



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO

POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS

Centro de Investigaciones en Ecosistemas

Morfología aérea y subterránea de plántulas tropicales:
variación a lo largo del gradiente sucesional en campos
abandonados en una selva alta

TESIS

QUE PARA OBTENER EL GRADO ACADÉMICO DE

**MAESTRA EN CIENCIAS BIOLÓGICAS
BIOLOGÍA AMBIENTAL**

P R E S E N T A

ARLETT RICAÑO ROCHA

DIRECTOR DE TESIS: Dr. Horacio Paz Hernández

MORELIA, MICH.

Septiembre, 2007



Universidad Nacional
Autónoma de México



UNAM – Dirección General de Bibliotecas
Tesis Digitales
Restricciones de uso

DERECHOS RESERVADOS ©
PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL

Todo el material contenido en esta tesis esta protegido por la Ley Federal del Derecho de Autor (LFDA) de los Estados Unidos Mexicanos (México).

El uso de imágenes, fragmentos de videos, y demás material que sea objeto de protección de los derechos de autor, será exclusivamente para fines educativos e informativos y deberá citar la fuente donde la obtuvo mencionando el autor o autores. Cualquier uso distinto como el lucro, reproducción, edición o modificación, será perseguido y sancionado por el respectivo titular de los Derechos de Autor.

AGRADECIMIENTOS:

Al Posgrado en Ciencias Biológicas por todas las facilidades durante la realización de mis estudios de maestría.

Al Centro de Investigaciones en Ecosistemas por el apoyo logístico y académico que me brindó.

Al CONACYT y a la DGEP por la beca otorgada del periodo 2005-I al 2006 II.

A los miembros de mi comité tutorial por su asesoría durante el desarrollo de esta tesis: Dr. Horacio Paz Hernández, Dr. Miguel Martínez Ramos y Dr. Jorge López-Portillo.

Este trabajo fue financiado por el proyecto Manejo de Bosques Tropicales: bases científicas para la conservación, restauración y aprovechamiento de ecosistemas (SEMARNAT 2002-c01-0597).

GRACIAS

Quiero agradecer nuevamente a los miembros de mi jurado: a Horacio por todas las horas extras que invirtió durante el desarrollo de este trabajo; a Miguel por recibirme en su laboratorio y propiciar un ambiente tan estimulante para desarrollar ideas y discusiones enriquecedoras, de las que siempre aprendí algo (académico o no); a Julieta por su buena disposición y accesibilidad en todo momento y por la rapidez con que revisó este trabajo; a Alma por hacerme ver otra perspectiva para interpretar los resultados y por haber sembrado mi interés por la ecofisiología (hace ya algún tiempo). Finalmente a Jorge por contribuir con mi gusto por la fisiología vegetal, por hacer de los tutorales experiencias constructivas y por su ayuda para agilizar todos los trámites a distancia.

A Gilberto y Héctor Jamangapé por su indispensable ayuda en el campo y por ser excelentes maestros *in situ* de la sucesión ecológica. Agradezco también a la gente de Loma Bonita, especialmente a la familia Jamangapé por recibirme en su casa y por hacer de mis días en Loma una experiencia inolvidable.

A Jorge Rodríguez por su asesoría con la identificación de las especies y por compartir conmigo su experiencia, lo que facilitó mucho mi estancia en el campo.

A mis papás Fátima y Raúl por compartir y padecer conmigo y por que a pesar de muchas veces no comprender mis decisiones, siempre las secundaron. A mis hermanos Tania y Raúl por ayudarme a llevar, traer, imprimir, editar, comprar, ir, venir y conseguir. Saber que contaba con ustedes incondicionalmente a cuatro horas de distancia siempre fue un gran alivio.

A mis compañeros del Posgrado: Ale Corzo, sin cuya ayuda en trámites y en avisos no hubiera logrado sobrevivir al posgrado (;tíiiiia!); Ale Glz, una de las personas más sabias que conozco (tenías razón, lo difícil no fue entrar sino salir); Elena, con quien compartí la casa y el lab. así como muchos momentos catárticos; JC, cuya ecuanimidad me permitió no perder la perspectiva de las cosas; Leo-Mariana, que me hicieron compañía muchas noches y me dejaron su casa ;Pacho por compartirme su visión de la restauración y por sus críticas tan oportunas; Rojo, cuya pequeña gran ayuda que me ahorró incontables horas en Excel y Word y por hacer de las largas jornadas en el lab. mucho más ligeras y llevaderas, Susana, excelente consejera, vecina, maestra, compañera de alegrías y tristezas y amiga; Whaleeha, quien me adoptó inicialmente en Morelia y me enseñó cómo sobrevivir acá; y Ximena, que muchas veces cambió para bien mi visión de las cosas y cuyos consejos llegaron justo en el momento y en el sentido que necesitaba. A los compañeros del laboratorio de Ecología Funcional: Tito, Ricardo y Edith, por su buena vibra. También a Daniel, que sin ser biólogo pasó mucho tiempo ayudándome a interpretar el sentido biológico de mis ecuaciones y gráficas y sin cuya visión matemática y analítica de las cosas y su paciencia no hubiera salido adelante. Gracias a todos por ser más que mis amigos, mi familia y apoyo en Morelia.

A todos los miembros de la familia (tíos, primos y sobrinos) por comprender mis ausencias a reuniones, bodas, cumpleaños, etc. y por siempre echarme porras.

Dedico este trabajo a los niños de Chiapas, quienes me enseñaron lo más importante y duradero.....

ÍNDICE

I.	Resumen.....	1
II.	Abstract.....	3
1.	Introducción.....	5
1.1.	Planteamiento del Problema.....	5
1.2.	Antecedentes.....	7
1.2.1.	Las selvas húmedas: cambio de uso de suelo y sucesión secundaria.....	7
1.2.2.	Estrategias de uso de los recursos y grupos funcionales.....	10
1.2.3.	Cambios morfológicos y fisiológicos en plántulas a lo largo del gradiente sucesional.....	12
2.	Objetivos.....	15
2.1.	Objetivos Particulares.....	15
3.	Hipótesis.....	16
4.	Metodología.....	17
4.1.	Sitio de estudio.....	17
4.1.1.	Sitios de colecta y selección de especies.....	20
4.2.	Variables ambientales.....	22
4.3.	Obtención de plántulas y variables morfológicas.....	23
4.4.	Análisis Estadísticos.....	25
4.4.1.	Perfiles funcionales a lo largo de la cronosecuencia.....	25
4.4.2.	Estrategias de regeneración.....	26
4.4.3.	Plasticidad.....	26
4.4.4.	Covariación entre atributos funcionales: correlaciones pareadas y análisis multivariados.....	29
5.-	Resultados.....	30
5.1.	Variación morfo-funcional de plántulas a lo largo del gradiente sucesional....	30
5.1.1.	Variables físicas a lo largo de la cronosecuencia.....	30
5.1.2.	Perfiles morfo-funcionales a lo largo de la cronosecuencia: Comparación entre estrategias de regeneración y respuestas	

plásticas.....	31
5.2. Covariación entre atributos morfo-funcionales.....	43
5.2.1. Correlaciones pareadas.....	43
5.2.2. Análisis multivariados.....	44
6.- Discusión.....	49
6.1. Gradientes ambientales a lo largo de la cronosecuencia.....	49
6.2. Perfiles funcionales de la comunidad a lo largo de la cronosecuencia.....	49
6.2.1. Patrones inter-específicos y comparación entre grupos Sucesionales.....	49
6.2.2. Respuestas intra-específicas al gradiente de sucesión secundaria.....	57
6.2.3. Diferencias inter-específicas vs. respuestas plásticas.....	59
6.2. Correlaciones entre atributos y grupos funcionales.....	60
7.- Conclusiones.....	64
8.- Literatura Citada.....	66
8.- Anexo.....	74

I. RESUMEN

Se evaluó la variación en la asignación de biomasa y morfología aérea y subterránea en plántulas de 36 especies arbóreas a lo largo de una cronosecuencia en una región de la Selva Lacandona, Chiapas. El objetivo fue analizar atributos morfo-funcionales que permiten a las plántulas de diferentes especies reclutarse en microambientes específicos a lo largo de la sucesión. Un segundo objetivo fue el definir estrategias de uso de los recursos de las especies y con esto grupos funcionales útiles en acciones de restauración de este tipo de vegetación. Se probó la hipótesis general de que en ambientes tempranos de la sucesión las plántulas sufren mayor estrés por recursos del suelo, mientras que en ambientes tardíos sufren mayor estrés lumínico y en consecuencia, la morfología de las plántulas cambiará a lo largo del gradiente sucesional, para aumentar su capacidad de capturar recursos del suelo en etapas tempranas y tolerar la sombra en ambientes tardíos.

Se colectaron diez plántulas por especie en sitios de 5, 10, 15, y 22 años de abandono, así como en 2 sitios de selva madura. Las especies se clasificaron como pioneras, intermedias o tardías según su grupo sucesional. Las partes de cada plántula fueron procesadas para medir las siguientes variables de despliegue de superficie asignación de biomasa a raíz, tallo y hojas: área foliar específica (AFE), longitud radicular específica (LRE), relación raíz / vástago (R/V), fracción de área foliar (LAR), profundidad máxima de enraizamiento/ área foliar (PMR/AF), longitud radicular total/área foliar (LR/AF).

Se hicieron tres tipos de análisis: (1) correlación de la morfología al nivel de la comunidad con la edad sucesional y comparación morfológica entre grupos sucesionales (pioneras, intermedias o tardías); (2) cuantificación de las respuestas intra-específicas para evaluar la variación fenotípica de las especies a través del gradiente ambiental sucesional; (3) exploración de los patrones de correlación entre las variables morfo-funcionales que permitan ubicar grupos de especies con estrategias similares de uso de los recursos.

Los resultados obtenidos indican que a lo largo de la sucesión secundaria los recursos del suelo son más limitantes para el reclutamiento durante las etapas tempranas, mientras que la luz lo es para las etapas tardías. Se detectó evidencia que apoya la

hipótesis de que las plántulas que habitan las primeras etapas de la sucesión tienen mayor capacidad para capturar los recursos del suelo con estrategias explotadoras de recursos, en tanto que en etapas sucesionales tardías tienen atributos morfológicos asociados a estrategias conservadoras de uso de los recursos y no necesariamente mayor capacidad para captura de luz. Estas correlaciones se detectaron tanto al comparar especies especializadas a cada etapa de la sucesión, así como al analizar el cambio del perfil funcional de la comunidad de plántulas a lo largo de una cronosecuencia, aunque éstas últimas presentaron señales relativamente débiles. A nivel intra-específico no se encontró ningún patrón direccional de cambio en la morfología de las plántulas entre ambientes sucesionales extremos. La escasa señal de cambios plásticos en los atributos sugiere que las correlaciones morfológicas con la edad sucesional en la comunidad parecen ser producto principalmente del reemplazo de las especies con morfologías contrastantes, más que de las respuestas plásticas intra-específicas.

Por otro lado, se encontró que las variables indicadoras de las superficie foliar y radicular (AFE, LRE, LR/AF, PMR/AF) están fuertemente correlacionadas entre sí, mientras que éstas no se relacionan con la asignación de biomasa a la parte aérea o subterránea. Análisis multivariados confirmaron que las variables de despliegue de superficies y la de asignación de biomasa son ortogonales e indican diferentes aspectos de las estrategias de uso de recursos de las plantas (para aumentar la captura de recursos y/o para defensa contra herbívoros). La ordenación de las especies permitió distinguir siete grupos funcionales, que a pesar de ser relativamente diferentes a la clasificación de grupos sucesionales propuestos en la literatura (pioneras, intermedias y tolerantes), reflejan las preferencias lumínicas de las especies y sus estrategias de despliegue de órganos.

En conjunto, los resultados obtenidos sugieren que en las estrategias de captura de recursos de las especies a nivel de plántula, los cambios en el despliegue de superficie de hojas y raíces son más importantes que la asignación diferencial de biomasa a tales órganos, ya que esta puede asociarse a otras funciones de las especies como son el almacenamiento de recursos para reservas o defensa de los órganos contra enemigos

naturales. Finalmente, se probó que a partir de un conjunto de atributos morfo-funcionales, es posible caracterizar patrones de uso de recursos así como detectar grupos de especies que responden de manera similar a la variación ambiental, lo que puede ser importante al proponer estrategias de restauración en ambientes con distintos niveles de perturbación.

II. ABSTRACT

The present study evaluated variation in above and belowground biomass and morphology of seedlings of 36 species in a chronosequence of secondary forests at La Selva Lacandona, Chiapas. The first objective was to analyze functional traits that let the seedlings establish in specific micro-habitats along the secondary succession. The second objective was to form functional groups that could be used for restoration projects in secondary vegetation.

Ten seedlings per species and per site were collected in fields of 5, 10, 15 and 22 years of abandonment and in 2 old forest sites. Collected species were classified as pioneers, intermediates or tolerants according to their successional group. Plant organs were processed in order to obtain the following traits related with leaf and root surface and biomass allocation: specific leaf area (SLA), specific root length (SRL), root/ shoot (R/S), leaf area ratio (LAR), maximum root depth /leaf area (MRD/LA) and root length/leaf area (RL/LA). Data obtained were analyzed in three parts: (1) correlation of sucesional age and morphology at community level and comparison of morphology between sucesional groups (pioneers, intermediates or tolerants); (2) estimation of intra-specific responses to determine phenotypic variation of the species along the chronosequence; (3) exploration of correlation patterns between morphological traits in order to find groups of species with similar resource-use strategies.

