequeñas (<1 mm). Se excluyeron las semillas y cápsulas de lianas y plantas herbáceas. Posteriormente, se identificaron las semillas de los árboles a nivel de especie mediante la comparación con literatura especializada e imágenes disponibles en herbarios digitales (Flora digital, 2019).

Previo a la instalación de las trampas se registró la presencia-ausencia de plántulas y juveniles de todas las especies arbóreas para evitar su eliminación y posible deterioro que dificultaría la identificación a nivel de especie. Durante la recolección de hojarasca y semillas en meses posteriores se registró la presencia de las plántulas y juveniles que no habían sido vistas previamente. Se consideraron todas las plántulas y juveniles de especies arbóreas con altura menor a 50 cm, medida desde el nivel del suelo hasta la parte apical del individuo. Las poblaciones de plántulas y juveniles se muestrearon en un área circular de 100 m² (radio = 5.64 m) que tuvo como punto de referencia el centro de cada trampa. Los individuos registrados se identificaron a nivel de especie usando literatura especializada y mediante su comparación con la descripción botánica de los árboles adultos presentes e imágenes disponibles en herbarios digitales (Flora digital,

2019). Para el caso de la comunidad de árboles adultos se registró su presencia en parcelas circulares de 500 m² (radio = 12.62 m), con el centro de las trampas instaladas como punto de referencia.

Análisis de datos

Para calcular el grado en que la dispersión de semillas y el establecimiento de plántulas estuvieron limitados se emplearon los índices propuestos por Muller-Landau et al. (2002), los cuales usan datos de la proporción de estaciones (trampas) en las que no llegaron las semillas y de la proporción de estaciones donde llegaron las semillas pero no se produjeron las plántulas. Estos índices se basan en el supuesto de que la lluvia de semillas recolectada en las trampas puede ser comparada con la emergencia de plántulas en el piso forestal cerca de la ubicación de las trampas. Además, se basan en el supuesto de que la semilla de una especie registrada en una trampa es suficiente para considerar su presencia en la lluvia de semillas.

También se empleó el índice de dispersión limitada ponderado con la densidad propuesto por de la Peña-Domene et al. (2018a); este índice permite distinguir dos escenarios respecto de la distribución de semillas: (1) todas las semillas de una especie determinada ocurren en la misma estación, y (2) todas las semillas se distribuyen de manera uniforme entre las estaciones (de la Peña-Domene et al. 2018b). En ambos índices, los valores cercanos a 1.0 reflejan la máxima limitación, la cual se presenta cuando las semillas de una especie no son capturadas en ninguna trampa; los valores cercanos a 0 reflejan mínima limitación (de la Peña-Domene et al. 2018a; Salazar et al. 2012).

Se clasificaron las especies de acuerdo con su síndrome de dispersión (anemocoria, autocoria, zoocoria) y se estimó la riqueza y abundancia de especies presentes en la lluvia de semillas. Para analizar si existe una posible correlación entre la composición de las comunidades de plántulas y de árboles adultos y a su vez con la lluvia de semillas registrada en las trampas, se realizó la prueba de Mantel (Mantel 1967). La prueba de Mantel es un procedimiento que se emplea para evaluar la hipótesis acerca

de la ausencia de relación entre dos matrices de distancia; la medida de la fortaleza de la relación se expresa mediante el estadístico estandarizado de Mantel (r) que varía de 1.0 (alto) a -1.0 (bajo) (Legendre y Legendre 1998). La significancia de la prueba de Mantel se analizó mediante 999 permutaciones. La distribución espacial de las especies presentes en la lluvia de semillas se obtuvo mediante el cálculo del índice estandarizado de Morisita (MSI, Morisita 1959) para ambos análisis se empleó la biblioteca *vegan* (Oksanen 2013) de la plataforma R 3.24 (R Core Team 2018).

Resultados

Riqueza y composición de la lluvia de semillas y de plántulas y juveniles

Durante los dos años de muestreo se recolectaron un total de 21,563 semillas de 50 especies arbóreas (media= 103.66, E.E=8.21 semillas por trampa). Las semillas corresponden a tres mecanismos de dispersión: anemocoria (23), autocoria (15) y zoocoria (12). La especie más abundante por el número de semillas recolectadas fue *Gymnopodium floribundum* con 10,362 (48.05 % del total), las cuales se registraron en 86.06 % de las trampas instaladas en los tres sitios estudiados; las otras dos especies más abundantes fueron *Coccoloba cozumelensis* (3,257 semillas, 15.10 %) y *Mimosa bahamensis* (1,453 semillas, 6.74 %).

En la SBI se registró una baja abundancia de semillas de las especies cuya distribución es característica de la SG; mientras que las especies registradas en SG y SBI, fueron respectivamente: *Alseis yucatanensis* (n=712, n=46), *Brosimum alicastrum* (n=21, n=0), *Bursera simaruba* (n=146, n=22), *Jatropha gaumeri* (n=112, n=79), *Lysiloma latisiliquum* (n=48, n=10), *Melicoccus olivaeformis* (n=95, n=6) y *Piscidia piscipula* (n=623, n=58). Entre las especies típicas de la SBI solamente se registró a *Haematoxylum campechianum* (n=125, n=130) y *Diospyrus tetrasperma* (n=44, n=429), cuya abundancia de semillas es superior en las trampas ubicadas en los bajos respecto de las ubicadas en los lomeríos. Se registraron especies cuya distribución se encuentra en ambos ambientes como *Manilkara zapota* (n=12, n=72), *Metopium brownei* (n=253, n=54) y *Vitex gaumeri* (n=161, n=121). Se registraron 18 especies en

etapa de plántula y (o) juveniles (Tabla 1). Las especies más abundantes fueron *Psidium sartorianum*, *Croton nitens*, *Hyperbaena winzerlingii*, *Thouinia paucidentata* y *Jacquinia macrocarpa*. A pesar de que *G. floribundum* fue la especie que registró el mayor número de semillas a lo largo del gradiente de inundación, sus plántulas y juveniles solamente se registraron en 12 trampas.

Limitación en la dispersión de semillas y limitación en el establecimiento de plántulas

El grado de limitación en la dispersión de semillas calculado con el índice basado en la presencia resultó altamente limitada (media=0.91, E.E.=0.02). Solamente tres especies mostraron valores bajos en el grado de limitación de la dispersión: *G. floribundum* (SL=0.13), *C. uvero* (SL=0.42) y *M. bahamensis* (SL=0.49), debido a que sus semillas estuvieron presentes en más de 50% de las trampas instaladas a lo largo del gradiente de inundación (Tabla 2). El cálculo de la limitación en la dispersión realizado en cada sitio mostró que las tres especies señaladas presentaron valores bajos en el grado de limitación en la dispersión (Tabla 3). No encontramos diferencias en la limitación a la dispersión de semillas en la comparación realizada entre los tres sitios (Kruskal-Wallis, $H=1.30$ $P=0.517$). A partir del cálculo del índice ponderado con la abundancia de semillas se encontró que la dispersión es altamente limitada (media=0.94, E.E.=0.01). Los valores más bajos en el grado de limitación de dispersión correspondieron a *G. floribundum* (SL=0.32), *C. cozumelensis* (SL=0.63) y *M. bahamensis* (SL=0.71), mientras que las plántulas y juveniles mostraron valores superiores a 0.88 en el grado de limitación del establecimiento (Tabla 4).

Correlación entre la ocurrencia de plántulas y juveniles con la densidad/abundancia de semillas

La prueba de Mantel mostró que existe una correlación positiva entre las matrices de disimilitud de la comunidad de árboles y la matriz de la lluvia de semillas ($r=0.17$; $P<0.001$) y entre la matriz de la comunidad de adultos y la de plántulas y juveniles ($r=0.09$; $P<0.001$), aunque esta última correlación fue relativamente baja. No se

encontró una correlación entre la matriz de la lluvia de semillas y la matriz de la comunidad de plántulas y juveniles ($r=0.02$; $P=0.212$).

Patrón espacial de la comunidad de plántulas y juveniles

El patrón espacial de la distribución de las semillas calculado con el índice estandarizado de Morisita (MSI) mostró que la mayoría de las especies registradas tienen una distribución agrupada ($MSI>0.5$). Los valores elevados del índice se presentaron en especies de la SG: *B. aliastrum* ($MSI=0.91$), *Platymiscium yucatanum* ($MSI=0.83$), *Vitex gaumeri* ($MSI=0.70$), *M. olivaeformis* ($MSI=0.69$). Las especies típicas de los bajos inundables presentaron valores bajos: *G. floribundum* ($MSI=0.51$), *M. bahamensis* ($MSI=0.51$), *C. cozumelensis* ($MSI=0.52$).

Discusión

Los estudios acerca de la dispersión de semillas en bosques tropicales son necesarios para entender la influencia de los procesos que intervienen en la estructuración de las comunidades arbóreas (Levine y Murrell 2003). Para el caso del filtro ambiental se requiere cuantificar la llegada de las especies a determinados sitios focales (Kraft et al. 2015). En nuestro estudio dichos sitios focales son las depresiones inundables, cuyo atributo distintivo es la inundación estacional, factor abiótico estresante que impone limitaciones al establecimiento y supervivencia de plántulas y juveniles (Meli et al. 2015, Conserva et al. 2018). Este filtro actúa a pesar de la existencia de un proceso de dispersión de semillas (Pitman et al. 2014).

La evidencia obtenida indica que la lluvia de semillas es rica en especies, con predominio de la anemocoria. Contrario a esto, las especies arbóreas de los bosques inundables de la Amazonía se distinguen por la predominancia de los síndromes de hidrocoria e ictiocoria. En las especies cuya dispersión es mediante la hidrocoria, los frutos y semillas se dispersan siguiendo los cursos de los ríos (Piedade et al. 2006), mientras que la ictiocoria (empleando a los peces como un agente de dispersión) resulta ventajosa para que las especies puedan ocupar áreas elevadas (Parolin et al. 2013).

La dispersión de semillas y el establecimiento de juveniles resultaron altamente limitados. Los resultados de este estudio coinciden con otros estudios realizados en selvas tropicales inundables que indican que la limitación de la dispersión de semillas puede estar relacionada con los patrones espaciales agregados registrados en árboles adultos asociados a las preferencias de hábitat (Costa-Cysneiros et al. 2018). Esta especificidad en el hábitat depende en gran medida de las adaptaciones fisiológicas a la inundación y a los diferentes niveles y periodos de la misma, lo que conduce a la zonación de las especies en el gradiente de inundación (Wittmann et al. 2010). De tal manera que las condiciones topográficas pueden influenciar la acumulación de frutos en las cercanías de los árboles parentales (Piedade et al. 2006), es decir, la especialización de las especies al microhábitat es un factor determinante para el mantenimiento de las comunidades (Svenning et al. 1999).

Por otra parte, encontramos que la limitación al establecimiento de juveniles es elevado. Al respecto, es importante señalar que los valores se obtuvieron a partir de la ecuación propuesta por Muller-Landau et al. (2002), en la que el parámetro r se refiere a la coincidencia de semillas y plántulas de la misma especie en una estación de muestreo. Sin embargo, no encontramos coincidencia entre plántulas y semillas de una especie determinada en cada estación, lo que puede sugerir que existe una elevada especificidad de las plántulas respecto de las condiciones ambientales que requieren a nivel de micro-sitio. En los bosques de *várzea* de Brasil, la inundación es el principal factor que influye sobre la composición de especies y la estructura de las comunidades de plántulas y juveniles (Witmann y Junk 2003). En experimentos de adición de semillas se ha registrado que la limitación en el establecimiento de plántulas es más importante que la limitación en la dispersión de semillas sobre el reclutamiento de las plántulas (Vargas y Stevenson 2003). En este sentido, Blendinger et al. (2011) señalan que la ubicación donde son depositadas las semillas influye directamente en la probabilidad de supervivencia de las plántulas. El reclutamiento de juveniles también puede variar en respuesta a los gradientes topográficos, lo que indica que existe una diferenciación de nicho entre las especies en etapas tempranas (Metz 2012).

La evidencia encontrada con la prueba de Mantel para la lluvia de semillas, la comunidad de árboles parentales y la comunidad de plántulas y juveniles no muestra correlación entre la lluvia de semillas y la comunidad de plántulas, lo cual puede sugerir un efecto de micro-sitio que puede influenciar la mortalidad durante la germinación. Al respecto Houle (1995) señala que la falta de asociación entre la distribución espacial de las semillas y las plántulas puede atribuirse a una elevada mortalidad en la etapa de germinación. En este sentido, Cavallero et al. (2012) encontraron que las especies con síndrome de dispersión endozoocórico en estado juvenil tienden a ser específicas en la selección de sitios ya que las plántulas se establecen en micro-sitios que presentan condiciones ambientales similares; mientras que el establecimiento de las especies con síndrome de dispersión anemocórico tiende a ser menos específicas en la selección de sitios. En este estudio, el índice estandarizado de Morisita (MSI) muestra que la mayoría de las especies registradas tienen un patrón de distribución espacial agregado, posiblemente debido a la acción del filtro ambiental al nivel de micro-sitios.

La dispersión de semillas y el establecimiento de plantas jóvenes son limitadas en el gradiente de inundación y la mayoría de las especies presentes en este gradiente mostraron un patrón espacial agregado. No hay coincidencias entre la ubicación de la lluvia de semillas y la de plántulas y juveniles, lo que sugiere un efecto de restricciones por el micro-sitio. Posiblemente la disponibilidad de semillas haya sido influenciada por una limitada producción de frutos producto de la marcada estacionalidad que se presenta en los bosques estudiados; en este sentido eventos climáticos como El Niño conducen a drásticas reducciones en la producción de frutos (Wright y Calderón, 2006; Wright et al. 1999). En los bosques de *várzea* se han registrados marcados picos de producción de frutos y la abundancia de frutos maduros varía temporalmente dentro y entre los tipos de bosques (Haugaasen y Peres, 2007).

Agradecimientos

Se agradece a Yuriko Pilar Cruz Koizumi, Perla Ortíz Colín, Janeth Chan Morales, Edwin Armin Poot Euan, Alfonso Díaz Montes y Jaime Ariel por el apoyo brindado durante la realización del trabajo de campo y laboratorio de este estudio.

Financiamiento

Este estudio fue apoyado por El Colegio de la Frontera Sur (Campeche), a través del Fondo de Investigación y Desarrollo Tecnológico de El Colegio de la Frontera Sur FID-784.

Literatura citada

- Anderson JT, Nuttle T, Saldaña-Rojas JJ, Pendergast TH, Flecker AS. 2011. Extremely long-distance seed dispersal by an overfished Amazonian frugivore. *Proc. Royal Society B.* 278: 3329-3335.
- Baur B. 2014. Dispersal-limited species - A challenge for ecological restoration. *Basic and Applied Ecology* 15: 559-564.
- Beach T, Luzzadder-Beach S, Cook D, Krause S, Doyle C, Eshleman S, Wells G, Dunning N, Brennan ML, Brokaw N, Cortes-Rincon M, Hammond G, Terry R, Trein D, Ward S. 2018. Stability and instability on Maya Lowlands tropical hillslope soils. *Geomorphology* 305: 185–208.
- Blendinger PG, Blake JG, Loiselle BA. 2011. Connecting fruit production to seedling establishment in two co-occurring *Miconia* species: consequences of seed dispersal by birds in upper Amazonia. *Oecologia* 167: 61-73.
- Cadotte MW, Tucker CM. 2017. Should environmental filtering be abandoned?. *Trends in Ecology and Evolution* 32: 429–437.
- Cavallero L, Aizen MA, Raffaele E. 2012. Endozoochory decreases environmental filtering imposed to seedlings. *Journal of Vegetation Science* 23: 677-689.
- Chen S-C, Tamme R, Thomson FJ, Moles AT. 2019. Seed tend to disperse further in the tropics. *Ecology Letters* 22: 954-961.
- Connell JH. 1978. Diversity in tropical rain forests and coral reefs. *Science* 199: 1302-1310.