We found that along secondary succession, seedling recruitment in early stages is more limited by soil resources, while in late stages light is the more limiting resource. Therefore, we detected evidence supporting the hypothesis that seedlings from early succession have exploiting strategies of resource use and are more efficient in belowground resource capture,

whereas seedlings from late succession have conservative strategies but not necessarily an increased efficiency in light capture. These correlations were detected both comparing species strategies (pioneers, intermediates and tolerants) as well as within the seedling community along the chronosequence. At intra-specific level we did not find evidence of morphological changes between extreme successional stages or a directional pattern for any trait. The lack of plastic changes in most of the morphological traits suggests that morphological correlations with successional age in the community are a result of the species' replacement with different successional strategies along the chronosequence and not a product of intra-specific responses.

We also found a strong correlation in traits related to above and belowground surface display (SLA, SRL, RL/LA, MRD/LA), while they were not related with biomass allocation trait (R/S). These results were supported by multivariate analysis, which show that biomass allocation traits and surface display traits reflect different aspects of plant's resource use strategies.

PCA analysis showed a continuous variation in species strategies. Even though, with the cluster analysis seven functional groups of species were detected that were not compatible with successional groups (pioneers, intermediates and tolerants) but reflect species' light preferences as well as their surface display and biomass allocation strategies.

These results suggest that for species along a chronosequence from abandoned lands, changes in seedling's surface display are more important than biomass allocation for resource capture, since this trait can be related to other species functions like resource reserves or organ defense against natural enemies.

Finally, this study provides evidence of species's resource allocation strategies in relation to habitat variation that could be used as a tool to predict recruitment of seedlings in degraded areas.

1.- INTRODUCCION

1.1 PLANTEAMIENTO DEL PROBLEMA

En las áreas tropicales de México, dadas las prácticas actuales de uso del suelo, las elevadas tasas de desmonte, así como los cortos períodos de recuperación de la vegetación y el abandono de los campos que han perdido productividad, la presencia de bosques sucesionales secundarios dentro del paisaje es más frecuente (Chokkalingam y De Jong, 2001), por lo que es cada vez más evidente la importancia de comprender la estructura, función y los mecanismos involucrados en la dinámica de la vegetación secundaria (Guariguata y Ostertag, 2001).

Después de la acción antropogénica en un campo abandonado, se presentan condiciones ambientales adversas que impiden o dificultan el establecimiento de muchas especies vegetales y la recuperación de la cobertura vegetal, ocasionalmente permaneciendo en un estado sucesionalmente arrestado (Holl, 1999). Bajo este escenario es urgente comprender los factores que limitan la sucesión secundaria en campos abandonados y generar técnicas que permitan acelerar el reemplazo de especies para facilitar la recuperación de los sitios perturbados y desarrollar programas adecuados de manejo de los bosques secundarios (Brown y Lugo, 1990; Aide, 2000).

Uno de los principales factores involucrados en la sucesión temporal de las especies en sitios perturbados son los atributos que les permiten germinar, establecerse y sobrevivir en distintas etapas sucesionales (Bazzaz, 1979). Particularmente, sus respuestas durante la fase de plántula tienen una importancia fundamental, ya que esta fase se considera como la más vulnerable del ciclo de vida de las plantas (Kitajima y Fenner, 2000). Las especies vegetales presentan una amplia gama de respuestas morfológicas y fisiológicas, que depende en gran medida de sus mecanismos de captura y asignación de recursos a los diferentes órganos (hojas, tallos, raíces, flores, frutos, semillas), así como de las condiciones ambientales en que se establecen. A esto se puede atribuir la existencia de una gran diversidad de estrategias funcionales en las plantas, que tienen un efecto directo sobre la

composición y funcionamiento de los ecosistemas (Chapin *et al.*, 2000; Díaz *et al.*, 2004). Así, el estudio de patrones ecofisiológicos expresados a través de los atributos morfo-funcionales de las plantas permite explorar las causas de la presencia/ausencia de las especies bajo condiciones ambientales particulares. También permite inferir el éxito del establecimiento de las mismas en sitios perturbados, predecir la estructura y composición de las comunidades vegetales en función del grado de perturbación y determinar las estrategias adecuadas de manejo de la sucesión secundaria (Gondard *et al.*, 2003).

Hasta ahora se han estudiado patrones de variación de atributos morfo-funcionales de las especies en relación al proceso de regeneración natural del bosque (Bazzaz y Pickett, 1980; Poorter, 1999; Sobrado, 2003, Ribeiro *et al.*, 2005). Sin embargo, las respuestas fisiológicas en especies que se establecen en ambientes sucesionales originados por disturbios de origen humano han sido pobremente exploradas (Kozlowski, 2000). Este tipo de ambientes, sobre todo durante las primeras etapas de la sucesión, tienen condiciones estructurales y ambientales muy diferentes a las que se dan en los procesos de regeneración natural (Guariguata y Ostertag, 2001); al abrirse un claro en el bosque se da un incremento en la disponibilidad de recursos para las plantas; en contraste, tras una perturbación antropogénica, la disponibilidad de recursos se reduce abruptamente al haber degradación del suelo. Además, en los ambientes con perturbación antropogénica las condiciones ambientales son estresantes y se desconoce la capacidad de las especies de ajustarse a tales condiciones.

Para entender las estrategias de uso de recursos de las plantas se requiere investigar las respuestas integradas de las plantas al ambiente que opera por arriba y por debajo del suelo. Sin embargo, la mayoría de los estudios sobre las estrategias funcionales se han centrado en los procesos que ocurren por arriba del suelo o en el mejor de los casos, en los mecanismos de asignación de biomasa entre la parte aérea y la subterránea, generalmente en condiciones controladas y de laboratorio (Levang-Brilz y Biondini, 2002). En cambio, los estudios bajo condiciones naturales que involucran las respuestas

morfológicas tanto de raíces como de hojas y que integran el componente fisiológico con el morfológico son escasos (Ellsworth y Reich, 1996; Ellis *et al.*, 2000; Paz, 2003).

En el presente estudio se exploran las respuestas morfo-funcionales tanto aéreas como subterráneas de plántulas de especies arbóreas a lo largo de una cronosecuencia representada en un conjunto de campos abandonados en una selva tropical perennifolia en la región de Chajul, Chiapas. Esta exploración se hace a nivel intra e inter-específico, para determinar los atributos de las plántulas que permiten su establecimiento en ambientes sucesionales y inferir atributos asociados a las estrategias de uso de los recursos que sean útiles para garantizar el éxito en el establecimiento de las especies en programas de rehabilitación de sitios degradados.

1.2.- ANTECEDENTES

1.2.1.- Las selvas tropicales: Cambio de uso de suelo y sucesión secundaria.

En México, grandes extensiones de selvas son desmontadas cada año para establecer campos agrícolas y ganaderos. Tal dinámica de cambio de uso del suelo constituye una de las principales causas de pérdida de biodiversidad, así como de alteración de la estructura y funcionamiento de los ecosistemas. La pérdida de la cobertura vegetal altera el ciclo hidrológico, la regulación de las emisiones de gases a la atmósfera, modifica el clima e incrementa la erosión de los suelos, entre otros efectos (De Jong *et al.*, 2000).

Las selvas húmedas abarcan solamente el 10% de la superficie de la tierra, sin embargo albergan casi el 50% de las especies existentes (Dirzo, 1991). Son considerados entre los ecosistemas de mayor productividad primaria neta del planeta (Melillo *et al.*, 1993). Debido a su enorme complejidad en cuanto composición, estructura y funcionamiento ecológico, son sumamente vulnerables a la degradación provocada por el hombre (Challenger, 1998; Laurance, 1999).

Se estima que en México se pierden anualmente 501,000 ha de bosques tropicales, lo que corresponde a una tasa anual del 2% para el caso de las selvas húmedas (Masera *et al.*, 1997). Particularmente en la Selva Lacandona en Chiapas, se calcula que en 20 años se ha perdido un 31% de la cobertura vegetal original. Por otra parte, del total de selva perdida, las áreas de cultivo y pastizales se incrementaron un 21% y un 92%, respectivamente (De Jong *et al.*, 2000). La Selva Lacandona alberga el 20% de la biodiversidad del país (Mendoza y Dirzo, 1999) y proporciona diversos servicios ambientales, por lo que resulta primordial comprender los mecanismos involucrados en el proceso de sucesión secundaria que ocurre en los campos agrícolas y ganaderos abandonados, así como desarrollar estrategias para recuperar las zonas degradadas.

Las porciones de selva madura que son desmontadas para propósitos de pastoreo o de siembra, a la larga pierden su productividad y son abandonadas. Dependiendo del grado de degradación del sitio, la vegetación puede recuperarse por medio de la sucesión secundaria, lo que dependerá de las condiciones ambientales, de la disponibilidad de

fuentes de propágulos y de la distancia entre el sitio degradado y el bosque maduro (Chazdon *et al.*, 2007). A diferencia de los procesos sucesionales ocurridos naturalmente a partir de la formación de claros, durante la sucesión secundaria en campos abandonados, las condiciones ambientales y los niveles de recursos son estresantes para las plantas (Aide *et al.*, 2000). Por ejemplo, se incrementa la radiación solar y el albedo, además de darse un aumento en la temperatura (Uhl *et al.*, 1988). La humedad relativa disminuye y la evaporación de agua del suelo aumenta. Por otra parte, el suelo está severamente degradado y presenta una baja disponibilidad de nutrientes, un alto grado de compactación por el pisoteo de animales y por lo tanto una baja capacidad de infiltración y retención de agua (Kozlowski, 2002). Durante las primeras etapas de la sucesión, predominan las especies herbáceas y arbustos de vida corta y de rápido crecimiento que se establecen rápidamente (Breugel *et al.*, 2006). En una segunda etapa, la densidad de las especies se incrementa rápidamente, representada principalmente por especies pioneras o demandantes de luz, generando una composición de especies muy distinta a la del bosque maduro contiguo (Peña-Claros, 2003). El dosel es reconstituido, disminuyendo la incidencia de radiación a nivel del suelo, al mismo tiempo que se modifican las condiciones ambientales y la disponibilidad de recursos (Myster, 2004). Estas nuevas condiciones microclimáticas inhiben la germinación y el crecimiento de algunas de las especies pioneras más abundantes, pero resultan adecuadas para la germinación de las semillas de las especies tolerantes a la sombra, típicas del bosque maduro. La tercera etapa en la sucesión secundaria está dada por el establecimiento e incremento en abundancia de las especies primarias (Guariguata y Ostertag, 2001). Durante esta etapa, las características en las condiciones ambientales así como la densidad de las especies pueden llegar a ser similares a las del bosque maduro, sin embargo, la composición florística y la estructura de la vegetación puede requerir hasta cientos de años para volver a su estado original, dependiendo de la historia de uso del sitio (Guariguata y Ostertag, 2001).

Con la sucesión secundaria se generan cambios graduales en las condiciones ambientales y en la disponibilidad de recursos que imponen diferentes restricciones al establecimiento y

supervivencia de las especies. Sin embargo, la presencia de las especies en las distintas etapas sucesionales no sólo depende de los factores ambientales, sino también de atributos intrínsecos como son la historia de vida, la tasa de crecimiento, la longevidad de los órganos, la plasticidad morfológica y fisiológica, y en general de sus estrategias para la utilización de los recursos en el medio entre otros (Bazzaz, 1996, Kitajima, 1996). El estudio de estas propiedades resulta un aspecto central para el manejo de la sucesión secundaria, ya que de ellas dependerá en gran parte la futura composición y estructura del bosque.

Debido a que la sucesión secundaria es el proceso mediante el cual un sistema degradado puede regresar a su estado funcional original, es primordial conocer los factores y mecanismos que regulan el establecimiento de las especies a lo largo de las diferentes etapas sucesionales, así como aquellos que limitan la regeneración de las especies.

1.2.2.- Estrategias de uso de los recursos y grupos funcionales

Las especies dominantes en las distintas etapas sucesionales se van reemplazando unas a otras, lo que está determinado en parte por sus características intrínsecas (Poorter, 1999). Las especies que tienen el mismo tipo de respuestas morfológicas o fisiológicas en respuesta a los cambios en la disponibilidad de recursos pueden agruparse en un grupo funcional. Los grupos funcionales son conjuntos de especies no necesariamente relacionadas filogenéticamente con una función similar en los ecosistemas (Rusch *et al.*, 2003). Estos grupos se establecen ya sea a partir de su contribución a los procesos de los ecosistemas (grupos funcionales de efecto; por ejemplo, especies fijadoras de nitrógeno, especies nodrizas) o con base en sus respuestas a los cambios en las condiciones ambientales (grupos funcionales de respuesta; por ejemplo, especies de dosel y de claros; Lavorel *et al.*, 1997, Díaz y Cabido, 2001). En la búsqueda de grupos funcionales se explora una serie de atributos de historias de vida de las especies (por ejemplo, uso de los recursos, reproducción y respuestas a los factores externos) y se reduce al máximo el número de atributos necesarios para describir conocer la respuesta de las mismas a condiciones ambientales específicas (Hooper *et al.*, 2002).

El estudio de los grupos funcionales ha adquirido gran interés en los últimos años, ya que permite explorar las relaciones entre la vegetación, el clima y el suelo. Además, permite enlazar los patrones y procesos de los ecosistemas con los disturbios, para predecir los efectos de los mismos a partir de las respuestas de los grupos funcionales a los cambios ambientales (Lavorel *et al.*, 1998). Por otro lado, la identificación de grupos funcionales ha sido propuesta recientemente como una herramienta útil para mejorar las estrategias de manejo, restauración y conservación de los ecosistemas (Hooper *et al.*, 2002; Gondard *et al.*, 2003), lo que es de gran utilidad en comunidades megadiversas como los bosques tropicales.