- Conserva A, Campana-Camargo JL, García de Santana D, Piedade MTF. 2018. Germinative behavior of ten tree species in white-water floodplain forest in central Amazonia. *Folia Geobotanica* 53(1): 89-101.
- Costa-Cysneiros V, Dalmaso CA, Pelissari AL, Povoá de Mattos P, de Souza L, do Amaral Machado S. 2018. Spatial patterns and interactions of dominant tree species in an Amazon tropical rainforest. *Revista de Biología Tropical* 66:1009-1017.
- Dalling JW, Muller-Landau HC, Wright SJ, Hubbell SP. 2002. Role of dispersal in the recruitment limitation of neotropical Pioneer species. *Journal of Ecology* 90: 714-727.
- De la Peña-Domene M, Martínez-Garza C, Ayestarán-Hernández LM, Howe HF. 2018a. Plant attributes that drive dispersal and establishment limitation in tropical agricultural landscapes. *Forests* 9: 1-16.
- De la Peña-Domene M, Martínez-Garza C. 2018b. Integrating density into dispersal and establishment limitation equations in tropical forests. *Forests* 9: 1-14.
- Duch-Gary J. 1989. Los bajos inundables (ak'alches) de la Península de Yucatán: las expectativas de una evaluación ambiental referida a su aprovechamiento. Universidad Autónoma Chapingo. México.
- Dunning NP, Griffin RE, Sever TL, Saturno WA, Jones JG. 2016. The nature and origins of linear features in the Bajo de Azúcar, Guatemala: Implications for ancient Maya adaptation to a changing environment. *Geoarchaeology An International Journal* 32: 107–129.
- FLORA DIGITAL. 2019. Flora digital: Península de Yucatán. https://www.cicy.mx/sitios/flora%20digital/indice_busqueda.php (consultado marzo de 2019).
- Fontes CG, Walter BMT, Pinto JRR, Damasco G. 2015. Species turnover across different life stages from seedlings to canopy trees in swamp forests of Central Brazil. *International Journal of Ecology* 2015: e124851
- Harper JL. 1977. *Population Biology of Plants*. Academic Press, London, UK.

- Haugaasen T, Peres CA. 2007. Vertebrate responses to fruit production in Amazonian flooded and unflooded forest. *Biodiversity Conservation* 16: 4165-4190.
- Houle G. 1995. Seed dispersal and seedling recruitment: The missing link(s). *Écoscience* 2: 238-244.
- Hubbell, SP. 2001. *The unified neutral theory of biodiversity and biogeography*. Princeton Univ. Press, Princeton, N.J.
- Keddy PA. 1992. Assembly and response rules: two goals for predictive community ecology. *Journal of Vegetation Science* 3: 157–164.
- Kraft NJB, Adler PB, Godoy O, James EC, Fuller S, Levine JM. 2015. Community assembly, coexistence and the environmental filtering metaphor. *Functional Ecology* 29: 592–599.
- Legendre P, Legendre L. 1998. *Numerical ecology*, 2nd English edn. Elsevier, Amsterdam
- Levine JM, Murrell DJ. 2003. The community-level consequences of seed dispersal patterns. *Annual Review Ecology Evolution and Systematics* 34: 549-574.
- Lundell C. 1934. Preliminary sketch of the phytogeography of the Yucatan Peninsula. *Carn. Inst. Wash. Publ.* 436: 257–321.
- Mantel N. 1967. The detection of disease clustering and a generalized regression approach. *Cancer Research* 27: 209-220.
- Márdero S, Schmook B, Christman Z, Nickl E, Schneider L, Rogan J, Lawrence D. 2014. Precipitation Variability and Adaptation Strategies in the Southern Yucatán Peninsula, Mexico: Integrating Local Knowledge with Quantitative Analysis. En W. Leal Filho, F. Alves, S. Caeiro, and U. M. Azeiteiro (Ed.). *International Perspectives on Climate Change: Latin America and Beyond*, pp. 189–201, Springer International Publishing, Cham.
- Martínez E, Galindo-Leal C. 2002. La Vegetación de Calakmul, Campeche, México. *Boletín de la Sociedad Botánica de México* 71: 7–32.
- Meli P, Rey-Benaya JM, Martínez-Ramos M, Carabias J. 2015. Effects of grass clearing and soil tilling on establishment of planted tree seedlings in tropical riparian pastures. *New Forests* 46(4): 507-525.

- Miranda F. 1958. Estudios acerca de la vegetación. In E. Beltrán (Ed.). Los Recursos Naturales del Sureste y su Aprovechamiento. Tomo II, pp. 215–271, Instituto Mexicano de Recursos Naturales no Renovables, México, D.F.
- Miranda F, Hernández Xolocotzi E. 1963. Los tipos de la vegetación de México y su clasificación. *Boletín de la Sociedad Botánica de México* 28: 29–179.
- Metz R. 2012. Does habitat specialization by seedlings contribute to the high diversity of a lowland rain forest? *Journal of Ecology* 100: 969-979
- Morisita M. 1959. Measuring of the dispersion of individuals and analysis of the distributional patterns. *Mem Fac Sci Kyushu Univ Ser E* 2(4):215–235
- Muller-Landau HC, Wright SJ, Calderón O, Hubbell SP, Foster RB. 2002. Assessing recruitment limitation: Concepts, methods and case-studies from a tropical forest. In *Seed Dispersal and Frugivory*; Levey, D.J., Silva, W.R., Galetti, M., Eds.; CAB International: Wallingford: Oxon, UK, pp. 35–53.
- Myers JA, Harms KE. 2009. Seed arrival, ecological filters, and plant species richness: a meta-analysis. *Ecology Letters* 12: 1250-1260
- Myers JA, Harms KE. 2011. Seed arrival and ecological filters interact to assemble high-diversity plant communities. *Ecology* 92:676-686
- Nathan R y Muller-Landau HC. 2000. Spatial patterns of seed dispersal, their determinants and consequences for recruitment. *Trends in Ecology & Evolution* 15: 278-285
- Norden N, Chave J, Belbenoit P, Caubere A, Chatelet P, Forget PM, Riera B, Viers J, Thebaud C. 2009. Interspecific variation in seedling responses to seed limitation and habitat conditions for 14 neotropical woody species. *Journal of Ecology* 97: 186–197.
- Oksanen J, Blanchet FG, Friendly M, Kindt R, Legendre P, McGlenn D, Minchin PR, O'Hara RB, Simpson GL, Solymos P, Stevens MHH, ESzoecs E, Wagner H. 2013. *Vegan: Community Ecology Package*. R package version 2.3-4, <http://cran.r-project.org/web/packages/vegan/index.html>.
- Oliveira WL, Medeiros MB, Simon MF, Hay J, ter Steege H. 2018. The role of recruitment and dispersal limitation in trees community assembly in Amazonian forests. *Plant Ecology & Diversity* 11: 1-12

- Orellana R, Espadas C, Conde C, Gay C. 2009. Atlas. Escenarios de cambio climático en la Península de Yucatán. CICY-UNAM-CONACY-SEDUMA-Gobierno del Estado de Yucatán -SIDETEX-ONU-PNUD, Mérida, México.
- Palacio-Aponte GA, Noriega-Trejo R, Zamora-Crescencio P. 2002. Caracterización físico-geográfica del paisaje conocido como "bajos inundables". El caso del área natural protegida Balamkín, Campeche. *Investigaciones Geográficas* 49: 57–73.
- Parolin P, Ferreira LV, Albernaz ALKM, Almeida SS. 2004. Tree species distribution in várzea forest of Brazilian Amazonia. *Folia Geobotanica* 39: 371-383
- Parolin P, Wittmann F, Ferreira LV. 2013. Fruit and seed dispersal in Amazonian floodplain trees: A review. *Ecotropica* 19: 19-36.
- Piedade MTF, Parolin P, Wolfgang JJ (2006) Phenology, fruit production and seed dispersal of *Astrocaryum jauari* (Arecaceae) in Amazonian black water floodplains. *Revista de Biología Tropical* 54: 1171-1178
- Pitman NCA, Guevara-Andino JE, Austelia M, Cerón CE, Neill DA, Palacios W, Rivas-Torres G, Silman MR, Terborgh JW. 2014. Distribution and abundance of tree species in swamp forests of Amazonian Ecuador. *Ecography* 37(9): 902-915.
- Core Team. 2018. R: A Language and Environment for Statistical Computing. R Foundation for Statistical Computing. Vienna, Austria. <https://www.R-project.org/>.
- Ricklefs RE. 1987. Community Diversity: Relative roles of local and regional processes. *Science* 235: 167-171
- Ricklefs RE, He F. 2016. Region effects influence local tree species diversity. *Proceedings of National Academy of Sciences of the USA* 113: 674–679
- Salazar A, Goldstein G, Franco AC, Millares-Wilhelm F. 2012. Seed limitation of woody plants in Neotropical savannas. *Plant Ecology* 213: 273-287
- Seidler TG, Plotkin JB. 2006. Seed dispersal and spatial pattern in tropical trees. *Plos One* 11: e344.
- Snyder RE, Chesson P. 2003. Local dispersal can facilitate coexistence in the presence of permanent spatial heterogeneity. *Ecology Letters* 6: 301-309
- Svenning JC. 1999. Microhabitat specialization in a species-rich palm community in Amazonian Ecuador. *Journal of Ecology* 87: 55-65.

- Svenning, JC, Engelbrecht BMJ, Kinner DA, Kursar TA, Stallard RF, Wright SJ. 2006. The relative roles of environment history and local dispersal in controlling the distributions of common tree and shrub species in a tropical forest landscape, Panama. *Journal of Tropical Ecology* 22:575-586.
- Umaña, MN, Correa DF, Cano Á, Casas LF, Cárdenas S, Villanueva B, Stevenson P. 2018. Diversity of dispersal systems in Igapó Forests: An analysis of local tree diversity, species turnover, and dispersal systems. In: Myster R. W. (Eds). *Igapó (Black-water flooded forest) of the Amazon Basin*. Springer Cham. 23-35 pp.
- Vargas IN, Stevenson PR. 2013. Seed and establishment limitation effects on plant diversity in an Amazonian rainforest. *Biotropica* 45: 737-746
- Wright SJ, Carrasco C, Calderón O, Paton S. 1999. The El Niño southern oscillation variable fruit production, and famine in a tropical forest. *Ecology* 80: 1632-1647.
- Wright SJ, Muller-Landau HC, Calderón O, Hernández A. 2005. Annual and spatial variation in seedfall and seedling recruitment in a neotropical forest. *Ecology* 86: 848-860.
- Wright SJ, Calderón O. 2006. Seasonal, El Niño and longer term changes in flower and seed production in a moist tropical forest. *Ecology* 9: 35-44
- Weiss B, Zuanon JAS, Piedade MTF. 2016. Viability of seeds consumed by fishes in a lowland forest in the Brazilian Central Amazon. *Tropical Conservation Science* 9: 1-10.
- Wendelken PW, Martin RF. 1987. Avian consumption of *Guaiacum sanctum* fruit in the arid interior of Guatemala. *Biotropica* 19: 116-121.
- Wiens JJ, Donoghue MJ. 2004. Historical biogeography, ecology and species richness. *Trends in Ecology and Evolution* 19: 639-644.
- Wittmann F, Junk WF. 2003. Sapling communities in Amazonian white-water forests. *Journal of Biogeography* 30: 1533-15.
- Wittmann F, Schöngart J, Junk WJ. 2010. Phytogeography, species diversity, community structure and dynamics of Amazonian várzea forests. En: Junk WJ, Piedade MTF, Wittmann F, Schöngart J, Parolin P (eds) *Amazonian floodplain forests: ecophysiology, biodiversity and sustainable management*. Ecological studies, vol 210. Springer, Berlin, pp 61–102

Tabla 1. Especies de la comunidad de plántulas registradas en el año 2017 en los sitios Balam-ku, Nadzcaan y Oxpemul. Los valores se refieren al número de trampas en las que se registró cada especie.

Especie	Bajo	Lomerío	Total
<i>Psidium sartorianum</i>	44	36	80
<i>Croton nitens</i>	28	45	73
<i>Hyperbaena winzerlingii</i>	33	15	48
<i>Thouinia paucidentata</i>	19	25	44
<i>Jacquinia macrocarpa</i>	9	13	22
<i>Metopium brownei</i>	10	8	18
<i>Gymnopodium floribundum</i>	2	10	12
<i>Manilkara sapota</i>	8	2	10
<i>Coccoloba cozumelensis</i>	3	2	5
<i>Diospyros tetrasperma</i>	0	5	5
<i>Melicoccus olivaeformis</i>	0	5	5
<i>Jatropha gaumeri</i>	2	2	4
<i>Guaiacum sanctum</i>	0	3	3
<i>Cordia dodecandra</i>	2	1	3
<i>Haematoxylum campechianum</i>	2	0	2
<i>Tabebuia rosea</i>	1	1	2
<i>Casearia emarginata</i>	0	1	1
<i>Lonchocarpus xuul</i>	0	1	1

Cuadro 2. Limitación en la dispersión de semillas de las especies mejor representadas en las trampas de semillas. Los valores se obtuvieron a partir del índice propuesto por Muller-Landau et al. 2002. Los valores cercanos a 1 reflejan la máxima limitación y valores cercanos a 0 reflejan mínima limitación.

Especies	Grado de limitación de la dispersión
<i>Gymnopodium floribundum</i>	0.14
<i>Coccoloba cozumelensis</i>	0.43
<i>Mimosa bahamensis</i>	0.49
<i>Erythroxylum rotundifolium</i>	0.74
<i>Leucaena leucocephala</i>	0.82
<i>Jatropha gaumeri</i>	0.85
<i>Bursera simaruba</i>	0.86
<i>Haematoxillum campechinum</i>	0.86
<i>Manilkara zapota</i>	0.86
<i>Lysiloma latisiliquum</i>	0.87
Otras 40 especies	>0.88

Cuadro 3. Limitación en la dispersión de semillas de las especies mejor representadas en las trampas según el índice de presencia (Muller-Landau et al. 2002) y ponderado con la densidad de semillas (de la Peña-Domene *et al.* 2018a). Los valores cercanos a 1 reflejan la máxima limitación y valores cercanos a 0 reflejan mínima limitación.

Especies	Índice basado en presencia	Índice ponderado
Balam-ku		
<i>Gymnopodium floribundum</i>	0.125	0.335
<i>Coccoloba cozumelensis</i>	0.444	0.586
<i>Mimosa bahamensis</i>	0.555	0.759
<i>Manilkara zapota</i>	0.708	0.845
<i>Bursera simaruba</i>	0.833	0.910
Nadzcaan		
<i>Gymnopodium floribundum</i>	0.166	0.295
<i>Coccoloba cozumelensis</i>	0.416	0.658
<i>Mimosa bahamensis</i>	0.458	0.696
<i>Leucaena leucocephala</i>	0.611	0.794
<i>Piscidia piscipula</i>	0.736	0.845
Oxpemul		
<i>Gymnopodium floribundum</i>	0.125	0.361
<i>Erythroxylum rotundifolium</i>	0.234	0.510
<i>Coccoloba cozumelensis</i>	0.421	0.672
<i>Mimosa bahamensis</i>	0.468	0.682
<i>Haematoxylum campechianum</i>	0.765	0.870

Cuadro 4. Limitación en el establecimiento de plántulas, basado en el índice propuesto por Muller-Landau et al. 2002. Valores cercanos a 1 reflejan la máxima limitación y valores cercanos a 0 reflejan mínima limitación. NR= especie no registrada.

Especie	Oxpemul	Balamku	Nadzcaan
<i>Metopium brownei</i>	0.875	1	0.9861
<i>Croton nitens</i>	1	0.9861	0.9444
<i>Psidium sartorianum</i>	1	1	0.9861
<i>Coccoloba cozumelensis</i>	1	0.9861	0.9861
<i>Hyperbaena winzerlingii</i>	1	1	1
<i>Jacquinia macrocarpa</i>	1	1	1
<i>Thouinia paucidentata</i>	1	1	1
<i>Cordia dodecandra</i>	1	1	NR
<i>Manilkara zapota</i>	1	0.9861	NR
<i>Jatropha gaumeri</i>	1	NR	NR
<i>Guaiacum sanctum</i>	1	NR	NR
<i>Casearia emarginata</i>	NR	1	NR
<i>Tabebuia rosea</i>	NR	1	NR
<i>Haematoxylum campechianum</i>	NR	1	NR
<i>Diospyros tetrasperma</i>	NR	NR	1
<i>Melicoccus olivaeformis</i>	NR	NR	1
<i>Gymnopodium floribundum</i>	NR	NR	0.8889
<i>Lonchocarpus xuul</i>	NR	NR	1

Figura 1. Área de estudio y ubicación de los sitios de ubicación de los transectos en el municipio de Calakmul (línea gruesa blanca), estado de Campeche, México. (A) México; (B) estado de Campeche.