Por otro lado, en muchos estudios se ha hecho un esfuerzo por clasificar las especies de las selvas tropicales con base en estrategias de regeneración, a partir de su distribución a lo largo de gradientes de perturbación natural, sus atributos de historia de vida y de los requerimientos lumínicos para el establecimiento de las plántulas (Grubb, 1977; Bazzaz, 1979; Martínez-Ramos, 1985, Nuñez-Farfán y Dirzo, 1988; Swaine y Withmore, 1988). La clasificación de más utilidad es la que distingue a las especies en demandantes de luz (**pioneras**), tolerantes a la sombra (**tolerantes o primarias**), y a un grupo de especies intermedias (**pioneras de larga vida**) (Poorter y Aerts, 2003). Estos grupos difieren en sus tasas de crecimiento, longevidad de sus hojas, plasticidad morfológica y tasas fotosintéticas (Grubb, 1977; Bazzaz, 1996; Kitajima, 1996; Raaimakers y Lambers, 1996; Whitmore, 1996; Kitajima y Fenner, 2000; Poorter, 2001; Poorter y Aerts, 2003). Las pioneras tienen estrategias de uso de los recursos que les permiten explotar eficientemente los altos niveles de radiación solar y de recursos en el suelo que existen al abrirse un claro en el dosel, produciendo órganos que se recambian continuamente y con poca inversión de recursos a defensa o almacenamiento, una consecuencia de sus tasas de rápido crecimiento (Grubb, 1977; Gomez-Pompa y Del Amo; 1985). En contraste, las tolerantes, características de las etapas tardías de la sucesión, tienen tasas lentas de crecimiento relativo y estrategias conservadoras de uso de los recursos: tienen hojas y raíces de larga vida con baja capacidad de absorción e invierten más recursos en mecanismos de defensa y

de almacenamiento (Grubb, 1977; Coley, 1986; Bazzaz, 1996; Gómez-Pompa y Del Amo; 1985; Kitajima, 1996).

Esta generalización, derivada de los procesos de regeneración natural de los bosques, sugiere la existencia de una amplia gama de estrategias funcionales en las especies que se expresan en condiciones de perturbación natural (Whitmore, 1996; Denslow *et al.*, 1998). Sin embargo, estas evidencias contribuyen de manera limitada al entendimiento de las estrategias regenerativas de las especies en campos abandonados, en donde las condiciones ambientales a las que se enfrentan las especies son muy extremas, por lo que es necesario explorar las respuestas morfo-funcionales que les permitirán establecerse en sitios severamente perturbados.

1.2.3.- Cambios morfológicos y fisiológicos en plántulas a lo largo del gradiente sucesional

El establecimiento y crecimiento de las plantas requiere del balance entre la capacidad de adquirir los recursos por arriba y por debajo del suelo. La captura de luz y la asimilación de carbono se encuentran asociados con la superficie foliar, mientras que la capacidad de capturar agua y nutrientes se asocia con la superficie radicular. En una comunidad particular, como son las selvas húmedas, se puede encontrar una alta variación en el despliegue diferencial de superficies a la disponibilidad de recursos, tanto a nivel inter-específico, debido a la gama de estrategias que han evolucionado entre las especies, como a nivel intra-específico, debido en parte a los ajustes plásticos de los individuos a ambientes heterogéneos, que dependen de su amplitud de respuesta funcional (Ryser y Eek, 2000).

Según la teoría del crecimiento balanceado (*balanced growth theory*; Tilman, 1988), las plantas asignan mayor biomasa a los órganos encargados de obtener el recurso más limitante del ambiente en el que se establecen. Debido a lo anterior, se esperaría que en un ambiente con baja disponibilidad de luz, las plantas presentarían una mayor asignación de biomasa a las hojas para incrementar la captura de este recurso (Poorter, 2001). En cambio, si la limitación de recursos se debe a una baja disponibilidad de nutrientes y/o agua, como

ocurre en los ambientes de sucesión temprana, se esperaría una mayor asignación de biomasa a las raíces, maximizando la superficie de absorción (Shipley y Meziane, 2002). Sin embargo, las especies generalmente se encuentran limitadas en su crecimiento por más de un recurso a la vez, lo que ocasiona que se enfrenten a compromisos entre distintas respuestas funcionales, que generarán patrones diferentes de optimización y de asignación de la biomasa de las plantas. Además, las plantas se enfrentan a otro tipo de presiones en el medio, como competencia o herbivoría, que también tienen un efecto importante en sus estrategias de asignación de los recursos.

Al igual que las hojas, las raíces presentan una gran variación en términos de su morfología y fisiología, pero se sabe muy poco sobre las presiones de selección que la gobiernan, o sobre cómo ésta puede relacionarse con la función de las plantas (Comas y Eissenstat, 2004). Esto se debe principalmente a que la mayoría de los estudios sobre la asignación de recursos a los diferentes órganos de las especies y su variación con el ambiente, se han centrado en la parte aérea de las plantas o en mediciones de la biomasa total de raíces, sin tomar en cuenta otros aspectos como las modificaciones en su morfología radicular, que pudieran relacionarse con una explotación exitosa de los recursos del suelo en ambientes particulares (Paz, 2003). A pesar de que las raíces son un componente muy importante de la dinámica de los ecosistemas y que representan alrededor del 12 % de la biomasa total en las selvas tropicales, hay una laguna importante en el conocimiento existente sobre dicho componente de los ecosistemas (Sanford y Cuevas, 1996).

En los bosques tropicales húmedos, la luz es probablemente el factor que más afecta el establecimiento, la supervivencia y el crecimiento de las plantas. Esto es particularmente importante durante las etapas tardías de la sucesión (Poorter, 2001). En varios estudios se ha comprobado que a bajos niveles de radiación, las plantas incrementan su superficie foliar respecto a la biomasa total (LAR, por sus siglas en inglés), lo que les permite incrementar la capacidad de captura de luz y por tanto su ganancia de carbono (Bloor y Grubb, 2004). A nivel del suelo, el agua y los nutrientes parecen ser los factores más limitantes en la

sucesión, principalmente en etapas tempranas (Peña-Claros, 2001). Por ejemplo, la pérdida de materia orgánica debida a la pérdida de la cobertura vegetal en sitios sucesionales tempranos lleva a una disminución en la fertilidad del suelo. Además, el incremento en la radiación solar provoca mayores tasas de evaporación foliar y del suelo (Myster, 2004). La baja disponibilidad de agua para las plantas provoca una disminución en general en el tamaño de todos sus órganos. Además, se presenta una disminución en la producción de biomasa fotosintética respecto a la biomasa radicular, lo que reduce la superficie de pérdida de agua por transpiración, e incrementa la capacidad de tomar agua del suelo, a expensas de una menor superficie fotosintética y de captación de carbono (Poorter, 2001; Paz, 2003).

Además de un incremento en la biomasa bajo el suelo, se esperaría que las especies que se encuentran en sitios con disponibilidades bajas de recursos en el suelo presentaran modificaciones en su arquitectura radicular que les permitieran incrementar su eficiencia en la captación de recursos al presentar una mayor superficie de contacto, ya que el incremento en la biomasa se asocia a los costos asociados con la construcción y el mantenimiento de las raíces, mientras que la longitud radicular determina los beneficios que obtiene la raíz en su capacidad de adquirir agua y nutrientes (Comas *et al.*, 2002). Las especies de sitios con baja disponibilidad de recursos del suelo, pueden contar con un sistema radicular más largo y ramificado, de raíces más profundas y más finas, dando como resultado una mayor longitud radicular respecto al peso total de la planta (Dyer *et al.*, 2001; Paz, 2003). En cuanto a sus hojas, se esperaría que estas especies tuvieran una mayor área foliar por unidad de biomasa foliar (Área Foliar Específica), dando como resultado hojas más delgadas con menor costo en su construcción y mayor retorno de carbono por carbono invertido (Poorter y Remkes, 1990).

Por otro lado, las especies que se establecen en el otro extremo del gradiente ambiental, además de tener una menor proporción área foliar / biomasa foliar (menor área foliar específica, AFE), pueden presentar una longitud radicular específica menor (LRE), que implica raíces más gruesas y cortas que no requieren extenderse debido a que en estos sitios existe una mayor concentración de nutrientes en el suelo (López-Bucio *et al.*, 2003).

No todos los recursos que las plantas generan son utilizados en componentes estructurales durante su crecimiento. Una gran parte de estos recursos puede ser almacenada en diferentes tejidos para su posterior utilización, lo que depende de la disponibilidad de recursos en el medio y de las estrategias de aprovechamiento de las especies (Lambers *et al.*, 1998). Los recursos almacenados, como el carbono y los nutrimentos, pueden ser acumulados como reservas que permiten a las plantas una menor dependencia de los procesos fotosintéticos en ambientes con más sombra, o una fuente de recursos que puede utilizarse después de alguna perturbación o en caso de pérdida de hojas por herbivoría (Canham *et al.*, 1999).

La mayoría de los estudios sobre la asignación de biomasa en las raíces no presentan una distinción entre la biomasa estructural y las reservas de carbohidratos no estructurales almacenados en las raíces (Huante *et al.*, 1992; Reader *et al.*, 1993; Poorter, 1999; Guerrero-Ocampo y Fitter, 2001; Levang-Brilz y Biondini, 2002; Shipley y Meziane, 2002) lo que puede generar confusiones entre las consecuencias funcionales de la asignación de biomasa a la superficie de absorción de las plantas. Además, su presencia en los distintos órganos de las plantas puede determinar diferencias importantes en la estructura y morfología entre varias especies, que pueden confundirse con las diferencias generadas por la disponibilidad de recursos (Canham *et al.*, 1999).

El conocer las respuestas morfo fisiológicas de las especies a los cambios en la disponibilidad de recursos a lo largo del gradiente sucesional, permite avanzar en el conocimiento de las causas de su distribución diferencial, así como hacer inferencias sobre su éxito de establecimiento al introducirlas en ambientes perturbados.

2.- OBJETIVOS

El objetivo de este estudio es explorar patrones de variación en la morfología aérea y subterránea de plántulas de especies arbóreas a lo largo de una cronosecuencia de bosque secundario de 5 a 22 años de abandono y de sitios de selva madura, en la región de Marqués de Comillas, Chiapas.

2.1.- OBJETIVOS PARTICULARES

- Describir los perfiles de variación en atributos morfo-funcionales de plántulas de especies arbóreas a lo largo de una cronosecuencia de sucesión secundaria en campos abandonados.
- Caracterizar la variación en los atributos morfo-funcionales entre especies con estrategias sucesionales distintas (pioneras, intermedias y tolerantes).
- Explorar las respuestas plásticas de las especies a ambientes sucesionales secundarios contrastantes (tempranos vs. tardíos).
- Analizar los patrones de correlación entre atributos morfo-funcionales de las especies para ubicar estrategias en cuanto al uso de recursos.
- Explorar la existencia de variables indicadoras de estrategias morfo-funcionales de las especies que sean de utilidad en la selección de especies en programas de restauración ecológica.

3.- HIPÓTESIS

En el gradiente sucesional secundario, el establecimiento de las plántulas será limitado en las primeras etapas principalmente por estrés hídrico, en tanto que en las etapas avanzadas por estrés lumínico. En consecuencia, se espera que:

1.- La radiación fotosintéticamente activa (PAR), la temperatura del suelo y el aire y la apertura del dosel disminuyan con la edad sucesional, en tanto que la humedad del suelo aumente con la misma.

2.- En las etapas tempranas de la sucesión secundaria, las plántulas desplegarán mayor superficie y mayor biomasa a los órganos subterráneos indicando estrategias explotadoras de recursos, en tanto que en las etapas tardías exhibirán menores superficies de captura de recursos, indicando estrategias morfológicas conservadoras, más que explotadoras del recurso más limitante, la luz.

3.- La variación morfológica en el gradiente sucesional a nivel inter-específico se expresará como parte de la diferenciación evolutiva entre estrategias sucesionales.

4.- A nivel intra-específico los individuos responderán al gradiente sucesional aumentando la capacidad de captura del recurso más limitante en el medio, para mantener las tasas de crecimiento.

Los resultados esperados para la variación morfológica de plántulas a lo largo del gradiente sucesional, considerando toda la comunidad de plántulas, los grupos sucesionales y la respuesta plástica, se resumen en el siguiente cuadro:

Tabla 1. Cambios esperados en los atributos morfo-funcionales a lo largo de la sucesión secundaria

Atributo funcional	Cambio esperado a lo largo del gradiente sucesional	Cambio esperado entre estrategias sucesionales (pioneras, intermedias, tolerantes)	Respuesta intra-específica a lo largo del gradiente sucesional
Longitud radicular específica (LRE)	Disminuye de edad temprana a tardía	Mayor en especies pioneras que en especies tolerantes	Mayor en individuos de sitios tempranos que en individuos de sitios tardíos
Área foliar específica (AFE)	Disminuye de edad temprana a tardía	Mayor en especies pioneras que en especies tolerantes	Menor en individuos de sitios tempranos que en individuos de sitios tardíos
Fracción del área foliar (LAR)	Disminuye de edad temprana a tardía	Mayor en especies pioneras que en especies tolerantes	Menor en individuos de sitios tempranos que en individuos de sitios tardíos
Profundidad máxima radicular)/Área foliar (PMR/AF)	Disminuye de edad temprana a tardía	Mayor en especies pioneras que en especies tolerantes	Mayor en individuos de sitios tempranos que en individuos de sitios tardíos
Longitud radicular/Área foliar (LR/AF)	Disminuye de edad temprana a tardía	Mayor en especies pioneras que en especies tolerantes	Mayor en individuos de sitios tempranos que en individuos de sitios tardíos

4.- METODOLOGÍA

4.1- SITIO DE ESTUDIO

Este estudio se realizó en el sureste del estado de Chiapas, en una porción de la Selva Lacandona ($16^{\circ} 05'$, $17^{\circ}15'$ LN; $90^{\circ}25'$, $91.45'$ LW) (Mendoza y Dirzo, 1999), en el municipio de Ocosingo. El trabajo de campo se llevó a cabo tanto en parcelas de bosque maduro ubicadas al interior de la Reserva de la Biosfera Montes Azules ($16^{\circ} 05'$, $16^{\circ} 57'$ LN; $90^{\circ} 45'$, $91^{\circ} 30'$ LW) como en parcelas agrícolas abandonadas pertenecientes al ejido de Loma Bonita ($16^{\circ} 06'$ LN; $90^{\circ}59'$ LW), adyacente a la Reserva (Figura 1).