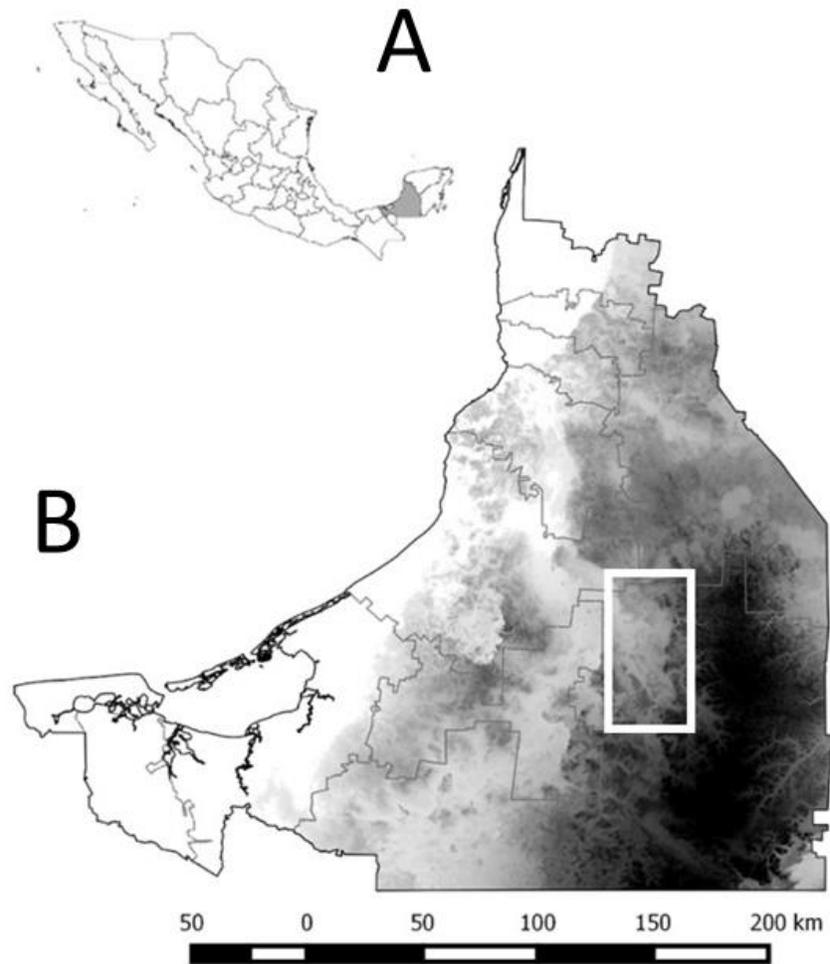
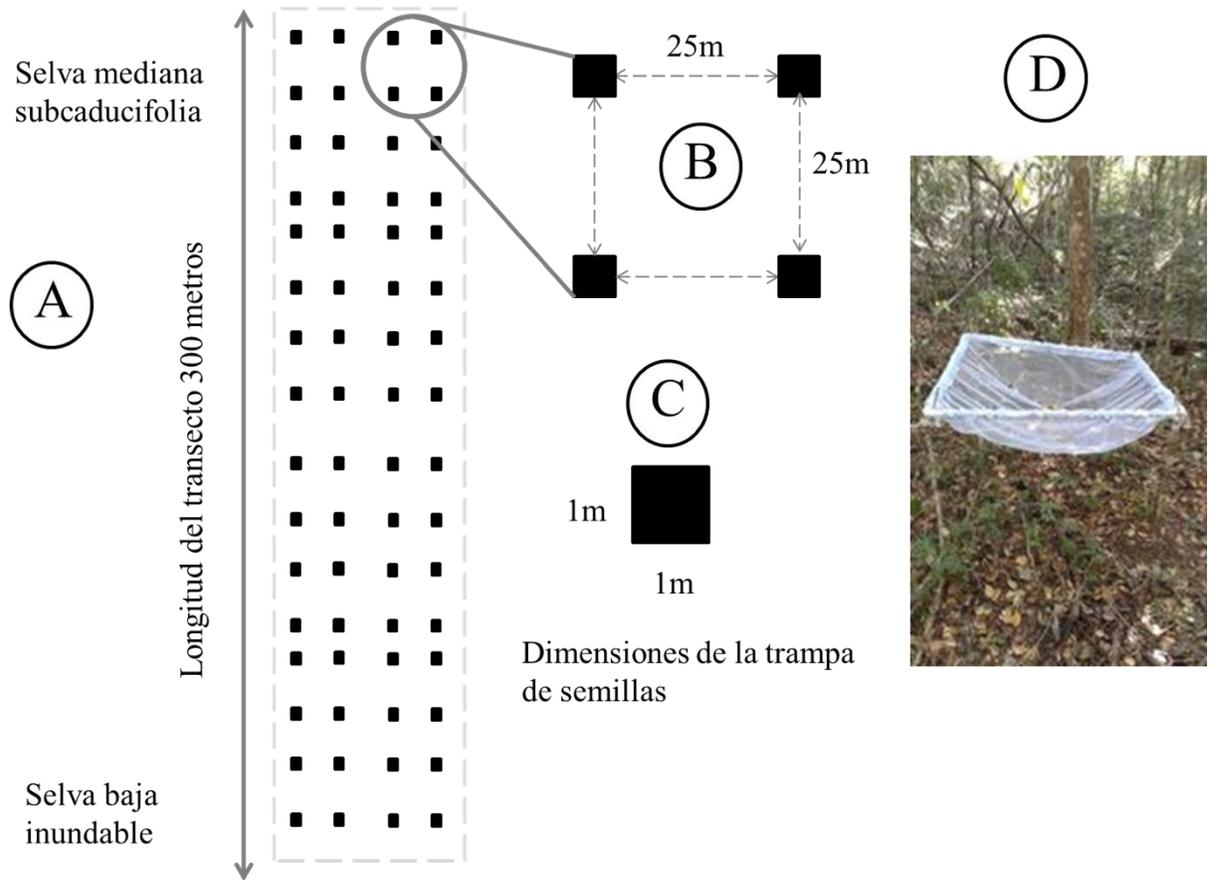


Figura 2. Esquema que ilustra (A) la distribución de trampas (cuadros negros) en el gradiente de anegamiento estacional, (B) distancia entre trampas, (C) dimensiones de la trampa de semillas y (D) trampa de semilla instalada en el sitio de estudio.



CAPÍTULO IV

La supervivencia y desarrollo de plántulas de *Brosimum alicastrum* (Moraceae) y *Psidium sartorianum* (Myrtaceae) difieren en condiciones de inundación

Publicado en Acta Botanica Mexicana

Mendoza-Arroyo, G. E., A. Morón-Ríos, M. González- Espinosa, J. A. Alayón-Gamboa y P. A. Macario-Mendoza. 2019(2020). La supervivencia y desarrollo de plántulas de *Brosimum alicastrum* (Moraceae) y *Psidium sartorianum* (Myrtaceae) difieren en condiciones de inundación. Acta Botanica Mexicana 127: e1548. DOI: 10.21829/abm127.2020.1548

La supervivencia y desarrollo de plántulas de *Brosimum alicastrum* (Moraceae) y *Psidium sartorianum* (Myrtaceae) difieren en condiciones de inundación

Survival and development of *Brosimum alicastrum* (Moraceae) and *Psidium sartorianum* (Myrtaceae) seedlings differ under flooding conditions

Gustavo Enrique Mendoza-Arroyo¹ <https://orcid.org/0000-0001-8285-1033>

Alejandro Morón-Ríos^{1,4} <https://orcid.org/0000-0001-8790-0383>

Mario González-Espinosa² <https://orcid.org/0000-0002-9766-5230>

José Armando Alayón-Gamboa¹ <https://orcid.org/0000-0003-0034-4973>

Pedro Antonio Macario-Mendoza³ <http://orcid.org/0000-0002-9645-1249>

¹El Colegio de la Frontera Sur (ECOSUR), Departamento de Conservación de la Biodiversidad, Av. Rancho, Polígono 2A, Ciudad Industrial de Lerma, 24500 San Francisco de Campeche, Campeche, México.

²El Colegio de la Frontera Sur (ECOSUR), Departamento de Conservación de la Biodiversidad, Carretera Panamericana y Periférico Sur s.n., 29290 San Cristóbal de Las Casas, Chiapas, México.

³El Colegio de la Frontera Sur (ECOSUR), Departamento de Agricultura, Sociedad y Ambiente, Avenida Centenario km 5.5, Colonia Pacto Obrero Campesino, 77014 Chetumal, Quintana Roo, México.

⁴Autor para la correspondencia: amoron@ecosur.mx, moriosa08@gmail.com

Resumen:

Antecedentes y Objetivos: En los bosques tropicales la inundación estacional puede actuar como filtro ambiental afectando la supervivencia, el establecimiento y el crecimiento de las plántulas de especies arbóreas e influir en la estructura de las comunidades. Se simularon condiciones de inundación y sequía con el objetivo de evaluar su efecto como filtro ambiental sobre la supervivencia, crecimiento (longitud del tallo y número de hojas) y biomasa acumulada en plántulas de *Brosimum alicastrum* y *Psidium sartorianum* de la selva de Campeche, México.

Métodos: Se estableció un experimento en condiciones de vivero con un diseño completamente al azar con tres tratamientos (sequía, riego regular e inundación). Para cada tratamiento se utilizaron 45 plántulas de cada especie. Se evaluaron la supervivencia, altura y número de hojas de cada plántula al inicio del experimento y a intervalos de 30 días hasta su conclusión a los 120

días. Al finalizar, se cosecharon las plántulas y se midió la longitud de las raíces y la biomasa acumulada.

Resultados clave: La inundación disminuyó la supervivencia de plántulas de *B. alicastrum* y no la de *P. sartorianum*, limitó la longitud del tallo, el número de hojas y la biomasa acumulada de ambas especies, pero no la biomasa de raíces de *P. sartorianum*. La supervivencia de las plántulas expuestas a sequía y riego regular no cambió y aumentó el crecimiento y biomasa acumulada.

Conclusiones: Las respuestas de las especies contribuyeron a entender el papel del filtro ambiental en el establecimiento de las plántulas de especies arbóreas en los bajos de Calakmul, Campeche. La inundación estacional actúa como un filtro ambiental, elimina las plántulas de *B. alicastrum* en los bajos, mientras que esta especie predomina en áreas con suelos bien drenados como los lomeríos adyacentes a la zona inundada. *Psidium sartorianum* se adaptó a las condiciones de sequía e inundación, como se observa en su hábitat natural.

Palabras clave: cambio climático, filtro ambiental, selvas inundables, suelos inundados.

Abstract:

Background and Aims: Seasonal flooding in tropical forests may function as an environmental filter that affects the survival, establishment and growth of tree seedlings, with consequences for the assembly of communities. Seasonal flood and drought conditions were simulated with the objective to evaluate their effect on the survival, growth (stem length and number of leaves), as well as biomass accumulation in *Brosimum alicastrum* and *Psidium sartorianum* seedlings from the tropical forest of Campeche, Mexico.

Methods: A nursery experiment was established with a completely random design with three treatments (flooding, regular irrigation and drought). For each treatment 45 seedlings were used for each species. The survival, height and number of leaves of each seedling were measured at the beginning of the experiment and at 30 days intervals until the experiment ended at 120 days. The seedlings were then harvested and the length of the roots and the biomass accumulation were measured.

Key results: The flood decreased the survival of *B. alicastrum* and did not change the survival of *P. sartorianum*. Likewise, it limited the length of the stem, the number of leaves and the biomass accumulated in both species, except for the biomass in roots of *P. sartorianum*. The survival of the seedlings exposed to drought and regular irrigation were not altered and showed increases in growth and accumulated biomass.

Conclusions: The responses of the species contributed to understand the role of the environmental filter in the establishment of arboreal species seedlings in the lowlands of Calakmul, Campeche. Seasonal flooding in the lowlands acts as an environmental filter because it eliminate *B. alicastrum* seedlings, while it predominates in areas with well-drained soils, such as the hills adjacent to the low floodplains. *P. sartorianum* was well adapted to the conditions of drought and flood, as observed in their natural habitat.

Key words: climatic change, environmental filter, flooded soils, lowland forest.

Introducción

En los bosques tropicales húmedos, las inundaciones constituyen un filtro ambiental que influye en el establecimiento de plántulas de especies arbóreas (Meli et al., 2015; Conserva et al., 2018); este filtro actúa a pesar de la existencia de un proceso de dispersión de semillas desde los

bosques adyacentes localizados en áreas con suelos bien drenados hacia el interior de los fragmentos estacionalmente inundables (Pitman et al., 2014).

La hipótesis del filtro ambiental postula que las condiciones abióticas seleccionan, del conjunto regional de especies, a aquellas con atributos similares (Keddy, 1992). A medida que dichas condiciones son más severas, es decir, cuando la duración y el nivel de inundación aumentan, pueden ocurrir extinciones locales de especies incluso dentro del mismo género, lo que conduce a un agrupamiento filogenético (Webb, 2000). Un resultado de la operación del filtro ambiental es que la riqueza local de especies en los hábitats más estresantes puede ser sólo una parte de la existente en los fragmentos forestales circundantes (Kraft et al., 2015; Cadotte y Tucker, 2017).

Cuando la inundación estacional actúa como un filtro ambiental severo puede potenciar los procesos de especialización y diversificación que ocurren dentro de las zonas inundables (Wittmann et al., 2013; Luize et al., 2018) e incluso puede propiciar la dominancia de algunas especies (López y Kursar, 2007).

Para entender el efecto individual de un filtro ambiental (por ej. inundaciones o sequía), Kraft et al. (2015) señalan que se requiere evaluar la tolerancia de las especies a factores abióticos en ausencia de otras especies competidoras. Esto permite comprender con mayor claridad el efecto de las condiciones abióticas que influyen en el desarrollo, establecimiento y reclutamiento de plántulas (Meli et al., 2015; Araújo da Paz et al., 2017; Cadotte y Tucker, 2017; Conserva et al., 2018).

La inundación estacional actúa sobre las plántulas de especies arbóreas y provoca limitaciones en su crecimiento (López y Kursar, 2003; Almeida et al., 2018), pérdida de hojas (Parolin, 2001; Schöngart et al., 2002; Hawes y Peres, 2016), disminución de la acumulación de

biomasa total (Schranm et al., 2005) y también afecta negativamente la longitud de las raíces y la proporción raíz:tallo (López y Kursar, 1999). Como respuesta, algunas especies de plantas han desarrollado mecanismos, como la producción de raíces aéreas (Wittmann y Parolin, 2005), que permiten su supervivencia (De Simone et al., 2003). Estos ajustes morfo-fisiológicos brindan a las especies la posibilidad de sobrevivir en áreas temporalmente inundables (Soares et al., 2018). Los patrones y mecanismos del establecimiento de las plántulas de árboles ayudan a explicar la distribución de los individuos adultos en gradientes de inundación (Parolin, 2002), con consecuencias en la composición florística y estructura de la comunidad vegetal (Pitman et al., 2014; Assis et al., 2015; Myster, 2015; Araújo da Paz et al., 2017).

En la región sur de la Península de Yucatán, México, los fragmentos de selva inundables tienen un menor número de especies en comparación con las selvas medianas subcaducifolias circundantes y localizadas en áreas con suelos bien drenados (Duch-Gary, 1989; Martínez y Galindo-Leal, 2002; Albor-Pinto et al., 2017). El objetivo de este estudio fue evaluar el efecto del anegamiento y sequía sobre la supervivencia, el crecimiento (longitud del tallo y número de hojas) y la acumulación de biomasa en plántulas de *Brosimum alicastrum* Sw., una especie típica de la selva mediana subcaducifolia (Martínez y Galindo-Leal, 2002; Pennington y Sarukhán, 2005; Bonilla-Moheno y Holl, 2010) que se desarrolla en condiciones no inundables y de *Psidium sartorianum* (O. Berg) Nied., una especie característica de la selva baja estacionalmente inundable (Pennington y Sarukhán, 2005).