La reserva tiene una extensión de 331,200 ha y sus límites son los ríos Jataté, Lacanjá y Lacantún, que separan a la reserva de la zona habitada. A partir de los años setentas en la región de Ocosingo se ha dado un proceso de colonización humana masiva, lo que ha generado pérdidas de grandes extensiones de vegetación por el cambio del uso del suelo a partir del acelerado desarrollo de las actividades agropecuarias. Esto ha provocado en la región adyacente a la reserva, un paisaje altamente fragmentado compuesto por parches de vegetación primaria rodeados por vegetación secundaria y por campos agrícolas y ganaderos en actividad (Van Breugel *et al.*, 2006).

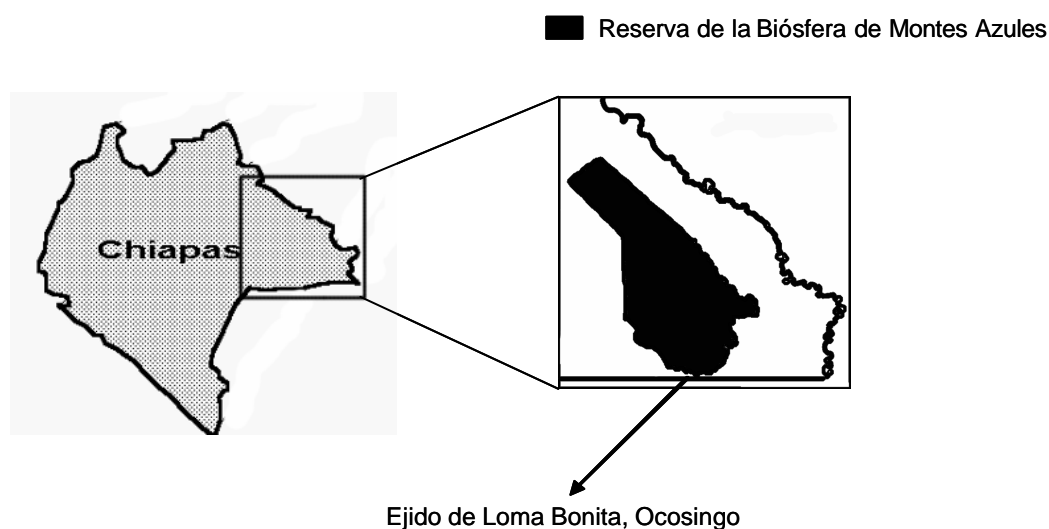


Figura 1. Ubicación de la Reserva de la Biosfera de Montes Azules y del Ejido de Loma Bonita.

Fisiográficamente, La Selva Lacandona pertenece a la Provincia de las Sierras de Chiapas y Guatemala, que a su vez se divide en las subprovincias de los Altos de Chiapas y de la Sierra Lacandona. En cuanto a su geomorfología, en esta región están presentes tres tipos de topoformas principales: valles formados por rocas calizas; planicies y lomeríos someros de lutitas y areniscas; y relieve en los márgenes de las corrientes hidrológicas (Lacantún, Usumacinta, Salinas) de origen aluvial (INE, 2000).

La altitud de la zona varía de los 60 a los 2450 m.s.n.m. (Mendoza y Dirzo, 1999). El clima es cálido-húmedo (Amw), con una temperatura media anual de 25 °C, mínima de 18 °C y máxima de 32 °C, que se llega a presentar dos veces al año, en los meses de mayo y agosto (Siebe *et al.*, 1995). La canícula se presenta durante la sequía interestival, en la temporada más húmeda y caliente del año, que se da generalmente durante el mes de agosto (González-Gutiérrez, 2000). La precipitación media anual para toda la región es de 2226 mm (INE, 2000), aunque en la reserva oscila entre 2500 y 3500 mm distribuidos estacionalmente a lo largo del año, de manera que entre los meses de febrero y abril, durante los cuales se da un período de sequía, caen menos de 60 mm/mes, mientras que entre mayo y octubre caen más de 100 mm/mes (Vásquez-Sánchez y Ramos-Olmos, 1992).

La Selva Lacandona forma parte del sistema hidrológico denominado Grijalva-Usumacinta, uno de los más extensos del país. Este se conforma por cuatro cuencas: la del Río Chixoy-Salinas, del Usumacinta, Grijalva-La Concordia y Lacantún, siendo esta última la más importante en superficie, ya que abarca 12,526 km² y es en la que se ubica la reserva (INE, 2000).

Las características edafológicas de la región están determinadas por la geomorfología, las condiciones climáticas, el tipo de relieve y las condiciones de las comunidades vegetales que ahí se encuentran. Los tipos de suelos presentes en el área son los litosoles, los cambisoles, luvisoles, acrisoles, gleisoles, fluvisoles, rendzina y vertisoles (Siebe *et al.*, 1995).

En cuanto a su riqueza y diversidad de especies, la región de la Selva Lacandona ha sido identificada como una de las más importantes a nivel nacional, ya que se estima que alberga al 20% de la biodiversidad del país (INE, 2000). Para el caso de la fauna, en la región se han encontrado 112 especies de mamíferos, que representan el 27% de las especies registradas para México (Medellín, 1994), así como el 25% de las aves (345 especies), aproximadamente el 11% de anfibios y reptiles (77 especies) (Lazcano-Barrero *et al.*, 1992) y para el caso de los insectos la información es casi desconocida, aunque se han reportado hasta 1135 especies (Morón, 1992).

En el caso de las plantas, se presume que existen 4300 especies, el 20% de la diversidad de plantas del país (Martínez *et al.*, 1994). En la región se han identificado varios tipos de vegetación, siendo predominante la selva alta perennifolia, sobre todo en la porción de la reserva, que se distribuye de los 100 a los 900 m.s.n.m. sobre suelos de origen aluvial y de inundación periódica. En este tipo de vegetación los árboles más altos llegan a alcanzar hasta 60 m. Algunas de las especies dominantes son *Terminalia amazonia*, *Schizolobium parahybum*, *Cedrela odorata*, *Brosimum alicastrum*, *Dialium guianense*, *Vatairea lundellii*, *Alchornea latifolia* y *Cymbopetalum pendulilorum*. Otros tipos de vegetación presentes en la región son: selva mediana perennifolia de canacoite (*Bravaisia integerrima*), bosque de pino-encino, bosque mesófilo de montaña, bosque ripario y sabana.

Por otro lado, en los sitios aledaños a la reserva, particularmente en la región de Marqués de Comillas y Ocosingo, se encuentran parches de vegetación secundaria que fueron previamente manejados y posteriormente abandonados, llamados acahuales, dominados por especies arbóreas como son *Cecropia peltata*, *Ochroma pyramidale*, *Trichospermum mexicanum* y *Trema micrantha*, así como por las especies arbustivas *Piper auritum*, *P. hispidum*, *Cordia spinescens*, y *Acalypha diversifolia* (INE, 2000).

4.1.1.- Sitios de colecta y selección de especies:

Se colectaron plántulas de un total de 36 especies a lo largo de una cronosecuencia formada por cinco sitios con distinta edad de abandono, y dos sitios de bosque maduro para los cuales se asumió una edad de al menos 100 años (ver Tabla 1 del Anexo). Todos los sitios tienen un mismo tipo de suelo (acrisoles). Los sitios en sucesión secundaria se encuentran en lomeríos bajos y fueron usados como milpas, además de haber estado sujetos a prácticas agrícolas similares de roza, tumba y quema. En cada sitio se estableció una parcela permanente de 10 x 50 m. Los dos sitios de bosque maduro miden 20 x 100 m y están localizados al interior de la Reserva de la Biosfera Montes Azules, en lomeríos bajos. Algunas de las especies dominantes en cada sitio se incluyeron en este estudio (Tabla 2; Van Breugel *et al.*, 2007).

Las especies colectadas en todos los sitios fueron identificadas por parataxónomos Santiago Sinaca, Gilberto Jamangapé y Hector Jamangapé. La determinación de las estrategias sucesionales de las especies colectadas se hizo con ayuda de especialistas en la regeneración de selvas tropicales, con base en el conocimiento previo sobre la distribución e historias de vida de las especies en los sitios sucesionales estudiados (Martínez-Ramos, datos no publicados).

Tabla 2. Descripción general de los sitios de colecta.

Nombre del Sitio	Edad de abandono (años)*	Características Generales*	Historia de uso del sitio*	Especies dominantes (Dieleman, 2002)
Héctor 1	5.5	Rodeado por sitios de bosque secundario, pastizales y vegetación remanente.	Usado como milpa con una sola cosecha durante 2 ocasiones con un período intermedio de descanso de 16 años	<i>Psychotria tomentosa</i> , <i>Trichospermum galeotti</i> , <i>Zanthoxylum kellermani</i> , <i>Spondias mombin</i> .
Rafa 1	5.5	Rodeado por sitios de selva madura, pastizales y por bosque secundario.	Usado como milpa con una sola cosecha	<i>Acacia hayesii</i> , <i>Cordia alliodora</i> , <i>Cecropia peltata</i> , <i>Psychotria tomentosa</i> , <i>Trichospermum galeotti</i> , <i>Alchornea latifolia</i> , <i>Ochroma pyramidale</i> .
Fermín 4	10	Rodeado por sitios de selva madura y pastizales	Usado como milpa con una sola cosecha durante dos ocasiones, con un período de descanso de 13 años	<i>Acacia hayesii</i> , <i>Cecropia peltata</i> , <i>Psychotria tomentosa</i> , <i>Trichospermum galeotti</i> , <i>Zanthoxylum kellermani</i> , <i>Inga pavoniana</i> .
Hugo	15	Rodeado por sitios sucesionales secundarios, vegetación remanente y pastizales	Usado como milpa con una sola cosecha	<i>Ochroma pyramidale</i> , <i>Spondias mombin</i> , <i>Psychotria brachiata</i> , <i>Psychotria tomentosa</i> , <i>Vatairea lundellii</i> .
Héctor 17	22	Rodeado por sitios sucesionales secundarios, pastizales y por porciones de selva madura	Usado como milpa en una sola cosecha	<i>Acacia hayesii</i> , <i>Bursera simaruba</i> , <i>Spondias mombin</i> , <i>Brosimum alicastrum</i> , <i>Brosimum guianense</i> , <i>Castilla elastica</i> , <i>Inga pavoniana</i> .
Lomo Miguel	No perturbado	Sitio al interior de Montes Azules	_____	<i>Acacia hayesii</i> , <i>Acacia usumacintensis</i> , <i>Castilla elastica</i> , <i>Inga punctata</i> , <i>Trophis racemosa</i> , <i>Guarea glabra</i> , <i>Nectandra reticulata</i> , <i>Brosimum costaricanum</i> , <i>B. alicastrum</i> , <i>Dialium guianense</i> , <i>Psychotria tomentosa</i> , <i>Calophyllum brasiliense</i> .
Entre sabanas	No perturbado	Sitio al interior de Montes Azules	_____	

*Datos tomados de van Breugel *et al.*, 2006

4.2.- VARIABLES AMBIENTALES

Para caracterizar las condiciones ambientales entre las distintas edades sucesionales de las parcelas se midieron las siguientes variables físicas: radiación fotosintéticamente activa (PAR, $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$), porcentaje de apertura del dosel temperatura del aire y del suelo y

contenido volumétrico de agua del suelo (aquí llamado humedad del suelo). Estas mediciones se llevaron a cabo en la época de lluvias, en agosto del 2005. Las variables de PAR, apertura del dosel y temperatura del aire se midieron a un metro del nivel del suelo, mientras que la temperatura y la humedad del suelo se midieron a cinco centímetros de profundidad.

En cada parcela se hicieron las mediciones instantáneas de las variables microclimáticas y se tomaron las muestras de suelo en diez puntos elegidos sistemáticamente de la siguiente manera: en las parcelas de sitios abandonados, de 10 x 50 m, se tomaron dos puntos cada 10 m, a lo largo de un transecto de 50 m. En las parcelas de selva, de 20 x 100 m se tomaron dos puntos cada 20 m, a lo largo de un transecto de 100 m. Las mediciones se hicieron en días con cielo abierto, entre 12:00 y 2:00 p.m.

Las variables microclimáticas fueron registradas con un data logger Campbell CR10X (Campbell Scientific, Inc., Cambridge, UK). Las temperaturas del aire y del suelo se midieron con termistores Campbell T108 C_2 y la luz fotosintéticamente activa se midió con un quantómetro Campbell LI 1905B. La cobertura vegetal se midió en cada punto con un densiómetro cóncavo esférico.

Para calcular el contenido volumétrico de agua en el suelo, en cada uno de los diez puntos de cada parcela se tomaron muestras de los primeros cinco centímetros de suelo con un nucleador. Cada muestra se pesó para obtener el peso fresco y se secó en un horno a 80° C durante 24 horas. Una vez que estuvieron secas, las muestras se volvieron a pesar para obtener el peso seco. El contenido de agua en el suelo se obtuvo al calcular la diferencia entre el peso fresco y el peso seco dividido por el peso seco.

4.3.- OBTENCIÓN DE PLÁNTULAS Y VARIABLES MORFOLÓGICAS

La colecta de plántulas se llevó a cabo en tres períodos: a fines de julio del 2004 durante la época más intensa de lluvias, en noviembre del mismo año al finalizar la época de lluvias y durante julio del 2005.