Materiales y Métodos

Selección y características de las especies

En el sur de Campeche, México, *Brosimum alicastrum* es abundante en los lomeríos rocosos y bien drenados en donde se desarrollan rodales de selva mediana subcaducifolia, mientras que *Psidium sartorianum* es abundante en las depresiones o bajos inundables conformados por rodales de selva baja subperennifolia o selva baja inundable (Miranda y Hernández X., 1963; Vega-López et al., 2003; Pennington y Sarukhán, 2005). Ambas unidades del paisaje están separadas por distancias menores a 250 metros y pueden ser claramente identificadas y delimitadas por sus atributos topográficos, geomorfológicos y edáficos (Duch-Gary, 1989; Beach et al., 2008, 2016; Dunning et al., 2016). La escasa distancia que separa dichas unidades del paisaje posibilita la dispersión de semillas desde los bajos hacia los lomeríos circundantes y viceversa; en consecuencia, brinda la posibilidad de que las especies se establezcan en el hábitat vecino o que su establecimiento pueda ser limitado por la acción de un filtro ambiental. Por tal motivo, elegimos *Brosimum alicastrum* y *Psidium sartorianum* por encontrarse en ambientes con condiciones edáficas y topográficas contrastantes (Beach et al., 2006, 2008, 2018).

Brosimum alicastrum (Moraceae) (ramón) es una especie dominante en las selvas altas perennifolias, medianas subperennifolias y medianas subcaducifolias (Pennington y Sarukhán, 2005); se desarrolla en suelos bien drenados, sobre calizas con alta pedregosidad (Vega-López et al., 2003). Es una especie arbórea de hasta 40 m de altura, diámetro a la altura del pecho de hasta 1.5 m, tronco recto, contrafuertes grandes y bien formados, ramas ascendentes, luego colgantes, y copa piramidal y densa (Pennington y Sarukhán, 2005); la producción de sus frutos abarca tres periodos al año, durante los meses de febrero-marzo, mayo-agosto y noviembre-diciembre (FLORA DIGITAL, 2019).

Psidium sartorianum (Myrtaceae) (guayabillo, pichiche) es una especie que se desarrolla en suelos con alto contenido de arcillas, drenaje deficiente y sujetos a inundaciones estacionales

(Duch-Gary, 1989; Martínez y Galindo-Leal, 2002; Palacio-Aponte et al., 2002). Se distribuye en selvas medianas subperennifolias, selvas bajas caducifolias (Pennington y Sarukhán, 2005) y selvas bajas inundables (FLORA DIGITAL, 2019). Es una especie arbórea cuya altura fluctúa entre 10 y 15 m de altura, tronco recto, ramas ascendentes y gruesas (Sánchez, 1990); la producción de sus frutos abarca los meses de junio a diciembre (FLORA DIGITAL, 2019).

Recolecta de material

Al final de la estación lluviosa (2 de noviembre de 2017) se colectaron 1200 plántulas de cada especie, provenientes de diversos árboles padres, sin daño aparente por herbivoría en las hojas no cotiledonarias. Las plántulas de *B. alicastrum* (15.66 ± 0.37 cm de altura) se colectaron en sitios de selva mediana subcaducifolia (no inundable) localizados en las coordenadas $18^{\circ}33'34.88''$ de latitud N y $89^{\circ}53'39.00''$ de longitud O. Para el caso de las plántulas de *P. sartorianum* (14.40 ± 0.40 cm de altura) estas provinieron de un sitio con selva baja subperennifolia (inundable temporalmente), ubicado en las coordenadas $18^{\circ}32'59.49''$ de latitud N y $89^{\circ}56'24.50''$ de longitud O. Ambos sitios de recolecta se localizan en la Península de Yucatán en las cercanías de la localidad de Conhuas, municipio Calakmul, Campeche, México.

Establecimiento en vivero forestal

Las plántulas recolectadas se transportaron al vivero forestal del Instituto Tecnológico de Chiná, Campeche, México. Las raíces de las plántulas se limpiaron con agua corriente e inmediatamente se plantaron en macetas de plástico de 800 ml de capacidad, con 600 ml de sustrato de agrolita comercial (Agrolita-Perlita[®]).

Todas las plántulas se sometieron a un período de aclimatación de 30 días en el vivero forestal de tipo abierto dotado con malla-sombra de 50%. El riego se efectuó cada 48 hrs con agua embotellada. El agua utilizada presentó un pH neutro (7.0), conductividad eléctrica de 5-10 mS/cm, ambos parámetros se evaluaron con un conductímetro (Consort, Turnhout, Bélgica). Durante el período experimental se registró dentro del vivero la humedad relativa (promedio 78%, mínima 70%, máxima 82%), la temperatura mínima (promedio 19 °C, mínima 15 °C, máxima 24 °C) y la temperatura máxima (promedio 31 °C, mínima 22 °C, máxima 37 °C), utilizando un equipo multi-parámetro digital (Traceable, Texas, EUA).

Diseño experimental

El experimento se basó en un diseño completamente al azar y tuvo una duración de 120 días (8 de diciembre de 2017-8 de abril de 2018). El criterio para finalizar el período experimental fue que cualquiera de las dos especies presentara más de 90% de mortalidad, independientemente del tratamiento al que estuvieran sometidas.

Después del período de aclimatación se eligieron aleatoriamente 135 plántulas de cada especie, éstas se distribuyeron en tres grupos de 45 plántulas y a cada grupo se le asignó un tratamiento; es decir, cada tratamiento consistió de 45 plántulas, las cuales se cambiaron de posición cada 15 días a partir del inicio del experimento.

Los tratamientos fueron: (a) sequía (TS), sin riego durante los 120 días del experimento; (b) riego regular (TR), las plántulas se regaron cada 48 hrs y (c) inundado (TI), las plántulas se mantuvieron en condiciones de inundación de manera permanente, manteniendo el nivel del agua a 8-10 cm sobre el sustrato.

La condición de inundación se logró mediante la sumersión de la maceta de 800 ml, con múltiples perforaciones, en el interior de una maceta de 3 l. El riego de las plántulas para los tratamientos TR y TI se hizo con agua embotellada. Las plántulas se fertilizaron cada 30 días con 50 ml de solución de Hoagland, formulada para hidroponía (Hoagland y Arnon, 1950), durante los 120 días de duración del experimento (cinco aplicaciones).

Variables medidas

Las variables de respuesta se midieron a los 0, 30, 60, 90 y 120 días. La supervivencia se evaluó mediante la identificación de plántulas muertas, consideradas así cuando perdían turgencia en la yema apical, cambiaba la coloración característica de sus hojas y presentaban signos de marchitez. Para evaluar el desarrollo de las plántulas se midió, con una regla graduada en milímetros, la longitud del tallo desde la base de la planta (cuello de la raíz) hasta el ápice del tallo, y se contó el número de hojas completamente expandidas (maduras).

Al final del experimento (120 días) se cosecharon todas las plántulas que sobrevivieron y se midió, empleando una regla graduada en milímetros, la longitud de la raíz principal desde su parte distal más delgada hasta la base de la planta.

La biomasa se calculó secando, en una estufa de convección (Memmert, WISCONSIN, EUA) a 70° C durante 72 horas (Cornelissen et al., 2003) de manera separada las hojas, tallo y raíces de cada planta, y con ello se obtuvo la biomasa total, aérea (hojas y tallos) y subterránea (raíz). El peso se registró empleando una balanza analítica digital (0.001 gr, Ohaus, Ohaus, EUA). La proporción raíz:tallo se obtuvo para cada planta como biomasa (g) de raíz entre la biomasa del tallo, y se utiliza para estimar la distribución de biomasa entre la raíz y el tallo (Wilson, 1988).

Análisis estadístico

El análisis de la respuesta del largo del tallo y el número de hojas de las especies a los tratamientos (TS, TR y TI), se realizó con un modelo lineal mixto de medidas repetidas en el tiempo. Debido a la naturaleza longitudinal de los datos evaluados, se empleó una matriz auto-regresiva de primer orden (Verbeke y Molenberghs, 2009). Los tratamientos se consideraron como factor fijo y el tiempo como factor aleatorio. Se empleó la suma de cuadrados Tipo III, debido a que durante el experimento el diseño se desbalanceó (Fabián et al., 2018) por la mortalidad de las plántulas. Los valores de significancia para las comparaciones pareadas (por ejemplo: entre tratamientos o entre tiempos) se obtuvieron con base en la corrección de Bonferroni ($p < 0.05$); lo anterior se realizó con la función *lmer* de la biblioteca *lme4* (Bates et al., 2015) en el programa R 3.24 (R Code Team, 2018).

Al inicio del experimento se empleó el análisis de varianza con un criterio de clasificación para evaluar si había diferencias en la altura y número de hojas de las plántulas. A partir de los 30 días de iniciado el estudio, se utilizó la prueba no paramétrica de *U* de Mann-Whitney para determinar diferencias ($p < 0.05$) en la altura y número de hojas. Al final del experimento, se evaluaron las diferencias en el largo de raíz y biomasa acumulada ($p < 0.05$) con el mismo programa estadístico.

Resultados

Supervivencia

La supervivencia de las plántulas de *B. alicastrum* en el TI disminuyó 93% (42 plantas) a partir de los primeros 30 días y 11% (5 plantas) a los 120. En el tratamiento TS la supervivencia registrada fue de 89% (40 plantas), y en TR de 84% (38 plantas). Por su parte, la supervivencia de *P. sartorianum* no se afectó en el tiempo en ningún tratamiento, ya que a los 120 días tuvo 93% de supervivencia en TS y TR, y 95% en TI (Fig. 1).

Longitud del tallo

Al inicio del experimento la longitud del tallo de las plántulas de *B. alicastrum* no presentaron diferencias significativas ($p>0.05$) entre tratamientos. Sin embargo, la condición TI limitó el desarrollo de las plántulas a los 30 ($p<0.05$) y 60 días ($p<0.05$) de iniciado el experimento. La longitud del tallo a lo largo del experimento difirió entre los tratamientos TS y TI y entre TR y TI ($p<0.05$). Además, se encontraron diferencias significativas ($p<0.0001$) en la longitud del tallo entre el inicio (0 días) y el final (120 días) del experimento en cada uno de los tres tratamientos. Al finalizar el experimento, en los tratamientos TS y TR se registraron los mayores incrementos de longitud del tallo (10.41 y 10.54 cm, respectivamente) y el menor incremento en el tratamiento TI (8.61 cm; Cuadro 1).

En *Psidium sartorianum* no se encontraron diferencias significativas entre tratamientos sobre la longitud del tallo al inicio ($p>0.05$) ni en las comparaciones realizadas en cada uno de los tiempos subsecuentes a lo largo del experimento. Se encontraron diferencias al comparar la longitud del tallo entre el inicio (0 días) y el final (120 días) del experimento en cada uno de los tres tratamientos: TS ($p<0.0001$), TR ($p<0.0001$) y TI ($p<0.001$). En los tratamiento TS y TR se registraron los mayores incrementos de longitud del tallo (4.81 y 3.87 cm, respectivamente) y el menor incremento en el TI (3.17 cm; Cuadro 2).

Número de hojas

Al inicio del experimento las plántulas de *B. alicastrum* (Cuadro 3) y *P. sartorianum* (Cuadro 4) no presentaron diferencias ($p>0.05$) en el número de hojas entre las plántulas asignadas a los tratamientos. A partir de los 30 días de iniciado el experimento, el tratamiento TI limitó el incremento en el número de hojas en las plántulas de *B. alicastrum* (Cuadro 3) y *P. sartorianum* (Cuadro 4). En ambas especies se encontraron diferencias entre los tratamientos a lo largo del tiempo; para *B. alicastrum* las comparaciones entre los tratamientos TS-TI y TR-TI, fueron diferentes ($p<0.0001$); mientras que en *P. sartorianum* la comparación entre los tratamientos TR-TI fue significativa ($p<0.05$). De igual manera, se registraron diferencias en el número de hojas entre el inicio (0 días) y el final (120 días) del experimento en los tratamientos en ambas especies. *Brosimum alicastrum* difirió en condiciones de sequía ($p<0.0001$) y riego regular ($p<0.0001$), mientras que *P. sartorianum* difiere en condiciones de riego regular ($p<0.05$).

Al finalizar el experimento las plántulas de las dos especies mostraron el mayor incremento promedio en el número de hojas en TR (*B. alicastrum*=3.21; *P. sartorianum*=3.93) y en TI se registró una disminución en el número de éstas (*B. alicastrum*=-0.24; *P. sartorianum*=-0.68; Cuadro 3 y Cuadro 4).

Longitud de raíz

La longitud de las raíces de las plántulas de *B. alicastrum* se redujo en las condiciones de los tratamientos TR y TI, mientras que en *P. sartorianum* la longitud de la raíz solamente se afectó negativamente cuando las plántulas permanecieron inundadas permanentemente. La mayor

longitud promedio de la raíz se registró a los 120 días en el tratamiento TS, tanto en las plántulas de *B. alicastrum* como en *P. sartorianum* (Fig. 2).

Biomasa (total, aérea y biomasa subterránea)

La biomasa acumulada en hojas, raíces y total en las plántulas de las dos especies resultó menor en la condición de inundación al finalizar el experimento (120 días). Asimismo, el tratamiento TI tuvo un efecto adverso en la acumulación de la biomasa aérea y de los tallos en *B. alicastrum* (Fig. 3). A su vez, el efecto de la inundación provocó una disminución en la relación raíz/tallo (R/T) en *B. alicastrum*. La relación R/T media en las plántulas de *B. alicastrum* en TI fue menor (0.36 ± 0.17) respecto de TS (0.60 ± 0.21) y TR (0.72 ± 0.52).

Discusión

En este estudio se realizó un experimento empleando plántulas de *Brosimum alicastrum* y *Psidium sartorianum* especies típicas de ambientes contrastantes con el objeto de probar que en los bajos inundables el filtro ambiental es determinado por la inundación estacional. Las especies estudiadas son abundantes y representativas de hábitats contrastantes en el área de estudio: se eligieron para probar experimentalmente el efecto del anegamiento, que es un factor abiótico estresante característico de los bajos inundables (Duch-Gary, 1989; Martínez y Galindo-Leal, 2002; Palacio-Aponte et al., 2002) y que puede actuar como un filtro ambiental (Kraft et al., 2015). En diversos estudios se ha evaluado el efecto de la inundación en plántulas de especies arbóreas por un periodo igual o menor a 90 días (López y Kursar, 1999, 2003; Parolin, 2001; Araújo da Paz et al., 2017). Este estudio tuvo una mayor duración (120 días), por lo que cubrió

gran parte del tiempo del periodo de inundación reportado en los bajos inundables de la Península de Yucatán (Martínez y Galindo-Leal, 2002; Palacio-Aponte et al., 2002).

El filtro ambiental impuesto por las condiciones de inundación disminuyó la supervivencia de *B. alicastrum* después de los 30 días de iniciado el experimento; al respecto, existe evidencia de respuestas similares de esta especie en condiciones naturales bajo inundación, originadas ya sea por la cercanía de las plántulas a las márgenes de ríos (Meli et al., 2015) o bien, por la intensidad de las lluvias producto de huracanes (Bonilla-Moheno y Holl, 2010). Por el contrario, la supervivencia de las plántulas de *P. sartorianum* no se afectó negativamente en ningún tratamiento a lo largo de la duración del experimento. La supervivencia observada en ambas especies en las condiciones experimentales es un reflejo de la acción del filtro ambiental en los bajos inundables, ya que *B. alicastrum* es dominante en selvas no inundables (Pennington y Sarukhán, 2005) mientras que *P. sartorianum* es una especie típica de los bajos inundables (Martínez y Galindo-Leal, 2002; Palacio-Aponte et al., 2002).