En cada una de las parcelas se extrajeron del suelo plántulas recién emergidas para obtener el sistema radicular íntegro. Para cada especie se eligieron individuos con cotiledones no senescentes y con al menos dos hojas. Las plántulas fueron extraídas sujetándolas por el tallo a la altura del suelo y cavando cuidadosamente un agujero con una navaja alrededor del tallo, evitando cortar el sistema radicular. Para obtener el sistema radicular, se introdujo la navaja a 45° del suelo, para formar un agujero de forma cónica cuya profundidad fuera alrededor de dos veces la altura de la plántula. Se desecharon las plántulas con raíces incompletas o con muestras de herbivoría o de algún daño mecánico. Una vez etiquetadas se colocaron en una hielera a una temperatura de 4-5 °C aproximadamente, para más tarde ser procesadas en el laboratorio.

Una vez extraídas del suelo, las raíces de cada individuo se enjuagaron con agua corriente. Más tarde se hicieron mediciones de la longitud total del tallo y su profundidad máxima de enraizamiento con un vernier. El criterio usado para distinguir el inicio del sistema radicular fue el cambio en la coloración de las raíces y/o la presencia de raíces laterales y en el caso de las especies con cotiledones de reserva no fotosintéticos localizados por debajo o al nivel del suelo, el inicio de la raíz se ubicó justo por debajo de los cotiledones.

Posteriormente se separaron las hojas, el sistema radicular y el tallo. Las hojas se colocaron entre dos charolas de vidrio para obtener una imagen digital plana. Las raíces se colocaron en una charola de vidrio con agua para separarlas. En los casos en los que no fue posible separar las raíces, éstas se cortaron con una navaja sobre la charola. Tanto las hojas como las raíces se escanearon a color con un escáner de alta resolución (HP Laserjet 3670) a una escala 1:1. Las hojas fueron escaneadas a una resolución de 100 ppm y las raíces a 300 ppm.

Una vez obtenidas las imágenes digitales, las hojas, raíces y tallos de cada individuo fueron colocados en bolsas de papel y se secaron en un horno durante 48 horas a 80 °C para obtener su peso seco.

Las imágenes obtenidas se editaron mediante el programa Adobe Photoshop 6.0 (Adobe Systems Incorporated, 2000) para transformarlas a blanco y negro y con formato "bitmap" y se analizaron mediante el programa de computadora Rootedge (Thomas y Ewing, 1996) para obtener la longitud total del sistema radicular de cada individuo así como su área foliar. A partir de estos datos se calcularon las siguientes variables:

1.- Área Foliar Específica (AFE), es el cociente entre el área y el peso foliar y es una medida indirecta del grosor de las hojas. Refleja en términos morfológicos la superficie de captura de luz que una planta es capaz de desplegar en relación a la biomasa asignada a las hojas (Hunt, 1982). Fisiológicamente, este parámetro es la eficiencia de retorno de carbono por carbono invertido en la hoja (Reich *et al.*, 1999).

$$AFE = AF / PF$$

AF= área foliar
PF= peso foliar

2.-Longitud Radicular Específica (LRE), que es el análogo del área foliar específica en las raíces y se refiere a la relación entre la longitud radicular total y el peso radicular. Es un indicador de la eficiencia de captura de agua y/o nutrientes del suelo en términos de su capacidad de desplegar superficie radicular por cada unidad de biomasa asignada a las raíces (Comas y Eissenstat, 2004):

$$LRE = LRT / PR$$

LRT= Longitud radicular total
PR= Peso radicular

3.-Relación raíz/vástago (R / V), que es una medida del patrón de asignación de biomasa a estructuras de captura de agua y nutrientes respecto a estructuras de captura de luz y asimilación de carbono (Hunt, 1982):

$$R / V = PR / (PF + PTa)$$

PF+ PTa= Peso seco de la parte aérea de la planta (tallo + hojas).

4.-Fracción de Área Foliar (LAR), que es la cantidad de área foliar producida por unidad del peso seco total de la planta, y refleja el tamaño de la superficie de captura de luz y asimilación de carbono en relación a la biomasa de la planta (Chiariello *et al.*, 1989):

$$\text{LAR} = \text{AF} / \text{PT}$$

5.-Profundidad máxima de enraizamiento entre área foliar (PMR/AF), que refleja la eficiencia de las plantas para desplegar sus raíces en sentido vertical en relación a su superficie de pérdida de agua y asimilación de carbono (Paz, 2003).

6.- Relación longitud radicular total/área foliar (LR/AF), que indica la relación entre el despliegue de órganos de captura de luz y carbono y de órganos de captura de agua y nutrimentos en términos de superficie (Paz, 2003).

4.4 ANÁLISIS ESTADÍSTICOS

Todos los análisis estadísticos se realizaron con el programa JMP 5.1. (SAS Institute, 2004).

En los casos que fue necesario, para cumplir con los supuestos estadísticos del análisis paramétrico, los datos fueron transformados a logaritmos para ser normalizados y homogeneizar varianzas.

4.4.1.- Perfiles funcionales a lo largo de la cronosecuencia

Para probar si existe correlación entre los atributos de las especies y la edad sucesional, se utilizaron regresiones lineales ponderadas. Para cada especie y atributo morfológico se calculó el promedio del total de las plántulas colectadas, independientemente de la edad sucesional en las que éstas fueron colectadas. Además, con base en estudios previos sobre la comunidad de plántulas en estos sitios (Martínez-Ramos y Rodríguez-Velázquez, datos no publicados), se calculó la abundancia relativa de cada especie para ponderar este valor en las regresiones. Dicho estudio muestreó la abundancia de plántulas en los mismos sitios durante marzo, mayo y octubre del 2004 en un área de 20 m² por sitio. Se consideró a la

abundancia relativa de la especie (i) en el sitio (j), como el número de plántulas de cada especie en relación al total de plántulas encontradas en el sitio:

$$\text{Abundancia relativa} = N_{ij} / N_{tj}$$

N_i = Número de plántulas de la especie (i) en el sitio (j)

N_{tj} = Número total de plántulas del sitio (j)

Para explorar si los perfiles de variación morfológica en la comunidad a lo largo del gradiente sucesional se deben al reemplazo de especies con diferentes estrategias o a ajustes plásticos de los individuos al gradiente sucesional, o a ambos, se estudiaron las respuestas de las plántulas a dos niveles: en primer lugar se compararon las variables entre especies pioneras, intermedias y tolerantes independientemente del sitio donde fueron colectadas y en segundo lugar se compararon las respuestas plásticas de especies que fueron colectadas en más de un sitio a lo largo de la cronosecuencia. En este análisis, si la variación funcional entre grupos sucesionales y además el cambio plástico ocurren ambos en la misma dirección que el perfil de toda la comunidad a lo largo de la cronosecuencia, se considera que ambos factores contribuyen al perfil funcional a lo largo de la sucesión.

4.4.2.- Estrategias de regeneración

Para comparar las diferencias entre especies pioneras, intermedias y tolerantes se usó análisis de varianza de una vía, tomando a la estrategia de regeneración (pionera, intermedia o tardía) como factor de comparación, y a cada atributo medido como la variable de respuesta. En estos análisis un punto representa el valor promedio del atributo por especie tomando en cuenta todas las plántulas colectadas independientemente del sitio.

4.4.3.- Plasticidad (variación intra-específica)

Los patrones de variación morfológica al interior de las especies, debidos al cambio en las variables físicas a lo largo del gradiente sucesional, se exploraron a dos niveles; 1) para cada especie y 2) para el conjunto de especies buscando tendencias generalizadas.

En primer lugar, se tomaron en cuenta a las especies que fueron colectadas en los sitios con edades sucesionales extremas, tanto tempranos (5.5 años) como tardíos (22 años y selva madura), obteniendo un total de 11 especies (Tabla 3). Para explorar la respuesta plástica de cada especie a la edad sucesional se utilizaron pruebas de t-student, asumiendo heterogeneidad de varianzas. Debido a la gran cantidad de pruebas hechas para cada variable morfológica (con 11 especies), para probar cada hipótesis se utilizó la corrección de Bonferroni (Curtin, y Schulz, 1998), que permite mantener un nivel de error constante al realizar múltiples pruebas. De esta manera cada prueba de t fue juzgada como significativa con un error global del 5% cuando el valor ajustado de probabilidad fue $p < 0.0047$.

Tabla 3. Especies colectadas en sitios de dos edades contrastantes (temprana: 5.5 años y tardía: 22 años y selva madura).

Especie	Edad del sitio donde se colectó
<i>Acacia hayesii</i>	5.5 años y selva madura
<i>Alchornea latifolia</i>	5.5 y 22 años
<i>Brosimum costaricanum</i>	5.5 años y Selva madura
<i>Bursera simaruba</i>	5.5 años y Selva madura
<i>Castilla elastica</i>	5.5 años y Selva madura
<i>Cordia alliodora</i>	5.5 y 22 años
<i>Spondias Bombin</i>	5.5 años y Selva madura
<i>Tabernaemonana alba</i>	5.5 y 22 años
<i>Vatairea lundellii</i>	5.5 años y Selva madura
<i>Xylopia frutescens</i>	5.5 años y Selva madura
<i>Zanthoxylum procerum</i>	5.5 y 22 años

Para explorar la existencia de una respuesta plástica generalizada (independientemente de la especie) al gradiente sucesional, se calcularon dos índices de plasticidad complementarios por especie. El primero se calculó contrastando los valores fenotípicos entre los ambientes sucesionales extremos (5 años y 22, 100 años), para las once especies previamente seleccionadas (Tabla 3), llamado "Índice de plasticidad entre ambientes sucesionales extremos" y el segundo contrastando los valores fenotípicos máximo y mínimo detectados dentro de cada especie, aquí llamado "Índice de plasticidad máxima" *sensu* Valladares *et al.*, 2006.

El índice de plasticidad entre ambientes sucesionales extremos se calculó dividiendo el cambio en la variable morfológica al comparar entre las edades temprana y tardía sobre el incremento en la variable física (PAR y humedad del suelo) al comparar estas edades (ver eq. 1, para el caso del AFE y el PAR).

$$\text{Eq. 1.} \quad ? (\text{AFE}/\text{PAR})_{\text{sp } 1} = \frac{\text{promedio AFE}_{\text{sp } 1} (5 \text{ años}) - \text{promedio AFE}_{\text{sp } 1} (22 \text{ y } 100 \text{ años})}{\text{promedio PAR} (5 \text{ años}) - \text{promedio PAR} (22 \text{ ó } 100 \text{ años})}$$

El índice de plasticidad máxima (*sensu* Valladares *et al.*, 2006), se calculó para un total de 14 especies colectadas en tres o más sitios siguiendo la eq. 2 (en este caso aplicada a AFE y la variable ambiental PAR):

$$\text{Eq. 2.} \quad ? (\text{AFE}/\text{PAR}) = \frac{\text{Max valor AFE}_{\text{sp } 1} - \text{Min valor AFE}_{\text{sp } 1}}{\text{promedio PAR} (\text{sitio max}) - \text{promedio PAR} (\text{sitio min})}$$

Donde, Max, Min se refieren a los valores promedio máximos y mínimos de AFE encontrados entre el conjunto de sitios muestreados y promedio PAR (max, min) se refieren a los valores promedio de PAR medidos en los sitios con los valores máximo y mínimo de AFE, respectivamente. La lista de las especies incluidas se presenta en la Tabla 4.

Tabla 4.- Especies colectadas en tres o más sitios con distinta edad sucesional

Especie	Edad de los sitios donde se colectó
<i>Acacia hayesii</i>	5.5, 10, 22 años y selva madura
<i>Alchornea latifolia</i>	5.5, 100 y 22 años
<i>Brosimum costaricanum</i>	5.5, 10, 22 años y selva madura
<i>Brosimum guianense</i>	10, 22 años y selva madura
<i>Bursera simaruba</i>	5.5, 10, 15, 22 años y selva madura
<i>Castilla elastica</i>	5.5, 10, 22 años y selva madura
<i>Cordia alliodora</i>	5.5, 10, 15, 22 años
<i>Inga pavoniana</i>	10, 22 años y selva madura
<i>Oreopanax peltatus</i>	5.5, 10, 15 años
<i>Spondias Bombin</i>	5.5, 10, 15, 22 años y selva madura
<i>Tabernaemontana alba</i>	5.5, 10, 22 años y selva madura
<i>Vatairea lundellii</i>	5.5, 15, 22 años y selva madura
<i>Xylopia frutescens</i>	5.5, 15 años y selva madura
<i>Zanthoxylum procerum</i>	5.5, 15 y 22 años.

Para cada variable morfológica y ambiental evaluada con ambos índices, se determinó la existencia de una respuesta plástica generalizada (independientemente de la especie), cuando el valor promedio de los índices de plasticidad difirió significativamente del valor cero al utilizar una prueba de T.

4.4.4. Covariación entre atributos funcionales: correlaciones pareadas y análisis multivariados.

Para detectar correlaciones entre pares de atributos que nos informen sobre las conexiones funcionales y la integridad entre los mismos, se calculó el promedio de los valores de los atributos estudiados para cada especie y se usó el análisis de correlación de Pearson. Del conjunto de atributos calculados (ver sección 4.3 de la metodología) se seleccionaron tres que fueran clave en las estrategias de uso de recursos de las especies tanto por abajo como por arriba del suelo: 1) Longitud Radicular Total/Área Foliar: que refleja la eficiencia de captura de recursos por abajo o por arriba del suelo, 2) Profundidad máxima de enraizamiento/Área Foliar, refleja la relación entre la profundidad que alcanzan las raíces en el suelo por el área foliar que sostienen, 3) Profundidad máxima de enraizamiento (PMR), refleja la profundidad a la que las plántulas son capaces de desplegar sus raíces para obtener recursos del suelo. A partir de estos se probaron correlaciones con otros tres atributos que potencialmente influyen sobre los tres primeros atributos: Área Foliar Específica (AFE), Longitud Radicular Específica (LRE) y Relación biomasa subterránea/Biomasa aérea (R/V). Del total de correlaciones posibles, se seleccionó un grupo de 13 correlaciones que reflejaran las estrategias de uso de recursos de las especies (Tabla 5).