Otras especies del género *Brosimum* Sw., como *B. lactescens* (S. Moore) C.C. Berg. y *B. guianense* (Aubl.) Huber, al igual que *B. alicastrum*, se desarrollan en las porciones no inundables de los bosques de aguas blancas (*várzea* en Brasil (Wittmann et al., 2013; Assis et al., 2015)). En el caso del género *Psidium* L., existen varias especies que se distribuyen en los bosques inundables de aguas blancas (*várzea*) y de aguas negras (*igapó*). Una de las especies que destacan por su tolerancia al anegamiento es *P. guajava* L., ya que sus plántulas pueden permanecer hasta 90 días en condiciones de inundación sin efectos adversos en su supervivencia (Araújo da Paz et al., 2017).

Por otro lado, en condiciones de sequía se ha observado que especies como *P. acutangulum* DC., son afectadas y muestran una alta mortalidad de plántulas, cercana a 70%

(Parolin et al., 2010). No obstante, en este trabajo la especie congénérica estudiada mostró una respuesta opuesta, ya que las plántulas de *P. sartorianum* pudieron sobrevivir al menos 120 días en las dos condiciones experimentales que simulan el filtro ambiental determinado por la sequía e inundación sin que impacten su supervivencia (93% en TS y TR y 95% en TI). Dicha respuesta pudo derivar de la adaptación de la especie a la amplia variabilidad ambiental y a la alternancia entre periodos de sequía e inundación como los que se presentan en los bajos inundables de la Península de Yucatán (Martínez y Galindo-Leal, 2002), brindándole la posibilidad de establecerse en áreas sujetas a inundaciones estacionales, lo cual indica que *P. sartorianum* no se ve afectada por el filtro ambiental. Además, las respuestas observadas en este estudio contribuyen a explicar la limitada presencia de *B. alicastrum* en ambientes inundables (Albor-Pinto et al., 2017) y confirman los hallazgos que señalan que la inundación actúa como un filtro ambiental para las especies que se distribuyen en áreas aledañas a los bajos inundables, y cuyas semillas se dispersan al interior de los bajos sin alcanzar su establecimiento y ulterior desarrollo. Lo anterior conduce a diferencias notorias en la composición florística de fragmentos de bosque entre los bajos inundables y las áreas de lomeríos que los circundan (Albor-Pinto et al., 2017).

El filtro ambiental (inundación) limitó el desarrollo del tallo en las especies estudiadas, tal como se ha reportado en otras investigaciones (López y Kursar, 1999, 2003; Parolin, 2001). La misma restricción al crecimiento del tallo se presenta en especies arbóreas que se distribuyen en sabanas inundables; Oliveira et al. (2015) señalan que las especies que habitan ambientes no inundables muestran una mayor susceptibilidad a las condiciones de inundación. Este escenario puede corresponder a la respuesta observada en el experimento con las plántulas de *B. alicastrum*.

En ambientes estresantes, en los que se presentan inundaciones frecuentes y prolongadas, las plántulas pueden mostrar rápidas elongaciones en el tallo como respuesta de escape (Parolin, 2001). Lo anterior no se presentó en las especies estudiadas. Por ejemplo, en las plántulas de *P. sartorianum* la longitud del tallo no tuvo incrementos, pero sobrevivieron a las condiciones de inundación, es decir, sobrevivieron a la acción del filtro ambiental. Por el contrario, se registró que la longitud del tallo fue mayor bajo condiciones de sequía y riego regular, siendo más evidente esta respuesta en *B. alicastrum* con un incremento medio de 10.4 cm. Las plántulas de *P. sartorianum* empleadas en el experimento tuvieron una longitud inicial promedio menor a 20 cm, característica semejante a las plántulas de *P. acutangulum* cuyas tallas no sobrepasan los 50 cm; esta especie ocurre en las porciones inundables de los bosques de aguas blancas (várzea, Parolin et al., 2003). El limitado crecimiento observado en *P. sartorianum* coincide con lo reportado por Wittmann et al. (2013), quienes sugieren que los hábitats inundados por largos periodos se distinguen por incluir especies con bajo crecimiento en altura, tal como ocurre con la especie estudiada y en otras presentes en los bajos inundables de la Península de Yucatán (por ej. *Cameraria latifolia* L., *Coccoloba cozumelensis* Hemsl., *Croton reflexifolius* Kunth, *Dalbergia glabra* (Mill.) Standl., *Eugenia gaumeri* Standl., *Hyperbaena winzerlingii* Standl., *Jatropha gaumeri* Greenm., *Metopium brownei* (Jacq.) Urb., *Sebastiana adenophora* Pax & K. Hoffm., *Terminalia buceras* (L.) D.C. Wright, y *Terminalia molinetti* M. Gómez; Lundell, 1934; Miranda, 1958; Miranda y Hernández X., 1963; Palacio-Aponte et al., 2002) posiblemente debido a la acción del filtro ambiental, tal como se muestra en este estudio.

Las plantas resistentes a inundaciones mantienen el oxígeno en las raíces, mediante la organogénesis de raíces adventicias (Sauter, 2013) y mediante el transporte de oxígeno para mantener la aireación de las raíces (Graffmann et al., 2008). Otro mecanismo consiste en retener

el follaje durante la inundación ante la baja disponibilidad de oxígeno (De Simone et al., 2003). Este último mecanismo podría explicar la supervivencia de *P. sartorianum* ya que las plántulas bajo las condiciones del anegamiento mantuvieron sus hojas durante los 120 días. Por el contrario, en las condiciones que simulan ambientes no inundables registramos un incremento gradual en el número de hojas, el cual inició a los 60 días en *B. alicastrum* y a los 30 en *P. sartorianum*.

La respuesta de las especies del género *Psidium* cuando son expuestas a condiciones de inundación varía según la especie; por ejemplo, se ha encontrado que *P. ovatifolium* (O. Berg) Nied., mantiene sus hojas cuando está completamente sumergida, mientras que *P. acutangulum* DC., pierde cerca de 90% de sus hojas y su caída inicia entre la semana 4 y 16, posterior a la inundación (Wittmann y Parolin, 1999).

En el caso de *B. alicastrum* se encontraron cambios en condiciones de anegamiento tal y como señalan Meli et al. (2015) y López y Kursar (1999; 2003), lo que sugiere que este factor abiótico es determinante en el desarrollo de la especie y permite suponer que su efecto como filtro abiótico es de mayor importancia que el daño causado por la herbivoría de mamíferos (filtro biótico), ya que en estos casos las plántulas tienen la capacidad de producir nuevas hojas (Ballina-Gómez et al., 2008); en este trabajo no se registró recuperación o producción de nuevas hojas en las plántulas expuestas al filtro por inundación.

Respecto del largo de las raíces, López y Kursar (1999; 2003) señalan que la inundación afecta la longitud de la raíz de las especies que habitan en ambientes no inundables y, en menor medida, a las especies que ocurren en ambientes inundables. Esto es similar a los resultados de este estudio, ya que la raíz de ambas especies fue afectada por la inundación como filtro ambiental. Por otro lado, la respuesta observada en condiciones de sequía resalta la capacidad de

las especies para aprovechar el agua disponible en el subsuelo. Los árboles adultos de *B. alicastrum* pueden consumir el agua disponible a 2.5 m de profundidad en el subsuelo (Querateja et al., 2006); capacidad que resulta ventajosa durante la estación seca, permitiendo la adaptación de la especie a las condiciones de sequía u ocupar sitios bien drenados, donde se desarrollan las selvas de las que es un elemento típico (Pennington y Sarukhán, 2005). En este estudio, las plántulas en condiciones de sequía sostuvieron un incremento en la longitud de la raíz, además de la producción de nuevas hojas y crecimiento del tallo, y posiblemente su capacidad de resistir periodos más prolongados de sequía es mucho mayor al periodo de duración de nuestro experimento.

Los resultados sugieren que las respuestas observadas en las especies estudiadas pueden contribuir al diseño de programas de restauración y establecimiento de plantaciones en ambientes estacionalmente inundables, teniendo en consideración el efecto de la alternancia de periodos de sequía-inundación sobre el desarrollo de las plántulas y como un factor abiótico que puede actuar como filtro ambiental. En este sentido, es todavía necesario diseñar estudios que consideren el análisis del efecto sucesivo entre periodos de filtros ambientales determinados por la sequía e inundación temporal, además de estudiar a otras especies características de los bajos para profundizar en la comprensión del efecto del filtrado sobre el conjunto de especies y en consecuencia en la estructuración de los bajos inundables. Además, los escenarios de cambio climático previstos para esta región, señalan una posible reducción en la precipitación (Orellana et al., 2009, Márdero et al., 2014, Estrada-Medina et al., 2016) que podría generar consecuencias negativas directas sobre el mantenimiento de la diversidad y la singularidad florística que distingue a los bajos inundables. Lo anterior refuerza la importancia de contar con un amplio entendimiento de la dinámica del filtro ambiental en ambientes estacionalmente inundables.

Conclusiones

La inundación afectó severamente la supervivencia de las plántulas *Brosimum alicastrum* mientras que las plántulas de *Psidium sartorianum* resultaron tolerantes a las condiciones de inundación y sequía. La condición de anegamiento limitó el crecimiento y acumulación de biomasa en las dos especies estudiadas. Las respuestas observadas contribuyen al entendimiento del efecto del régimen de inundación sobre el establecimiento de las plántulas en los bajos inundables; esto permite comprender la dinámica asociada a la inundación temporal en los bajos y su acción como un filtro ambiental, que explica la ausencia de *B. alicastrum* en dichos ambientes y su presencia en selvas con suelos bien drenados, como en los lomeríos adyacentes a las zonas inundables.

En la actualidad, en la Península de Yucatán se presenta una reducción de la precipitación que puede favorecer el establecimiento y desarrollo de especies no tolerantes a la inundación como podría ser *B. alicastrum* y otras especies de las selvas no inundables, por lo que en futuras investigaciones deberían incluirse otras especies que se localizan en los lomeríos adyacentes a los bajos inundables con objeto de entender los efectos del cambio climático en el establecimiento y regeneración de las selvas de la Península de Yucatán.

Contribución de los autores

GEMA, AMR, MGE y JAAG concibieron y diseñaron el estudio. GEMA realizó los análisis. GEMA escribió el manuscrito con la ayuda de AMR, MGE, JAAG, y PAMM. Todos los autores

contribuyeron a la interpretación de los resultados, la discusión, revisión y aprobación del manuscrito final.

Financiamiento

Este estudio fue apoyado por El Colegio de la Frontera Sur (Campeche), a través del Fondo de Investigación y Desarrollo Tecnológico de El Colegio de la Frontera Sur FID-784.

Agradecimientos

Se agradecen las facilidades brindadas por el Instituto Tecnológico de Chiná, Campeche, México. A Yuriko Pilar Cruz Koizumi, Perla Ortíz Colín, Janeth Chan Morales, Jhoanny del C. Poot Castro, Geovanny J. Canul Hernández, Edwin A. Poot Euan y Carlos F. Vera Mendicuti por el apoyo brindado durante la realización del experimento.

Literatura citada

- Albor-Pinto, C., J., Tun-Garrido y J. J. Ortiz-Díaz. 2017. Diversidad, estructura y afinidades florísticas de un bosque temporalmente inundable de la Península de Yucatán. *Revista de Biología Tropical* 65(3): 868-880. DOI: <https://doi.org/10.15517/rbt.v65i3.26341>
- Almeida, P. H. R., A. C. Franco, M. T. F. Piedade, V. Vizoni-Scudeller, B. Kruijt y C. S. Ferreira. 2018. Flood tolerance in two tree species that inhabit both the Amazonian floodplain and the dry Cerrado savanna of Brazil. *AoBPlants* 10(6): 1-15. DOI: <https://doi.org/10.1093/aobpla/ply065>

- Araújo da Paz, A., C. Ribeiro, A. Alves-Azevedo, E. Rodrigues de Lima y F. M. da Silva-Carmo. 2017. Induced flooding as environmental filter for riparian tree species. *Environmental and Experimental Botany* 139: 31-38. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.envexpbot.2017.03.017>
- Assis, R. L., F. Wittmann, M. T. F. Piedade y T. Haugaasen. 2015. Effects of hydroperiod and substrate properties on tree alpha diversity and composition in Amazonian floodplain forests. *Plant Ecology* 216(1): 41-54. DOI: <https://doi.org/10.1007/s11258-014-0415-y>
- Ballina-Gómez, H. S., S. Iriarte-Vivar, R. Orellana y L. S. Santiago. 2008. Crecimiento, supervivencia y herbivoría de plántulas de *Brosimum alicastrum* (Moraceae), una especie del sotobosque neotropical. *Revista de Biología Tropical* 56(4): 2055-2067. DOI: <https://doi.org/10.15517/rbt.v56I4.5779>
- Bates, D., M. Mächler, B. M. Bolker y S. C. Walker. 2015. Fitting linear mixed-effects models using lme4. *Journal of Statistical Software* 67(1): 1-48. DOI: <https://doi.org/10.18637/jss.v067.i01>
- Beach, T., S. Luzzadder-Beach, N. Dunning y D. Cook. 2008. Human and natural impacts on fluvial and karst depressions of the Maya Lowlands. *Geomorphology* 101: 308-331. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.geomorph.2008.05.019>
- Beach, T., S. Luzzadder-Beach, N. Dunning y D. Cook. 2016. Climatic changes and collapses in Maya history. *Past Global Changes* 42(2): 66-67. DOI: <https://doi.org/10.22498/pages.24.2.66>
- Beach, T., N. Dunning, S. Luzzadder-Beach, D. E. Cook y J. Lohse. 2006. Impacts of the ancient Maya on soils and soil erosion in the central Maya Lowlands. *Catena* 65(2): 166-178. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.catena.2005.11.007>

- Beach, T., S. Luzzadder-Beach, D. Cook, S. Krause, C. Doyle, S. Eshleman, G. Wells, N. Dunning, M. L. Brennan, N. Brokaw, M. Cortes-Ricon, G. Hammond, R. Terry, D. Trein y S. Ward. 2018. Stability and instability on Maya Lowlands tropical hillslope soils. *Geomorphology* 305: 185-208. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.geomorph.2017.07.027>
- Bonilla-Moheno, M. y K. D. Holl. 2010. Direct seeding to restore tropical mature-forest species in areas of slash-and-burn agriculture. *Restoration Ecology* 18(s2): 438-445. DOI: <https://doi.org/10.1111/j.1526-100X.2009.00580.x>
- Cadotte, M. W. y C. M. Tucker. 2017. Should environmental filtering be abandoned? *Trends in Ecology and Evolution* 32(6): 429-437. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.tree.2017.03.004>
- Conserva, A., J. L. Campana-Camargo, D. García de Santana y M. T. F. Piedade. 2018. Germinative behavior of ten tree species in white-water floodplain forest in central Amazonia. *Folia Geobotanica* 53(1): 89-101. DOI: <https://doi.org/10.1007/s12224-017-9284-1>
- Cornelissen, J. H. C., S. Lavorel, E. Garnier, S. Díaz, N. Buchmann, D. E. Gurvich, P. B. Reich, H. ter Steege, H. D. Morgan, M. G. A. van der Heijden, J. G. Pausas y H. Poorter. 2003. A handbook of protocols for standardised and easy measurement of plant functional traits worldwide. *Australian Journal of Botany* 51(4): 335-380. DOI: <https://doi.org/10.1071/BT02124>
- De Simone, O., W. J. Junk y W. Schmidt. 2003. Central Amazon floodplain forest: root adaptations to prolonged flooding. *Russian Journal of Plant Physiology* 50(6): 848-855. DOI: <https://doi.org/10.1023/B:RUPP.00000003285.70058.4c>

- Duch-Gary, J. 1989. Los bajos inundables (ak'alches) de la Península de Yucatán: las expectativas de una evaluación ambiental referida a su aprovechamiento. Universidad Autónoma Chapingo. Chapingo, Estado de México, México. 50 pp.
- Dunning, N. P., R. E. Griffin, T. L. Sever, W. A. Saturno y J. G. Jones. 2016. The nature and origins of linear features in the Bajo de Azúcar, Guatemala: Implications for ancient Maya adaptation to a changing environment. *Geoarchaeology, An International Journal* 32(1): 107-129. DOI: <https://doi.org/10.1002/gea.21568>
- Estrada-Medina, H., V. Cobos-Gasca, J. L. Acosta-Rodríguez, S. Peña-Fierro, M. Castilla-Martínez, C. Castillo-Carrillo, S. Franco-Brito, D. López-Castillo, M. López-Díaz, W. Luna-Flores, A. Maldonado-Repetto, O. Álvarez-Rivera, J. L. Cámara-Romero, A. Morales-Guadarrama, A. M. Moreno-Arjona, B. Pérez-Niño, P. Rodríguez-Lara y R. L. Zapata-Luna. 2016. La sequía de la península de Yucatán. *Tecnología y Ciencias del Agua* 7(5): 151-165.
- Fabián, D., P. Guadarrama, Hernández-Cuevas, L. y J. A. Ramos-Zapata. 2018. Arbuscular mycorrhizal fungi in a coastal wetland in Yucatan, Mexico. *Botanical Sciences* 96(1): 24-34. DOI: <https://dx.doi.org/10.17129/botsci.1216>
- FLORA DIGITAL. 2019. Flora digital: Península de Yucatán. https://www.cicy.mx/sitios/flora%20digital/indice_busqueda.php (consultado marzo de 2019).
- Graffmann, K., W. Grosse, W. J. Junk y P. Parolin. 2008. Pressurized gas transport in Amazonian floodplain trees. *Environmental and Experimental Botany* 62(3): 371-375. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.envexpbot.2007.10.013>

- Hawes, J. E. y C. A. Peres. 2016. Patterns of plant phenology in Amazonian seasonally flooded and unflooded forest. *Biotropica* 48(4): 465-475. DOI: <https://doi.org/10.1111/btp.12315>
- Hoagland, D. R. y D. I. Arnon. 1950. The water-culture method for growing plants without soil. *California Agricultural Experiment Station* 347(2): 4-32.
- Keddy, P. A. 1992. Assembly and response rules: two goals for predictive community ecology. *Journal of Vegetation Science* 3(2): 157-164. DOI: <https://doi.org/10.2307/3235676>
- Kraft, N. J. B., P. B. Adler, O. Godoy, E. C. James, S. Fuller y J. M. Levine. 2015. Community assembly, coexistence and the environmental filtering metaphor. *Functional Ecology* 29(5): 592-599. DOI: <https://doi.org/10.1111/1365-2435.12345>
- López, O. R. y T. A. Kursar. 1999. Flood tolerance of four tropical tree species. *Tree Physiology* 19(14): 925-932. DOI: <https://doi.org/10.1093/treephys/19.14.925>
- López, O. R. y T. A. Kursar. 2003. Does flood tolerance explain tree species distribution in tropical seasonally flooded habitats? *Ecophysiology* 136(2): 193-204. DOI: <https://doi.org/10.1007/s00442-003-1259-7>
- López, O. R. y T. A. Kursar. 2007. Interannual variation in rainfall, drought stress and seedlings mortality may mediate monodominance in tropical flooded forests. *Oecologia* 154(1): 35-43. DOI: <https://doi.org/10.1007/s00442-007-0821-0>
- Luize, B. G., J. L. L. Magalhães, H. Queiroz, M. A. Lopes, E. M. Venticinque, E. M. Leão de Moraes Novo y T. S. F Silva. 2018. The tree species pool of Amazonian wetland forests: Which species can assemble in periodically waterlogged habitats? *PLoS ONE* 13(5): e0198130. DOI: <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0198130>

- Lundell, C. 1934. Preliminary sketch of the phytogeography of the Yucatan Peninsula. Carnegie Institute of Washington Publications 436: 257-321.
- Márdero, S., B. Schmook, Z. Christman, E. Nickl, L. Schneider, J. Rogan y D. Lawrence. 2014. Precipitation variability and adaptation strategies in the Southern Yucatán Peninsula, Mexico: Integrating local knowledge with quantitative analysis. In: Leal Filho, W., F. Alves, S. Caeiro y U. M. Azeiteiro (eds.). International Perspectives on Climate Change: Latin America and beyond. Springer International Publishing. Berlín, Germany. Pp. 189-201.
- Martínez, E., y C. Galindo-Leal. 2002. La Vegetación de Calakmul, Campeche, México. Boletín de la Sociedad Botánica de México 71: 7-32. DOI: <https://doi.org/10.17129/botsci.1660>
- Meli, P., J. M. Rey-Benaya, M. Martínez-Ramos y J. Carabias. 2015. Effects of grass clearing and soil tilling on establishment of planted tree seedlings in tropical riparian pastures. New Forests 46(4): 507-525. DOI: <https://doi.org/10.1007/s11056-015-9479-3>
- Miranda, F. 1958. Estudios acerca de la vegetación. In: Beltrán, E. (ed.). Los Recursos Naturales del Sureste y su Aprovechamiento. Tomo II. Instituto Mexicano de Recursos Naturales no Renovables. México, D.F., México. Pp. 215-271.
- Miranda, F. y E. Hernández X. 1963. Los tipos de la vegetación de México y su clasificación. Boletín de la Sociedad Botánica de México 28: 29-179. DOI: <http://dx.doi.org/10.17129/botsci.1084>
- Myster, R. W. 2015. Flooding × tree fall gap interactive effects on blackwater forest floristics and physical structure in the Peruvian Amazon. Journal of Plant Interactions 10(1): 126-131. DOI: <https://doi.org/10.1080/17429145.2015.1029018>

- Oliveira, A. S., C. S. Ferreira, D. Graciano-Ribeiro y A. C. Franco. 2015. Anatomical and morphological modifications in response to flooding by six Cerrado tree species. *Acta Botanica Brasilica* 29(4): 478-488. DOI: <http://dx.doi.org/10.1590/0102-33062014abb0035>
- Orellana, R., C. Espadas, C. Conde y C. Gay. 2009. Atlas. Escenarios de cambio climático en la Península de Yucatán. Centro de Investigaciones Científicas de Yucatán-Universidad Nacional Autónoma de México–Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología-Secretaría de Desarrollo Urbano y Medio Ambiente del Estado de Yucatán-Gobierno del Estado de Yucatán-Sistema de Investigación, Innovación y Desarrollo Tecnológico del Estado de Yucatán-Organización de las Naciones Unidas-Programa de las Naciones Unidas para el Desarrollo. Mérida, México. 111 pp.
- Palacio-Aponte, G. A., R. Noriega-Trejo y P. Zamora-Crescencio. 2002. Caracterización físico-geográfica del paisaje conocido como “bajos inundables”. El caso del área natural protegida Balamkín, Campeche. *Investigaciones Geográficas* 49: 57-73.
- Parolin, P. 2001. Seed germination and early establishment of 12 tree species from nutrient-rich and nutrient-poor Central Amazonian floodplains. *Aquatic Botany* 70(2): 89-103. DOI: [https://doi.org/10.1016/S0304-3770\(01\)00150-4](https://doi.org/10.1016/S0304-3770(01)00150-4)
- Parolin, P. 2002. Submergence tolerance vs escape from submergence: two strategies of seedlings establishment in Amazonian floodplains. *Environmental and Experimental Botany* 48(2): 177-186. DOI: [https://doi.org/10.1016/S0098-8472\(02\)00036-9](https://doi.org/10.1016/S0098-8472(02)00036-9)
- Parolin, P., L. V. Ferreira y W. J. Junk. 2003. Germination characteristics and establishment of tree from central Amazonian floodplain. *Tropical Ecology* 44(2): 157-169.

- Parolin, P., C. Lucas, M. T. F. Piedade y F. Wittmann 2010. Drought responses of flood-tolerance trees in Amazonian floodplains. *Annals of Botany* 105(1): 129-139. DOI: <https://doi.org/10.1093/aob/mcp258>
- Pennington, T. D. y J. Sarukhán. 2005. Árboles tropicales de México. Manual para la identificación de las principales especies. 3ra ed. Universidad Nacional Autónoma de México y Fondo de Cultura Económica. México, D.F., México. 523 pp.
- Pitman, N. C. A., J. E. Guevara-Andino, M. Austelia, C. E. Cerón, D. A. Neill, W. Palacios, G. Rivas-Torres, M. R. Silman y J. W. Terborgh. 2014. Distribution and abundance of tree species in swamp forests of Amazonian Ecuador. *Ecography* 37(9): 902-915. DOI: <https://doi.org/10.1111/ecog.00774>
- Querajeta, J. I., H. Estrada-Medina, M. F. Allen, J. Jiménez-Osornio y R. Ruenes. 2006. Utilization of bedrock water by *Brosimum alicastrum* trees growing on shallow soil atop limestone in dry tropical climate. *Plant and Soil* 287: 187. DOI: <https://doi.org/10.1007/s11104-006-9065-8>
- R Core Team. 2018. R: A Language and Environment for Statistical Computing. R Foundation for Statistical Computing. Vienna, Austria. <https://www.R-project.org/>.
- Sánchez, P. E. 1990. Myrtaceae. *Flora de Veracruz* 62: 1-146.
- Sauter, M. 2013. Root responses to flooding. *Current Opinion in Plant Biology* 16(3): 282-286. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.pbi.2013.03.013>
- Schöngart, J., M. T. F. Piedade, S. Ludwingshausen, V. Horna y M. Worbes. 2002. Phenology and stem growth periodicity of tree species in Amazonian floodplain forest. *Journal of Tropical Ecology* 18(4): 581-597. DOI: <https://doi.org/10.1017/S0266467402002389>

- Schranm, M. M., A. A. Furtado de Almeida, F. Pinto-Gomes y P. A. Oliveira-Mangabeira. 2005. Effects of soil flooding of leaf gas exchange and growth of two neotropical pioneer tree species. *New Forests* 29(2): 161-168. DOI: <https://doi.org/10.1007/s11056-005-0247-7>
- Soares, J. F., M. Soares, D. Mugnol, L. Fatarelli, E. F. Santiago, R. M. Mussury y S. P. Quintao-Scalon. 2018. Morphophysiological responses of *Ormosia arborea* (Fabaceae) seedlings under flooding and post-flooding condition. *Australian Journal of Botany* 66(7): 489-499. DOI: <https://doi.org/10.1071/BT17206>
- Vega-López, A., J. I. Valdez y V. M. Cetina. 2003. Zonas ecológicas de *Brosimum alicastrum* Sw. en la costa del Pacífico mexicano. *Madera y Bosques* 9(1): 25-53. DOI: <https://doi.org/10.21829/myb.2003.911287>
- Verbeke, G. y G. Molenberghs. 2009. *Linear mixed models for longitudinal data*. Springer. Berlín, Germany. 523 pp.
- Webb, C. O. 2000. Exploring the phylogenetic structure of ecological communities: an example for rain forest trees. *The American Naturalist* 156(2): 145-155. DOI: <https://doi.org/10.1086/303378>
- Wilson, J. B. 1988. A review of evidence on the control of shoot:root ratio in relation to models. *Annals of Botany* 61(4): 413-449. DOI: <https://doi.org/10.1093/oxfordjournals.aob.a087575>
- Wittmann, F. y P. Parolin. 1999. Phenology of six tree species from Central Amazonian várzea. *Ecotropica* 5(1): 51-57.
- Wittmann, F. y P. Parolin. 2005. Aboveground roots in Amazonian floodplains trees. *Biotropica* 37(4): 609-619. DOI: <https://doi.org/10.1111/j.1744-7429.2005.00078.x>

Wittmann, F., E. Householder, M. T. F. Piedade, R. Lopes de Assis, J. Schöngart, P. Parolin y
W. J. Junk. 2013. Habitat specificity, endemism and the neotropical distribution of
Amazonian white-water floodplain trees. *Ecography* 36(6): 690-707. DOI:
<https://doi.org/10.1111/j.1600-0587.2012.07723.x>

Cuadro 1: Longitud del tallo para la especie *Brosimum alicastrum* Sw., a los 0, 30, 60, 90 y 120 días del experimento. Los valores son la media (± 1 E.E.) de una n variable para cada periodo. Las letras minúsculas señalan diferencias significativas ($p < 0.05$) entre tratamientos de cada periodo (ANOVA: tiempo 0; Mann-Whitney, U-test: tiempos 30, 60, 90 y 120), las letras mayúsculas señalan las diferencias significativas (Mann-Whitney, U-test $p < 0.05$) en la comparación entre el inicio (0 días) y el final del experimento (120 días) de cada tratamiento.

Tratamiento	0 días	30 días	60 días	90 días	120 días
Inundado (TI)	14.89 (0.76)aA	15.16 (0.75)b	16.19 (0.74)b	20.84 (0.92)a	23.50 (2.01)aB
Sequía (TS)	15.94 (0.56)aA	17.55 (0.53)a	20.57 (0.57)a	22.45 (0.60)a	26.35 (0.63)aB
Riego regular (TR)	16.14 (0.56)aA	17.56 (0.59)a	18.96 (0.66)a	21.47 (0.74)a	26.68 (0.63)aB

Cuadro 2: Longitud del tallo para la especie *Psidium sartorianum* (O. Berg) Nied., a los 0, 30, 60, 90 y 120 días del experimento. Los valores son la media (± 1 E.E.) de una n variable para cada periodo. Las letras minúsculas señalan diferencias significativas ($p < 0.05$) entre tratamientos de cada periodo (ANOVA: tiempo 0; Mann-Whitney, U-test: tiempos 30, 60, 90 y 120), las letras mayúsculas señalan las diferencias significativas (Mann-Whitney, U-test $p < 0.05$) en la comparación entre el inicio (0 días) y el final del experimento (120 días) de cada tratamiento.

Tratamiento	0 días	30 días	60 días	90 días	120 días
Inundado (TI)	15.52 (0.65)aA	15.86 (0.67)a	16.67 (0.76)a	17.66 (0.74)a	18.69 (0.76)aB
Sequía (TS)	13.53 (0.74)aA	14.50 (0.79)a	15.26 (0.81)a	16.07 (0.84)a	18.34 (0.86)aB
Riego regular (TR)	14.16 (0.68)aA	14.94 (0.67)a	15.57 (0.69)a	15.97 (0.73)a	18.03 (0.73)aB

Cuadro 3: Número de hojas para la especie *Brosimum alicastrum* Sw., a los 0, 30, 60, 90 y 120 días del experimento. Los valores son la media (± 1 E.E.) de una n variable para cada periodo. Las letras minúsculas señalan diferencias significativas (Mann-Whitney, U-test, $p < 0.05$) entre tratamientos de cada periodo y las letras mayúsculas señalan las diferencias significativas (Mann-Whitney, U-test $p < 0.05$) en la comparación entre el inicio (0 días) y el final del experimento (120 días) de cada tratamiento.

Tratamiento	0 días	30 días	60 días	90 días	120 días
Inundado (TI)	2.64 (0.10)aA	2.57 (0.11)a	2.56 (0.13)b	2.00(0.14)b	2.40 (0.40)aA
Sequía (TS)	2.62 (0.08)aA	2.57 (0.22)a	4.17 (0.23)a	6.00 (0.25)a	5.28 (0.23)bB
Riego regular (TR)	2.58 (0.09)aA	2.83 (0.19)a	3.62 (0.21)a	5.44 (0.38)a	5.79 (0.34)bB

Cuadro 4: Número de hojas para la especie *Psidium sartorianum* (O. Berg) Nied., a los 0, 30, 60, 90 y 120 días del experimento. Los valores son la media (± 1 E.E.) de una n variable para cada periodo. Las letras minúsculas señalan diferencias significativas (Mann-Whitney, U-test, $p < 0.05$) entre tratamientos de cada periodo y las letras mayúsculas señalan las diferencias significativas (Mann-Whitney, U-test $p < 0.05$) en la comparación entre el inicio (0 días) y el final del experimento (120 días) de cada tratamiento.