Para encontrar patrones de variación múltiple entre los seis atributos antes mencionados y para explorar los gradientes funcionales entre las especies, se realizó un análisis de componentes principales, utilizando la rotación VERIMAX para maximizar la correlación entre los ejes componentes y las variables morfológicas originales. La existencia de grupos funcionales se exploró mediante análisis de grupos, usando el criterio de cambios

abruptos en los índices de distancia euclidiana a lo largo del dendrograma (conocido como criterio para establecer "grupos naturales").

Tabla 5. Conjunto de correlaciones probadas para explicar el uso de los recursos en las especies. Abreviaturas: **LR/AF**: Relación entre la longitud radicular total y el área foliar. **PMR/AF**: Relación entre la Profundidad Máxima Radicular y el área foliar. **PMR**: Profundidad máxima radicular. **R/V**: Relación biomasa subterránea/biomasa aérea. **LRE**: Longitud Radicular Específica. **AFE**: Área Foliar Específica.

Atributo 1	Atributo 2
LR / AF	AFE
LR / AF	LRE
LR / AF	R / V
PMR / AF	AFE
PMR / AF	LRE
PMR / AF	R / V
PMR	AFE
PMR	LRE
PMR	R / V
PMR	LR / AF
R / V	AFE
R / V	LRE
LRE	AFE

5. RESULTADOS

5.1. VARIACIÓN MORFOFUNCIONAL DE PLÁNTULAS A LO LARGO DEL GRADIENTE SUCESIONAL

5.1.1. Variables físicas a lo largo de la cronosecuencia

En general se encontraron los cambios predichos en las variables físicas a lo largo del gradiente sucesional. Se encontró que la temperatura del aire, la del suelo, la apertura del dosel y el PAR tienden a disminuir con la edad sucesional, y la humedad del suelo tiende a incrementarse. Estas correlaciones sin embargo, fueron relativamente débiles (valores de P entre 0.09 y 0.05), debido al reducido número de sitios evaluados.

Un caso interesante es el sitio de 15 años, que tiene características similares a los sitios más tempranos, debido a que en este sitio la especie más abundante, *Ochroma pyramidale*, presentó una alta mortalidad, lo que generó una apertura en el dosel que a su vez permitió más entrada de luz, se incrementó la temperatura y disminuyó la humedad en el suelo (Fig. 2).

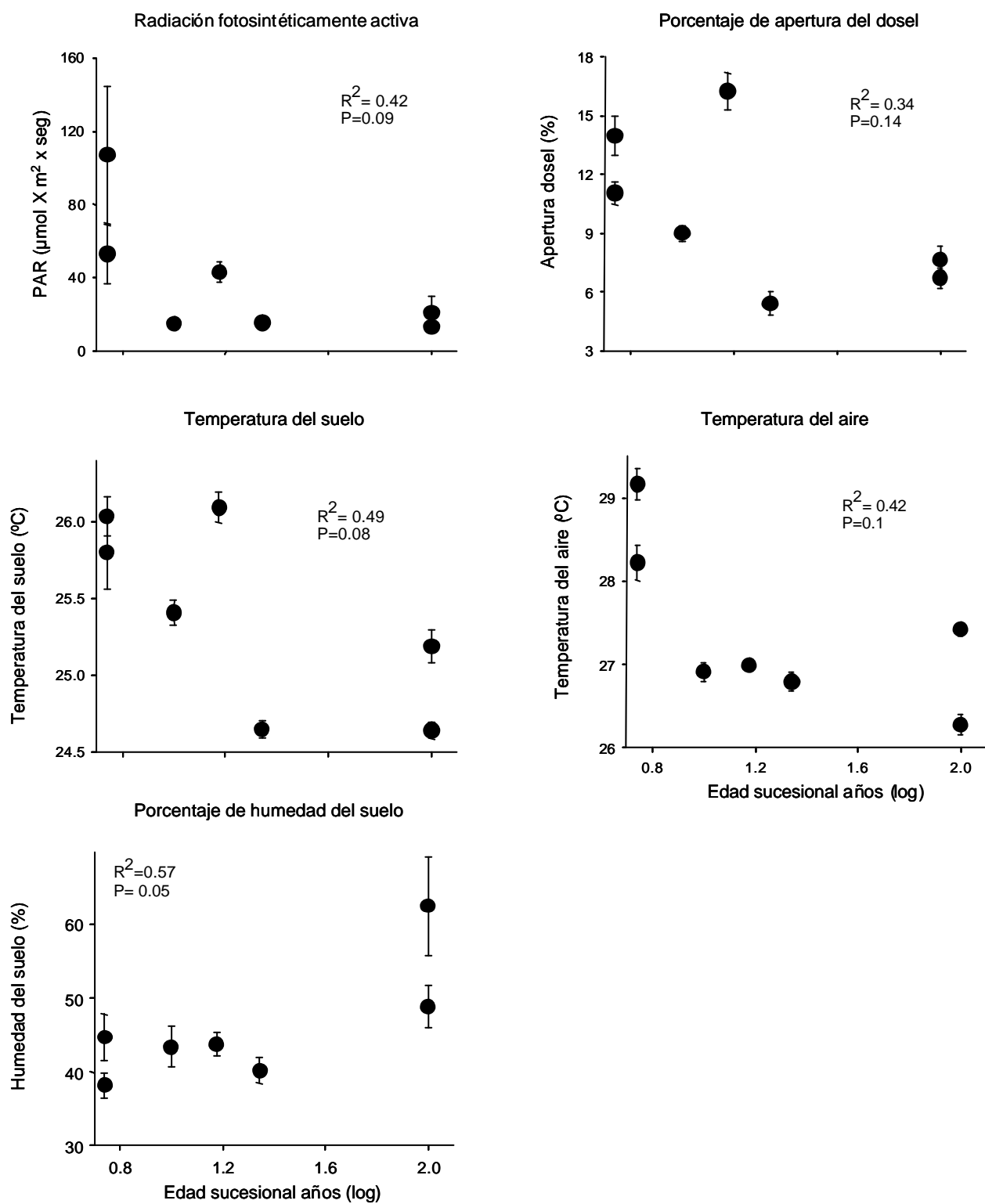


Figura 2. Variables ambientales a lo largo de la cronosecuencia de campos abandonados. Las barras representan el error estándar. Se muestra el coeficiente de determinación (R^2) y la significancia (P), a partir de la regresión lineal.

5.1.2. Perfiles morfo-funcionales a lo largo de la cronosecuencia; comparación entre estrategias de regeneración y respuestas plásticas.

El perfil funcional de la comunidad de plántulas cambió con la secuencia sucesional de la manera predicha, aunque con una gran variación para todos los atributos funcionales examinados (valores de R^2 relativamente bajos, variando desde 0.12 hasta 0.28, Tabla 6). Al examinar los valores residuales de cada regresión se detectaron algunos puntos extremos; especialmente, valores correspondientes a especies pioneras colectadas en sitios sucesionales tempranos (por ejemplo, ver Figura 3a). Sin embargo, al eliminar del análisis los puntos extremos para cada variable, las relaciones detectadas originalmente continuaron siendo significativas y exhibieron niveles de R^2 similares (Ver Tabla 3, Anexo). El mismo caso se encontró al probar las regresiones sin ponderar por la abundancia de las especies (Tabla 4, Anexo). En resumen, los patrones de cambio detectados para las variables morfo-funcionales de las plántulas a lo largo del gradiente sucesional parecen ser señales relativamente débiles, pero estadísticamente robustas.

Asimismo, al evaluar diferencias morfológicas entre los grupos sucesionales, se detectó evidencia significativa a favor de la mayoría de las predicciones funcionales planteadas. Notablemente, al examinar las respuestas plásticas, si bien se observó cierto nivel de variación fenotípica, en general no se detectaron cambios plásticos direccionales en respuesta a las variables físicas o la edad sucesional. A continuación se describen en detalle los resultados para el análisis de las variables morfo-funcionales examinadas.

Morfología subterránea

En apoyo a la hipótesis planteada, se encontró que las plántulas presentan raíces más finas en ambientes sucesionales tempranos y que van engrosando con el gradiente sucesional (Fig. 3). En ambientes sucesionales tempranos en promedio, las plántulas presentaron raíces con mayor despliegue de superficie de absorción por unidad de biomasa invertida (LRE) -más delgadas- y estas fueron más gruesas en etapas sucesionales tardías ($P = 0.0001$) (Fig. 3a, Tabla 6). Esta respuesta fue encontrada también al comparar las

estrategias sucesionales, ya que las especies pioneras presentaron en promedio, raíces con mayor longitud radicular específica (LRE) que las especies intermedias y tolerantes ($F_{2, 33} = 5.35$; $P = 0.009$) (Fig. 4a, Tabla 7). Sin embargo, a nivel intra-específico, no se detectaron cambios plásticos direccionales en esta variable con la edad sucesional ni con las variables físicas para ninguna especie. Por un lado, los promedios de LRE para individuos colectados en sitios tempranos vs. tardíos no difirieron para siete especies, fueron mayores en sitios tempranos que en tardíos para tres especies, y menores en tempranos que tardíos en una especie (Tabla 8, Fig. 5). Por otro lado, el valor promedio del índice de plasticidad para el conjunto de especies no difirió de cero para ninguna combinación de variable morfológica y ambiental. Esto ocurrió, tanto para el índice de plasticidad entre ambientes sucesionales extremos (derivado al considerar el cambio ambiental máximo en la cronosecuencia sucesional -especies colectadas en 5 años vs. 100 años-), así como para el índice de plasticidad máxima (que considera el cambio fenotípico máximo entre todas las edades sucesionales; Tabla 9 y Tabla 10, respectivamente).

Morfología aérea

En cuanto a los atributos relacionados con el despliegue de superficies por arriba del suelo, se encontró que la fracción del área foliar (LAR) disminuyó significativamente con la edad sucesional ($P = 0.0001$) (Fig. 3b), además de que esta variable presentó valores más altos en especies pioneras que intermedias y tolerantes ($F_{2, 33} = 7.67$; $P = 0.002$) (Fig. 4b). Ambos resultados indicaron una clara respuesta inter-específica al gradiente sucesional (Tablas 6 y 7). Sin embargo, la respuesta intra-específica al gradiente sucesional no fue tan clara. Por un lado, los promedios de LAR para individuos colectados en sitios tempranos vs. tardíos no difirieron para ocho especies, disminuyeron de sitios tempranos a tardíos en tres y en ninguna especie se detectó evidencia a favor de la hipótesis de un aumento de LAR hacia sitios tardíos (Tabla 8, Fig. 5). Por otro lado, el valor promedio del índice de plasticidad entre ambientes sucesionales extremos no difirió de cero para ninguna combinación de esta variable con el PAR o la humedad del suelo (Tabla 9). Asimismo, al considerar el índice de

plasticidad máxima, tampoco se detectó ningún cambio fenotípico generalizado para las especies a ninguna de las variables ambientales (Tabla 10).

Como se esperaba, el área foliar específica promedio de la comunidad de plántulas disminuyó significativamente con la edad sucesional ($P = 0.003$) (Fig. 3c), y cambió con la estrategia sucesional de las especies, con valores más altos en pioneras, en relación a las intermedias y tolerantes ($F_{2, 33} = 6.57$; $P = 0.004$) (Fig. 4c). En contraste, a nivel intra-específico los promedios de AFE para individuos colectados en sitios tempranos vs. tardíos no difirieron en ocho especies y disminuyeron de sitios tempranos a tardíos en tres. Sin embargo, no se detectó ninguna especie con valores de AFE mayores en sitios tardíos que en tempranos, como se estableció en la hipótesis (Tabla 8, Fig. 5). En cuanto al índice de plasticidad entre edades sucesionales extremas, no se detectó que el AFE disminuyera o se incrementara con los cambios en el PAR o la humedad del dosel (Tabla 9). Los mismos resultados se encontraron al considerar el índice de plasticidad máxima (Tabla 10).

Morfología subterránea y aérea

No se detectó ninguna evidencia de que el cociente de asignación de biomasa a raíz: parte aérea cambie a lo largo del gradiente sucesional ($P = 0.102$) (Fig. 3d), y este parámetro tampoco difirió entre estrategias sucesionales (pioneras, intermedias y tolerantes) ($F_{2, 33} = 0.35$; $P = 0.708$) (Fig. 4d). A nivel intra-específico tampoco hubo evidencia clara de relaciones significativas entre este atributo y las variables ambientales o la edad sucesional. Por un lado, los promedios de la asignación de biomasa a raíz para individuos colectados en sitios tempranos vs. tardíos no difirieron para ocho especies, aumentaron hacia sitios tardíos en una especie y disminuyeron dos especies (Tabla 8, Fig. 5). Por otro lado, ninguno de los índices de plasticidad tomando en cuenta todas las especies en conjunto, difirieron de cero.