Tratamiento	0 días	30 días	60 días	90 días	120 días
Inundado (TI)	10.33 (0.73)aA	9.97 (0.70)b	11.00 (0.73)b	11.36 (0.85)b	9.65 (0.83)bA
Sequía (TS)	11.35 (0.73)aA	12.20 (0.85)a	14.00 (1.00)a	14.95 (1.20)a	14.89(1.35)aA
Riego regular (TR)	11.64 (0.76)aA	13.66 (1.05)a	14.68 (0.99)a	15.18 (1.19)a	15.58(1.37)aB

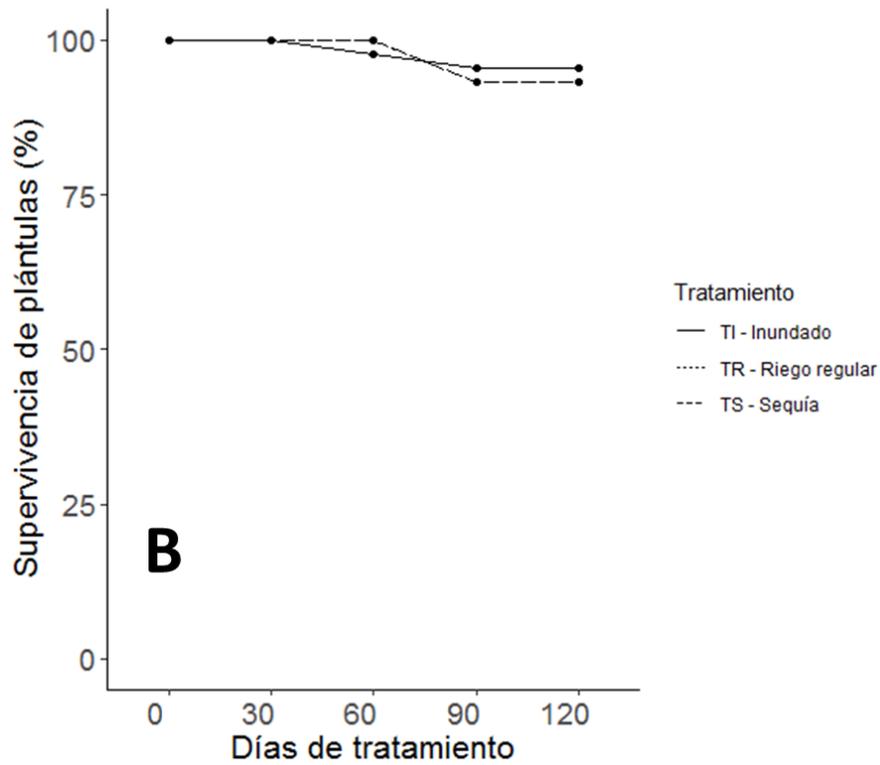
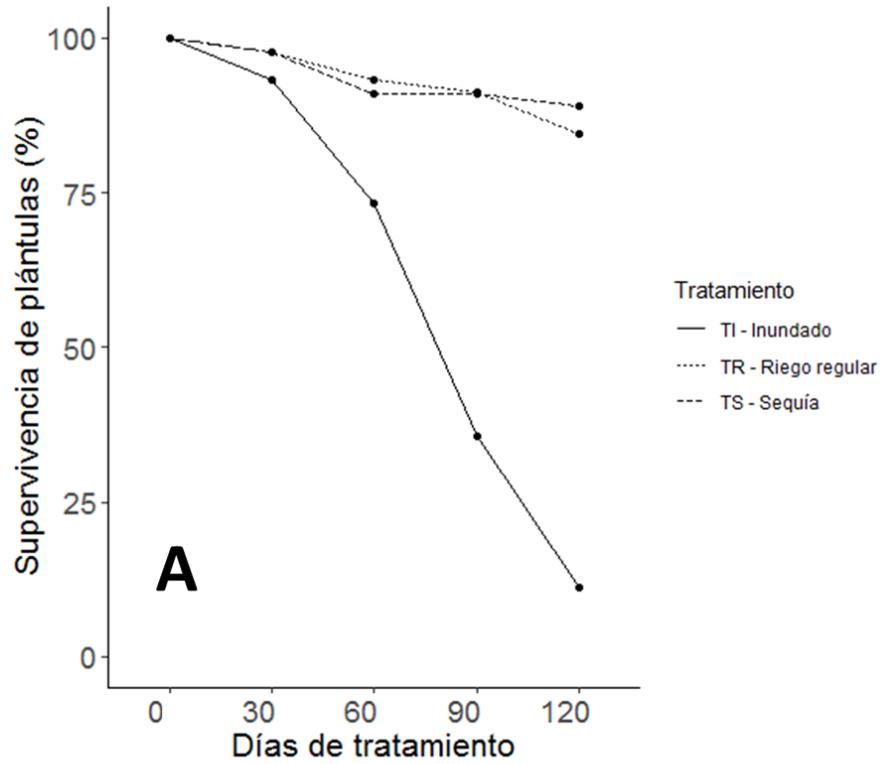


Figura 1: Supervivencia de plántulas sometidas a tres tratamientos de estrés hídrico, A. *Brosimum alicastrum* Sw.; B. *Psidium sartorianum* (O. Berg) Neid.

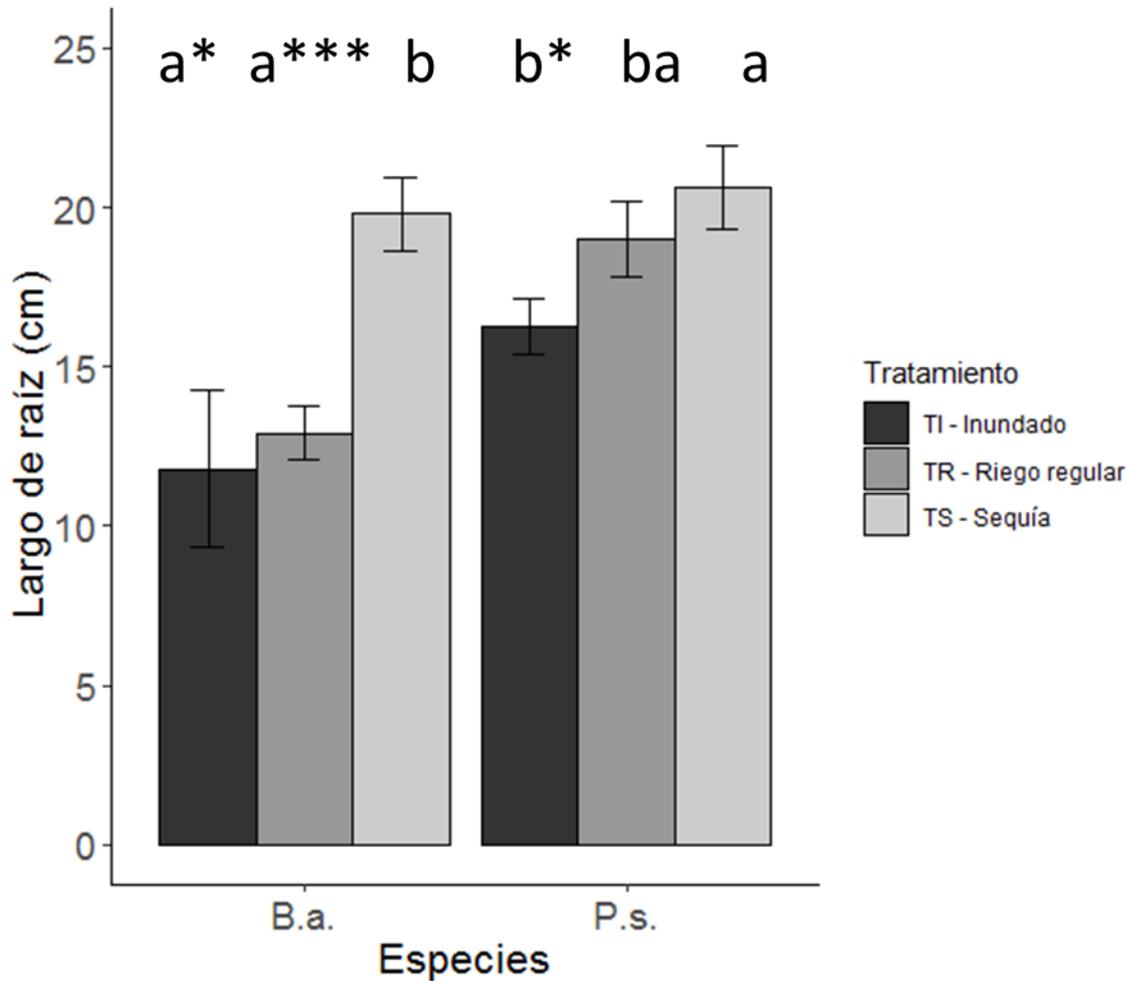


Figura 2: Longitud de la raíz de las plántulas de *Brosimum alicastrum* Sw. (B.a.) y *Psidium sartorianum* (O. Berg) Nied. (P.s.) después de 120 días. Para B.a. los valores son la media para TS n=40 plantas, TR n=38 plantas y en TR n=5 plantas. Para P.s. los valores son la media para TS y TR n=42 plantas y en TI n=43 plantas, en ambos casos las barras verticales representan ± 1 E.E. Letras distintas señalan diferencias significativas entre los tratamientos, $p < 0.05$ (*), $p < 0.01$ (**), $p < 0.001$ (***), basada en la prueba de Mann-Whitney (U-test).

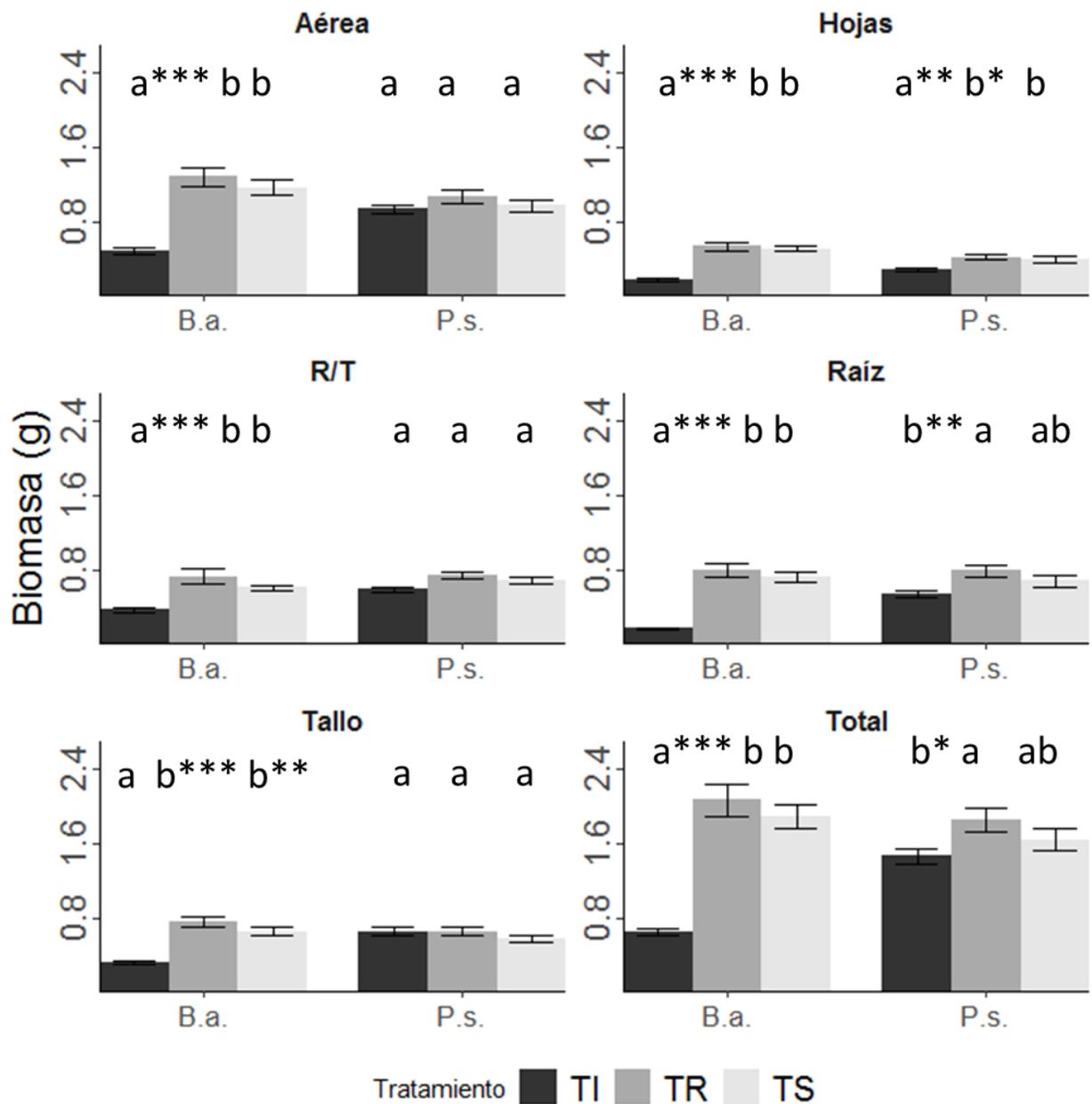


Figura 3: Biomasa promedio aérea, de raíces, hojas, tallo, total y proporción raíz:tallo (R/T) en las plántulas de *Brosimum alicastrum* Sw. (B.a.) y *Psidium sartorianum* (O. Berg) Nied. (P.s.) después de 120 días. Las barras verticales representan ± 1 E.E. TI: Inundado, TR: Riego regular, TS: Sequía. Letras distintas señalan diferencias significativas entre los tratamientos, $p < 0.05$ (*), $p < 0.01$ (**), $p < 0.001$ (***), basada en la prueba de Mann-Whitney (U-test).

CAPÍTULO V

Discusión y conclusiones generales

En la presente investigación se planteó responder si la inundación estacional es un filtro ambiental que influye en la estructuración de las comunidades arbóreas de las depresiones o bajos inundables del sur de la península de Yucatán. Como parte importante del marco de estudio respecto al filtro ambiental en la estructuración de la comunidad se consideró a Kraft et al. (2015) y las recomendaciones planteadas por Cadotte y Tucker (2017) respecto a la influencia de gradientes de inundación. La definición de la acción de un filtro ambiental de Kraft et al. (2015) menciona dos aspectos clave: (1) un filtro ambiental puede prevalecer en áreas con una alta heterogeneidad abiótica, y (2) el papel del filtro ambiental puede disminuir en áreas geográficas reducidas, debido a que pueden contener un número limitado de especies consideradas como colonizadoras potenciales y en áreas geográficas amplias, que incluyen fragmentos de hábitats heterogéneos. Los antecedentes señalan que el recambio de especies producto de un filtro ambiental se ha analizado en escala espaciales amplias que involucran grandes extensiones ($>10000 \text{ km}^2$), amplios gradientes climáticos (Aldana et al. 2017; Stevenson et al. 2018) y gradientes altitudinales (Baldeck et al. 2016).

Para desarrollar la investigación se eligió como modelo de estudio a la selva baja inundable (SBI), en la que se puede plantear la hipótesis de prevalencia del filtro ambiental, y a la selva de guayacán (SG) como la posible fuente de dispersión de especies colonizadoras potenciales; este último tipo de vegetación se desarrolla en las áreas de lomeríos adyacentes a las depresiones inundables. Ambos tipos de vegetación se ubican en unidades del paisaje separadas por distancias menores a 250 metros y pueden ser claramente identificadas y delimitadas por sus atributos topográficos, geomorfológicos y edáficos (Beach et al. 2008, 2016; Dunning et al. 2016).

El punto de partida consistió en la definición del patrón de la abundancia relativa de las especies (Kraft et al. 2015) y el recambio de especies (Condit et al. 2002, Kraft et al. 2008) a lo largo de un gradiente de anegamiento estacional entre los tipos de vegetación mencionados. Se encontró que el recambio de especies de la SBI y SG es afectado diferencialmente por los factores ambientales y la distancia geográfica. Lo anterior se evidencia a partir del análisis del recambio de la composición de especies, el patrón de la diversidad beta funcional y el incremento de los valores de la media comunitaria ponderada desde los sitios inundables hacia los lomeríos.