En términos de su morfología, en sitios tempranos, las plántulas presentaron mayor superficie de absorción de recursos por abajo del suelo en relación a su superficie de captura de luz (Longitud radicular total/ área foliar) y este parámetro disminuyó hacia etapas sucesionales tardías ($P = 0.0001$) (Fig. 3e). Asimismo, las especies pioneras presentaron

valores más altos de este cociente que las especies tolerantes ($F_{2, 33} = 8.8$, $P = 0.0009$) (Fig 4e). A nivel intra-específico el cociente LR/AF no difirió significativamente entre sitios tempranos y tardíos para la mayoría de las especies. Sólo en el caso de *Zanthoxylum*, las plántulas colectadas en sitios tempranos tuvieron valores más bajos de LR/AF que las colectadas en sitios tardíos (Tabla 8, Fig. 5). Además, no se encontró evidencia de una respuesta plástica generalizada al tomar en cuenta todas las especies, ya que el valor promedio de ambos índices de plasticidad no difirió de cero para ninguna variable ambiental.

Por último, se encontraron valores mayores del cociente entre la profundidad máxima radicular y el área foliar (PMR/AF) para las especies en etapas tempranas que en las etapas tardías del gradiente sucesional. ($P = 0.007$) (Fig. 3f), además de que este valor fue mayor en especies pioneras que en intermedias y tolerantes ($F_{2, 33} = 9.7$; $P = 0.0005$) (Fig. 4f). A nivel intra-específico, la evidencia de respuestas plásticas con el gradiente sucesional fue casi nula, al igual que con el cociente LR/AF. Se detectaron diferencias significativas entre sitios sucesionales sólo para una especie de once (*Zanthoxylum*) (Tabla 8, Fig. 5) y ninguno de los índices de plasticidad indicó una respuesta plástica generalizada para el conjunto de especies con ninguna variable ambiental (Tablas 9 y 10).

Tabla 6. Regresiones lineales ponderadas de atributos morfo-funcionales en la comunidad de plántulas a lo largo del perfil sucesional.

Variable	g.l.	R²	P
Relación biomasa subterránea/ biomasa aérea	58	0.05	0.102
Área foliar específica	58	0.15	0.003
Longitud radicular específica	58	0.27	0.0001
Fracción de área foliar	58	0.28	0.0001
Longitud radicular total / área foliar	58	0.25	0.0001
Profundidad máxima radicular / área foliar	58	0.12	0.007

Tabla 7. ANDEVAs de los atributos morfo-funcionales de plántulas en relación a la estrategia de regeneración de las especies (Pioneras, Intermedias y Tolerantes)

Variable	N	F	P
Longitud radicular específica	36	5.35	0.009
Fracción del área foliar	36	7.67	0.002
Área foliar específica	36	6.57	0.004
Relación biomasa subterránea/ biomasa aérea	36	0.35	0.710
Longitud radicular total /área foliar	36	8.83	0.001
Profundidad Máxima Radicular / área foliar	36	9.7	0.0005

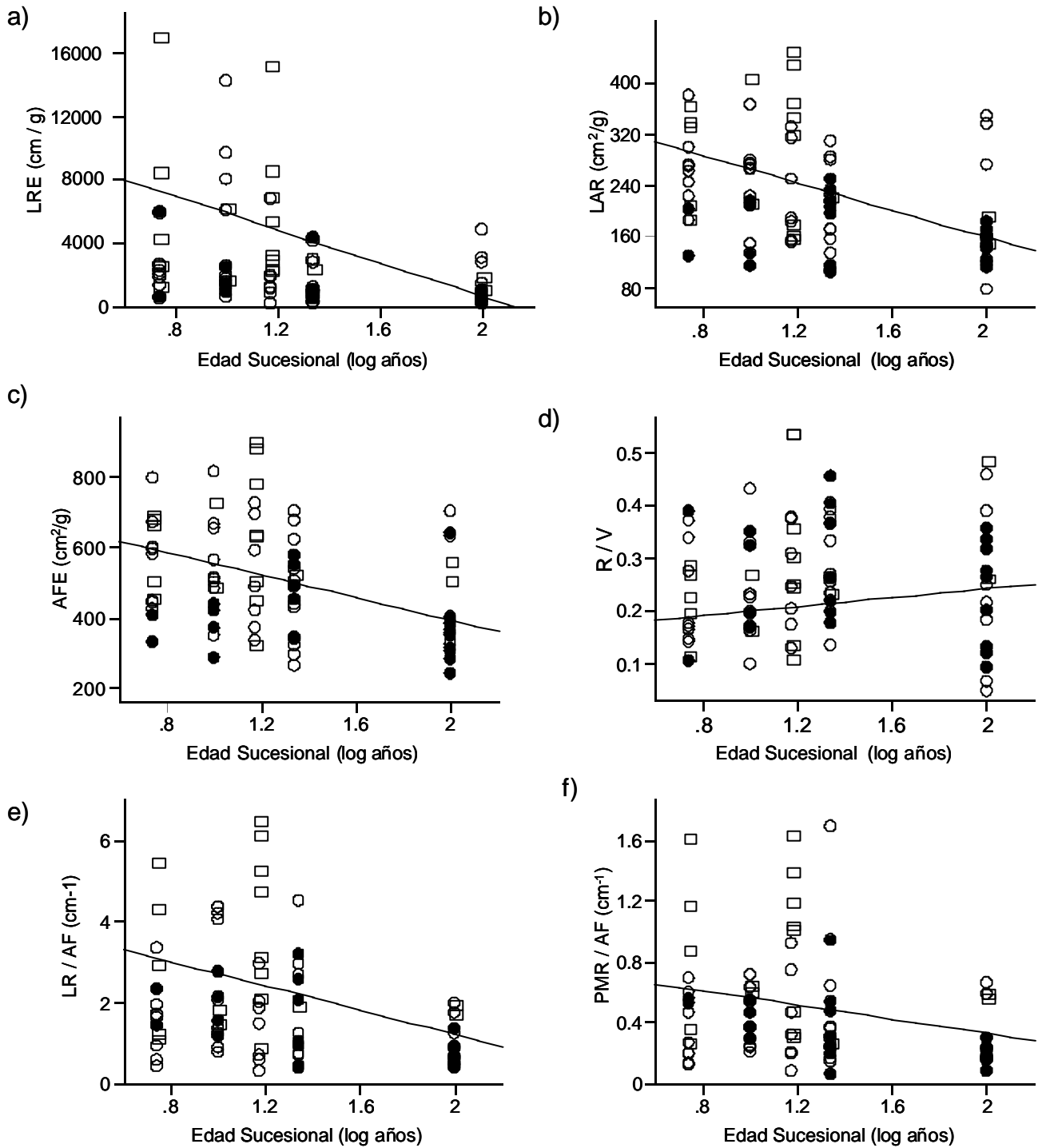


Figura 3. Variación en los atributos morfo-funcionales de las especies a lo largo de una cronosecuencia sucesional. Los símbolos representan la estrategia sucesional de cada especie: Los rectángulos representan a las especies pioneras, los círculos abiertos a las intermedias y los círculos negros a las tolerantes. La línea representa la regresión lineal ponderada. Abreviaturas: **R/V**: relación raíz/vástago; **AFE**: Área Foliar Específica, **LRE**: Longitud Radicular Específica, **LAR**: Fracción de Área Foliar, **LR/AF**: Relación Longitud Radicular Total/Área Foliar, **PMR/AF**: Profundidad máxima radicular/Área Foliar.

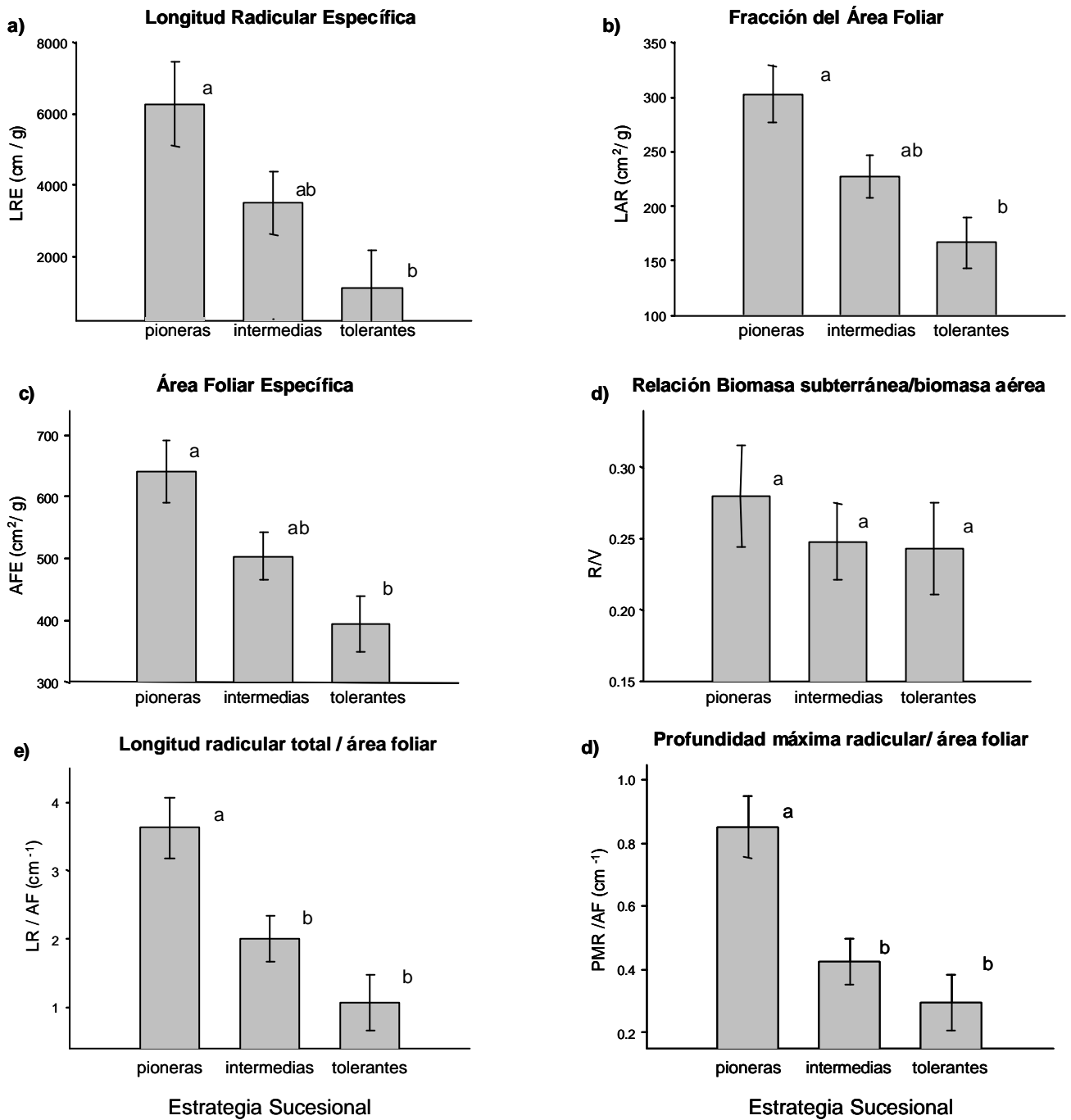


Figura 4. Valores promedio de los atributos morfo-funcionales entre grupos sucesionales. Letras diferentes en cada gráfica representan diferencias significativas entre promedios de acuerdo a la prueba honesta de Tukey. Las líneas verticales en cada barra representan el error estándar.

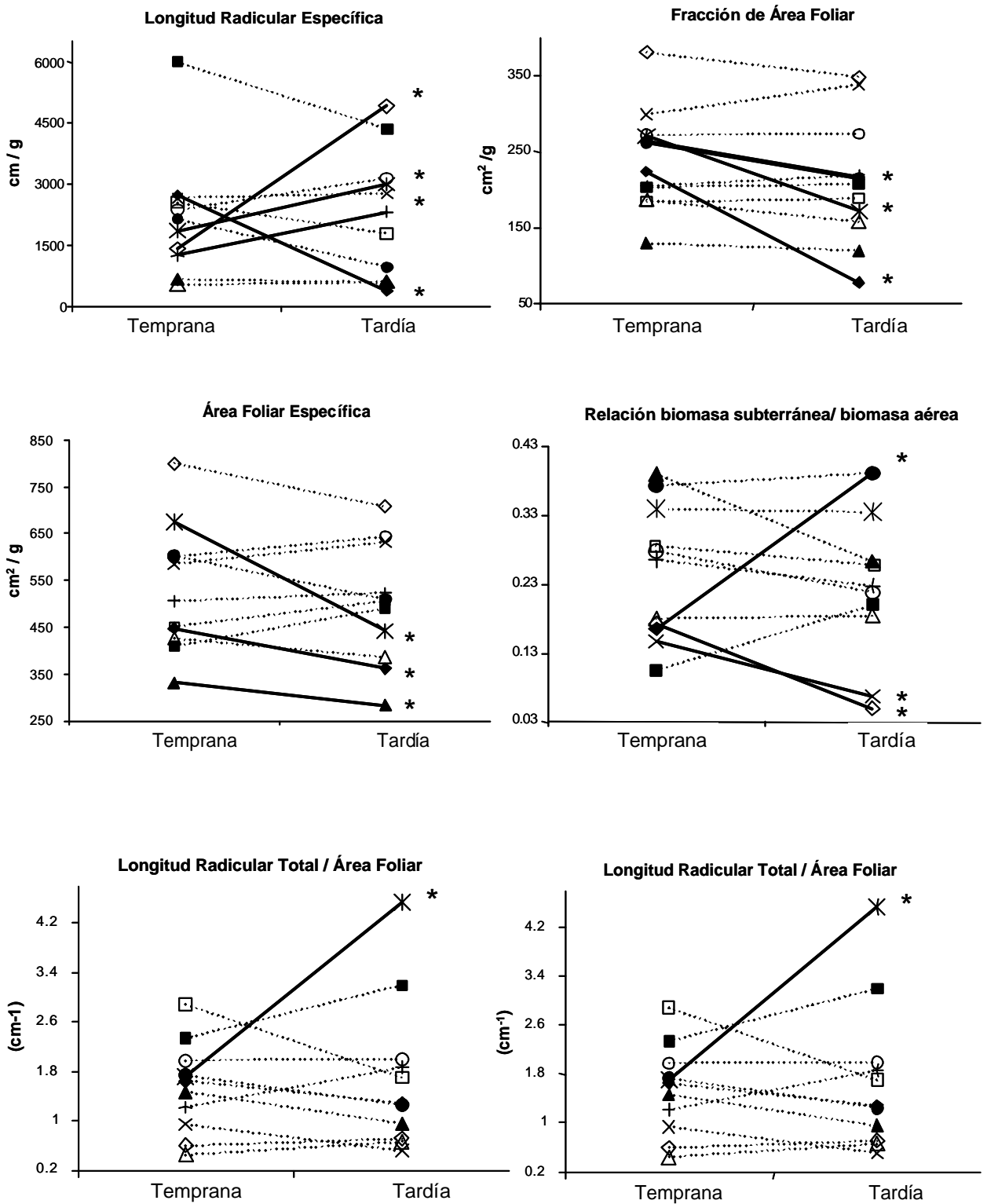


Figura 5. Valores promedio de los atributos morfofuncionales de once especies colectadas en dos edades contrastantes: temprana (5.5 años) y tardía (22 ó 100 años). Las líneas continuas y los asteriscos representan las diferencias significativas entre los promedios de las especies. Las líneas punteadas representan las especies para las que no se detectaron diferencias. Especies: ? *Acacia hayesii*, ! *Alchornea latifolia*, ? *Brosimum costaricanum*, × *Bursera simaruba*, ? *Castilla elastica*, ? *Cordia alliodora*, ? *Spondias mombin*, + *Tabernaemontana alba*, ? *Vatairea lundellii*, ? *Xylopia frutescens*, ✕ *Zantoxylum procerum*.