Con lo anterior, se pudo determinar que la distancia geográfica no influye de manera predominante en la estructuración de las comunidades arbóreas de las áreas bajas inundables, pero sí lo es para las áreas no inundables. De manera que las depresiones inundables pueden considerarse como un ambiente estresante en el cual el anegamiento es una condición abiótica limitante (Palacio-Aponte et al. 2002; Fragoso-Servón et al. 2014; Beach et al. 2018). En las selvas inundables de la Amazonia, el recambio de especies se ha asociado con factores como la inundación, implicando así la influencia de un filtro ambiental (Fortunel et al. 2014; Pitman et al. 2014; Baldeck et al. 2016; Aldana et al. 2017; Stevenson et al. 2018). Asimismo, las diferencias encontradas en la composición florística entre la SBI y la SG es consistente con los resultados obtenidos en estudios realizados en las selvas inundables del Amazonas (Wittmann et al. 2006; Pitman et al. 2014).

Sin embargo, con la evidencia observacional generada a partir de los datos recabados en inventarios no es posible develar con certeza el papel de los procesos que intervienen en la estructuración de una comunidad (Kraft et al. 2015). La influencia de la dispersión no puede excluirse de manera contundente y diversos estudios han señalado que ambos procesos actúan simultáneamente. Estos resultados señalaron que los estudios acerca de la dispersión de semillas son necesarios para entender la influencia que tienen en la estructuración de las comunidades arbóreas (Levine y Murrell 2003).

Por lo anterior, en la segunda etapa de esta investigación se estudió la lluvia de semillas con el propósito de evaluar la llegada de las especies a determinados sitios focales; se consideró que la ausencia de una especie en un ambiente determinado puede atribuirse a la operación del filtro ambiental y también a limitaciones en la dispersión (Kraft et al. 2015). En este estudio los sitios focales correspondieron a las depresiones inundables, cuyo atributo distintivo es la inundación estacional, que es el factor abiótico estresante que impone limitaciones al establecimiento y supervivencia de plántulas y juveniles (Meli et al. 2015, Conserva et al. 2018) y actúa a pesar de la existencia de un proceso de dispersión de semillas (Pitman et al. 2014).

La evidencia obtenida indica que la dispersión de semillas y el establecimiento de juveniles son altamente limitados y no encontramos coincidencia entre la lluvia de semillas y la comunidad de plántulas, lo que puede indicar que puede existir una influencia de procesos a nivel de micro-sitio. Al respecto encontramos coincidencia con estudios realizados en selvas tropicales inundables que indican que la limitación de la dispersión de semillas puede estar relacionada con los patrones espaciales agregados de los árboles adultos asociados a las preferencias de hábitat (Costa-Cysneiros et al. 2018). Esta especificidad en el hábitat depende de las adaptaciones fisiológicas a la inundación y a los diferentes niveles y periodos de la misma, lo que conduce a la zonación de las especies en el gradiente de inundación (Wittmann et al. 2010). Sin embargo, en experimentos de adición de semillas se ha registrado que las limitaciones fisiológicas en el establecimiento de las plántulas son más importantes para el reclutamiento de las plántulas que la limitación por la dispersión de semillas (Vargas y Stevenson 2003). En este sentido, Harper (1977) y Blendinger et al. (2011) señalan que la ubicación de los micro-sitios donde son depositadas las semillas influye directamente en la probabilidad de supervivencia de las plántulas. El reclutamiento de juveniles también puede variar en respuesta a los gradientes topográficos, lo que indica que existe una diferenciación de nicho entre las especies en etapas tempranas (Metz 2012).

Por otro lado, no se encontró correlación entre la composición y abundancia de la lluvia de semillas y la comunidad de plántulas, lo cual sugiere un efecto de filtro ambiental al

nivel de micro-sitio que puede influenciar la mortalidad en la etapa de germinación. Al respecto Houle (1995) señala que la falta de asociación entre la lluvia de semillas y la comunidad de plántulas puede atribuirse a una elevada mortalidad en la etapa de germinación. En este sentido, Cavallero et al. (2012) encontraron que las plántulas y juveniles con síndrome de dispersión endozoocórico tienden a ser específicas en la selección de sitios ya que se establecen en micro-sitios que presentan condiciones ambientales similares, mientras que el establecimiento de las especies con síndrome de dispersión anemocórico tiende a ser menos específico en la selección de sitios. En los bosques de várzea de Brasil la inundación es el principal factor que influye sobre la composición de especies y la estructura de las comunidades de plántulas y juveniles (Wittmann y Junk 2003).

Por lo anterior y con el objeto de tener mayor claridad del papel del filtro ambiental en la estructuración de una comunidad determinada es necesario contar con estudios sobre la tolerancia de las especies a las condiciones ambientales estresantes (Kraft et al. 2015, Cadotte y Tucker 2017), en este caso la inundación. Por tal motivo, en la última etapa de la investigación se realizó un experimento con plántulas de *Brosimum alicastrum* y *Psidium sartorianum*. Dichas especies son abundantes y representativas de hábitats contrastantes en el área de estudio y se eligieron para probar experimentalmente el efecto del anegamiento, característico de los bajos inundables, sobre el crecimiento y desarrollo de las plantas jóvenes.

La detección de cambios en las condiciones ambientales y la definición de un gradiente de inundación a escala local entre los hábitats en los que se desarrollan los dos tipos de vegetación estudiados, permitió entender que el recambio de especies de la selva baja inundable se asocia a factores ambientales. Por su parte, la dispersión de semillas y el establecimiento de juveniles resultaron altamente limitados. La evidencia experimental señaló que la inundación afectó significativamente la supervivencia de las plantas jóvenes de *Brosimum alicastrum* mientras que las de *Psidium sartorianum* resultaron tolerantes a las condiciones de inundación y sequía. De igual manera, la inundación limitó el crecimiento y acumulación de biomasa en las dos especies. Las

respuestas observadas contribuyen al entendimiento del efecto de la inundación sobre el establecimiento de las plántulas en los bajos inundables; esto permite comprender la dinámica asociada a la inundación temporal en los bajos y su acción como un filtro ambiental. De manera que las evidencias recopiladas en este estudio permiten entender que la inundación estacional es un factor abiótico que actúa como un filtro ambiental e influye en la estructuración de la selva baja inundable.

En la actualidad, en la península de Yucatán se presenta una reducción de la precipitación que puede favorecer el establecimiento y desarrollo de especies no tolerantes a la inundación como podría ser *B. alicastrum* y otras especies de las selvas no inundables, por lo que en futuras investigaciones deberían incluirse otras especies que se localizan en los lomeríos adyacentes a los bajos inundables con objeto de entender los efectos del cambio climático en el establecimiento y regeneración de las selvas de la PY. Por lo anterior, sugerimos estudios a largo plazo para conocer el posible efecto de los cambios en la sequía e inundación sobre los patrones de la diversidad funcional en ambientes estacionales como la SFF.

Los resultados obtenidos pueden ser útiles para el diseño de programas de restauración de ecosistemas y para el establecimiento de plantaciones comerciales en ambientes estacionalmente inundables. Los resultados apuntan a la necesidad de realizar estudios a largo plazo en las selvas inundables para profundizar en la comprensión del efecto del filtro ambiental sobre el conjunto de especies y, en consecuencia, en la estructuración de las comunidades arbóreas de los bajos inundables ante los escenarios de cambio climático previstos para esta región, con posibles consecuencias sobre el mantenimiento de la diversidad y la singularidad florística que distingue a los bajos inundables. Esta investigación apoya la relevancia de contar con un amplio entendimiento de la dinámica del filtro ambiental en ambientes estacionalmente inundables y valiosos por la riqueza de especies que albergan.

5.1 Literatura citada

- Aldana AM, Carlucci MB, Fine PVA, Stevenson PR. 2017. Environmental filtering of eudicot lineages underlies phylogenetic clustering in tropical South American flooded forests. *Oecologia* 183(2): 327–335.
- Baldeck CA, Tupuyachi R, Sinca F, Jaramillo N, Asner GP. 2016. Environmental drivers of tree community turnover in western Amazonian forest. *Ecography* 39(11): 1089–1099.
- Beach T, Luzzadder-Beach S, Dunning N, Cook D. 2008. Human and natural impacts on fluvial and karst depressions of the Maya Lowlands. *Geomorphology* 101(2): 308–331.
- Beach T, Luzzadder-Beach S, Dunning N, Cook D. 2016. Climatic changes and collapses in Maya history. *Past Global Changes* 42(2): 66–67.
- Beach T, Luzzadder-Beach S, Cook D, Krause S, Doyle D, Eshleman S, Wells G, Dunning N, Brennan ML, Brokaw N, Cortes-Ricon M, Hammond G, Terry R, Trein D, Ward S. 2018. Stability and instability on Maya Lowlands tropical hillslope soils. *Geomorphology* 305: 185–208.
- Blendinger PG, Blake JG, Loiselle BA. 2011. Connecting fruit production to seedling establishment in two co-occurring *Miconia* species: consequences of seed dispersal by birds in upper Amazonia. *Oecologia* 167: 61–73.
- Cadotte MW, Tucker CM. 2017. Should environmental filtering be abandoned? *Trends in Ecology and Evolution* 32(6): 429–437.
- Cavallero L, Aizen MA, Raffaele E. 2012 Endozoochory decreases environmental filtering imposed to seedlings. *Journal of Vegetation Science* 23(4): 677–689.
- Condit R, Pitman N, Leigh EG, Chave J, Terborgh J, Foster RB, Nuñez P, Aguilar S, Valencia R, Villa G, Muller-Landau HC, Losos E, Hubbell SP. 2002. Beta-diversity in tropical forest trees. *Science* 295(5555): 666–669.
- Conserva A, Campana-Camargo JL, García de Santana D, Piedade MTF. 2018. Germinative behavior of ten tree species in white-water floodplain forest in central Amazonia. *Folia Geobotanica* 53(1): 89–101.
- Costa-Cysneiros V, Dalmaso CA, Pelissari AL, Pova de Mattos P, de Souza L, y do Amaral Machado S. 2018. Spatial patterns and interactions of dominant tree

- species in an Amazon tropical rainforest. *Revista de Biología Tropical* 66(3): 1009-1017.
- Dunning NP, Griffin RE, Sever TL, Saturno WA, Jones JG. 2016. The nature and origins of linear features in the Bajo de Azúcar, Guatemala: Implications for ancient Maya adaptation to a changing environment. *Geoarchaeology, An International Journal* 32(1): 107-129.
- Fortunel C, Paine CET, Fine PVA, Kraft NJB, Baraloto C. 2014. Environmental factors predict community functional composition in Amazonian forests. *Journal of Ecology* 102: 145–155.
- Fragoso-Servón P, Bautista F, Frausto O, Pereira A. 2014. Caracterización de las depresiones kársticas (forma, tamaño y densidad) a escala 1:50,000 y sus tipos de inundación en el Estado de Quintana Roo, México. *Revista Mexicana de Ciencias Geológicas*. 31: 127-137.
- Harper JL. 1977. *Population Biology of Plants*. Academic Press, London, UK.
- Houle G. 1995. Seed dispersal and seedling recruitment: The missing link(s). *Écoscience* 2(3): 238-244.
- Kraft NJB, Valencia R, Ackerly DD. 2008. Functional traits and niche-based tree community assembly in an Amazonian forest. *Science* 322(5901): 580–582
- Kraft NJB, Adler PB, Godoy O, James EC, Fuller S, Levine JM. 2015. Community assembly, coexistence and the environmental filtering metaphor. *Functional Ecology* 29(5): 592–599.
- Levine JM, Murrell DJ. 2003. The community-level consequences of seed dispersal patterns. *Annual Review Ecology Evolution and Systematics* 34: 549-574.
- Meli P, Rey-Benayas JM, Martínez-Ramos M, Carabias J. 2015. Effects of grass clearing and soil tilling on establishment of planted tree seedlings in tropical riparian pastures. *New Forest* 46(4): 507-525.
- Metz R. 2012. Does habitat specialization by seedlings contribute to the high diversity of a lowland rain forest? *Journal of Ecology* 100(4): 969-979
- Pitman NCA, Guevara-Andino JE, Aulestia M, Cerón CE, Neill DA, Palacios W, Rivas-Torres G, Silman MR, Terborgh JW. 2014. Distribution and abundance of tree species in swamp forests of Amazonian Ecuador. *Ecography* 37(9): 902–915

- Stevenson PR, Aldana AM, Cárdenas S, Negret PJ. 2018. Flooding and soil composition determine beta diversity of lowland forests in Northern South America. *Biotropica* 50(4): 568-577
- Vargas IN, Stevenson PR. 2013. Seed and establishment limitation effects on plant diversity in an Amazonian rainforest. *Biotropica* 45(6): 737-746
- Wittmann F, Junk WF. 2003. Sapling communities in Amazonian white-water forests. *Journal of Biogeography* 30(10): 1533-1544.
- Wittmann F, Schöngart J, Montero JC, Motzer T, Junk WJ, Piedade MTF, Queiroz HL, Worbes M. 2006. Tree species composition and diversity gradients in white-water forests across the Amazon Basin. *Journal of Biogeography* 33(8): 1334-1347.
- Wittmann F, Schöngart J, Junk WJ. 2010. Phytogeography, species diversity, community structure and dynamics of Amazonian várzea forests. En: Junk WJ, Piedade MTF, Wittmann F, Schöngart J, Parolin P (eds) Amazonian floodplain forests: ecophysiology, biodiversity and sustainable management. *Ecological studies*, Vol 210. Springer, Berlin, 61–102 pp

ANEXOS

Anexo 1. Carta de confirmación de envío del artículo: Beta-diversity patterns in seasonally flooded and upland guayacán forests along a waterlogging gradient in southern Yucatan, Mexico



Beta-diversity patterns in seasonally flooded and upland guayacán forests along a waterlogging gradient in southern Yucatan, Mexico

Journal:	<i>Biotropica</i>
Manuscript ID	BITR-19-189
Manuscript Type:	Paper
Date Submitted by the Author:	15-Jul-2019
Complete List of Authors:	Mendoza-Arroyo, Gustavo Enrique; Colegio de la Frontera Sur -Unidad Campeche, Conservación de la Biodiversidad; Instituto Tecnológico de China, Ciencias Básicas Morón, Alejandro; Colegio de la Frontera Sur -Unidad Campeche, Conservación de la Biodiversidad González-Espinosa, Mario; Colegio De La Frontera Sur - Unidad San Cristóbal, Conservación de la Biodiversidad Alayón-Gamboa, José; Colegio de la Frontera Sur -Unidad Campeche, Conservación de la Biodiversidad Macario-Mendoza, Pedro; Colegio de la Frontera Sur Unidad Chetumal, Departamento de Agricultura, Sociedad y Ambiente
Keywords:	community-weighted mean, convergence, dispersal, environmental heterogeneity, lowland, Raup-Crick, Yucatan Peninsula

SCHOLARONE™
Manuscripts

Anexo 2. Carta de aceptación del artículo: La supervivencia y desarrollo de plántulas de *Brosimum alicastrum* (Moraceae) y *Psidium sartorianum* (Myrtaceae) difieren en condiciones de inundación

[ABM] Decisión del editor/a

Acta Botanica Mexicana <acta.botanica@inecol.mx>

Vie 27/09/2019 09:28 AM

Para: clave Gustavo Enrique Mendoza-Arroyo <gemendozaa@hotmail.com>

CC: Alejandro Morón-Ríos <amoron@ecosur.mx>; Mario González-Espinosa <mgonzale@ecosur.mx>; José Armando Alayón-Gamboa <jalayon@ecosur.mx>; Pedro Antonio Macario-Mendoza <pmacario@ecosur.mx>

Gustavo Enrique Mendoza-Arroyo:

Tomamos una decisión sobre su envío a Acta Botanica Mexicana, "La supervivencia y desarrollo de plántulas de *Brosimum alicastrum* (Moraceae) y *Psidium sartorianum* (Myrtaceae) difieren en condiciones de inundación".

Nuestra decisión es: Aceptado

Gracias por su contribución a Acta Botanica Mexicana.

Atentamente,

Dr. Moisés Méndez Toribio
Instituto de Ecología, A.C., Centro Regional del Bajío
moises.mendez@inecol.mx

Acta Botanica Mexicana

<http://abm.ojs.inecol.mx>

Instituto de Ecología, A.C.

Centro Regional del Bajío

Av. Lázaro Cárdenas No. 253

AP 386, 61600 Pátzcuaro, Michoacán, México