Tabla 8. Valores promedio de las variables morfo-funcionales de once especies colectadas en sitios tempranos y tardíos. Se muestra el error estándar, así como la dirección observada del cambio entre los promedios y su significancia mediante los valores de la prueba de t-student y P, respectivamente. Los valores en negritas indican los casos en los que la prueba fue significativa con una probabilidad de $P < 0.0047$ (ver metodología). Abreviaturas: **LRE:** Longitud Radicular Específica, **LAR:** Fracción de Área Foliar, **AFE:** Área Foliar Específica, **R / V:** relación raíz/vástago, **LR/AF:** Relación Longitud Radicular Total/Área Foliar, **PMR/AF:** Profundidad máxima radicular/Área Foliar. Especies: **Aca1:** *Acacia hayesii*, **Alla:** *Alchornea latifolia*, **Brco:** *brosimum costaricanum*, **Busi:** *Bursera simaruba*, **Cael:** *Castilla elastica*, **Coal:** *Cordia alliodora*, **Spmo:** *Spondias mombin*, **Taal:** *Tabernaemontana alba*, **Valu:** *Vatairea Lundellii*, **Xyfr:** *Xylopia frutescens*, **Zantox:** *Zanthoxylum procerum*.

Especie	R/V		AFE		LRE		LAR		LR/AF		PMR/AF	
	temprana	tardía	temprana	Tardía	temprana	tardía	temprana	tardía	temprana	tardía	temprana	tardía
Aca1												
Promedio	0.17	0.39	447.5	361.6	2717.08	364.8	224.8	78.3	1.65	1.28	0.27	0.67
error	0.013	0.08	10.6	18.5	306.3	49.4	7.26	6.4	0.13	0.23	0.02	0.21
t	4.41		-4.24		-4.85		.12.09		-1.45		2.87	
p	0.0005		0.0007		0.002		0.0001		0.16		0.01	
Alla												
Promedio	0.11	0.2	409.6	489.2	5994.5	4374.5	204.1	207.9	2.34	3.19	0.56	0.94
error	0.014	0.05	22.4	66.08	994.2	1818	15.5	20.8	0.25	1.27	0.07	0.27
t	2.47		1.49		-0.8		0.13		1.05		1.98	
p	0.03		0.16		0.43		0.89		0.31		0.07	
Brco												
Promedio	0.39	0.26	331.8	282.9	667.7	562.8	130.2	120.8	1.47	0.95	0.53	0.3
error	0.03	0.03	8.78	8.09	63.7	54.5	6.9	7.82	0.17	0.12	0.07	0.05
t	-3.05		-4.03		-1.22		.0.89		-2.42		-2.7	
p	0.006		0.0007		0.24		0.38		0.02		0.01	
Busi												
Promedio	0.15	0.07	584.6	631.8	2673.7	2789.1	299.8	338.8	0.94	0.51	0.2	0.18
error	0.016	0.005	21.41	20.5	439.4	250.86	17.1	17.5	0.126	0.047	0.02	0.03
t	-3.8		1.5		0.2		1.54		-2.74		0.7	
p	0.0009		0.14		0.84		1.13		0.01		0.48	
Cael												
Promedio	0.3	0.22	599.4	642.7	2371.8	3150.1	272.6	273.4	1.97	1.99	0.19	0.18
error	0.029	0.02	39.8	13.5	237.5	266.3	26.85	11.67	0.31	0.14	0.03	0.02
t	-1.71		1.11		2.13		0.03		0.046		-0.58	
p	0.1		0.28		0.046		0.97		0.96		0.57	

Coal												
Promedio	0.37	0.39	602.8	509.4	2144.2	970.7	263.2	216.2	1.73	1.25	0.69	0.65
error	0.072	0.02	78.9	44.25	415.7	73.9	10.4	7.06	0.22	0.093	0.07	0.05
t	0.24		-1.01		-2.7		-3.7		-1.91		-0.51	
p	0.81		0.33		0.01		0.001		0.07		0.62	
Spmo												
Promedio	0.17	0.05	800.1	706.7	1432.5	4914.4	381.2	348.9	0.58	0.71	0.13	0.16
error	0.019	0.007	33.6	93.6	127.5	809.9	21.3	56.6	0.11	0.15	0.02	0.03
t	-5.5		-1.007		4.65		-0.57		0.66		0.95	
p	0.0001		0.33		0.0002		0.57		0.52		0.35	
Taal												
Promedio	0.27	0.23	504.85	523.4	1237.4	2319.1	205.6	219.4	1.22	1.87	0.26	0.26
error	0.03	0.02	16.4	0.02	143.7	305.4	10.77	6.97	0.15	0.22	0.027	0.026
t	-1.18		0.81		3.4		1.03		2.5		0.05	
p	0.25		0.43		0.003		0.31		0.02		0.96	
Valu												
Promedio	0.18	0.18	427	385.2	537.8	598.9	186.2	158.8	0.44	0.67	0.14	0.19
error	0.01	0.01	10.9	19.6	97.1	79.4	5.95	12.1	0.09	0.13	0.03	0.05
t	0.28		-1.86		0.48		-2.04		1.34		0.95	
p	0.78		0.07		0.63		0.05		0.19		0.35	
Xyfr												
Promedio	0.28	0.26	451	505.4	2557.5	1799	184.3	189.1	2.87	1.71	0.55	0.86
error	0.04	0.05	13.04	42.9	272.6	345.4	9.93	6.76	0.33	0.23	0.09	0.08
t	-0.35		1.64		-1.54		0.28		-2.11		-1.83	
p	0.73		0.12		0.14		0.78		0.05		0.08	
Zantox												
Promedio	0.34	0.33	673.9	442.1	1858.4	3015.7	271.2	172.9	1.71	4.54	0.47	1.69
error	0.06	0.03	27.3	24.4	125.2	322.5	11.72	14.25	0.14	0.62	0.06	0.32
t	-0.12		-6.3		3.4		-5.4		4.61		3.86	
p	0.9		0.001		0.002		0.0001		0.0002		0.001	

Tabla 9.- Valor promedio del Índice de plasticidad de las especies entre ambientes sucesionales extremos, evaluado para incrementos de las variables ambientales PAR, y humedad del suelo entre sitios de 5 y 100 años de abandono. ? (variable morfológica) / ? variable física, indica el valor promedio del índice de plasticidad. La dirección esperada para el cambio plástico de cada variable se indica mediante signos (+ ó -), en tanto que la dirección observada y su significancia se muestran mediante los valores de t-student y P, respectivamente (ver Métodos). Abreviaturas: **LRE:** Longitud Radicular Específica, **LAR:** Fracción de área foliar, **AFE:** Área Foliar Específica, **R / V:** relación raíz/vástago, **LR/AF:** relación longitud radicular total/área foliar, **PMR/AF:** profundidad máxima radicular/área foliar.

Incremento en la variable ambiental	? (LRE) / ? variable física		? (LAR) / ? variable física		? (AFE) / ? variable física		? (R / V) / ? variable física		? (LR/AF) / ? variable física		? (PMR/AF) / ? variable física	
	PAR	H ₂ O suelo	PAR	H ₂ O suelo	PAR	H ₂ O suelo	PAR	H ₂ O suelo	PAR	H ₂ O suelo	PAR	H ₂ O suelo
Cambio esperado en el atributo funcional	(+)	(-)	(-)	(+)	(-)	(+)	(+)	(-)	(+)	(-)	(+)	(-)
Promedio	8.753	77.06	0.552	-6.724	-0.931	-12.04	0.0003	-0.004	0.006	0.0703	-0.003	0.0478
t	0.794	0.819	1.981	-1.244	-1.498	-1.133	0.718	-0.560	0.879	0.537	-1.122	0.867
P	0.223	0.784	0.962	0.879	0.082	0.858	0.244	0.294	0.199	0.698	0.239	0.797

Tabla 10.- Valor promedio del Índice de plasticidad máxima entre el valor máximo y mínimo para cada variable morfológica de 14 especies. ? (variable morfológica) / ? variable física, indica el valor promedio del índice de plasticidad. La dirección esperada para el cambio plástico de cada variable se indica mediante signos (+ ó -), en tanto que la dirección observada y su significancia se muestran mediante los valores de t-student y P, respectivamente (ver Métodos). Abreviaturas: **LRE:** Longitud Radicular Específica, **LAR:** Fracción de Área Foliar, **AFE:** Área Foliar Específica, **R / V:** relación raíz/vástago, **LR/AF:** Relación Longitud Radicular Total/Área Foliar, **PMR/AF:** Profundidad máxima radicular/Área Foliar.

Dirección del cambio esperado en el atributo funcional	? (LRE) / ? variable física		? (LAR) / ? variable física		? (AFE) / ? variable física		? (R / V) / ? variable física		? (LR/AF) / ? variable física		? (PMR/AF) / ? variable física	
	PAR	H ₂ O suelo	PAR	H ₂ O suelo	PAR	H ₂ O suelo	PAR	H ₂ O suelo	PAR	H ₂ O suelo	PAR	H ₂ O suelo
Dirección del cambio esperado en el atributo funcional	(+)	(-)	(-)	(+)	(-)	(+)	(+)	(-)	(+)	(-)	(+)	(-)
Promedio	-480.3	-545.2	21.98	-32.25	67.53	11.95	0.038	0.867	-0.489	-21.36	0.103	-0.009
t	-1.203	-0.782	0.744	-1.698	1.066	0.448	0.794	1.532	-0.829	-1.115	0.728	-0.126
P	0.875	0.224	0.765	0.943	0.847	0.330	0.221	0.925	0.789	0.857	0.239	0.451

5.2. COVARIACIÓN ENTRE ATRIBUTOS FUNCIONALES

5.2.1. Correlaciones pareadas

Se encontró que el cociente LR/AF (longitud radicular total / área foliar) se correlacionó positivamente con AFE (área foliar específica) y con LRE (longitud radicular específica). Además, este cociente se correlacionó negativamente con PMR (profundidad máxima radicular) (Fig. 6). Estos resultados indican que a un mayor despliegue de superficie radicular en relación al área foliar, las plántulas tienen hojas más delgadas y raíces más finas, pero raíces menos profundas. Además, la PMR se correlacionó negativamente con el AFE y con LRE.

Por otro lado, el cociente entre la biomasa subterránea y la biomasa aérea (R/V) no se correlacionó con ninguna otra variable (Fig. 6). Por último, se encontró una correlación positiva entre el área foliar específica (AFE) y la longitud radicular específica (LRE), por lo que las especies que presentan una alta eficiencia en el despliegue de superficies por abajo del suelo también son eficientes para capturar recursos por arriba del suelo. (Tabla 11).

Tabla 11. Correlaciones de Pearson pareadas entre atributos funcionales. Los números en negritas indican que la correlación fue significativa (N = 36 especies). Abreviaturas: **LR/AF**: Relación entre la longitud radicular total y el área foliar. **PMR/AF**: Relación entre la profundidad máxima radicular y el área foliar. **PMR**: Profundidad máxima radicular. **R/V**: Relación biomasa subterránea/biomasa aérea. **LRE**: Longitud radicular específica. **AFE**: Área Foliar Específica

Variable 1	Variable 2	<i>r</i>	<i>r</i> ²	<i>P</i>
LR/AF	LRE	0.84	0.71	0.0001
PMR/AF	LRE	0.65	0.42	0.0001
PMR	AFE	-0.65	0.42	0.0001
LRE	AFE	0.64	0.41	0.0001
PMR	LR/AF	-0.63	0.39	0.0001
PMR	LRE	-0.62	0.38	0.0001
LR/AF	AFE	0.58	0.34	0.0002
PMR/AF	AFE	0.46	0.21	0.005
PMR/AF	R/V	0.28	0.08	0.09
LR/AF	R/V	0.19	0.04	0.26
R/V	LRE	-0.19	0.04	0.25
PMR	R/V	0.16	0.03	0.36
R/V	AFE	-0.05	0.002	0.80

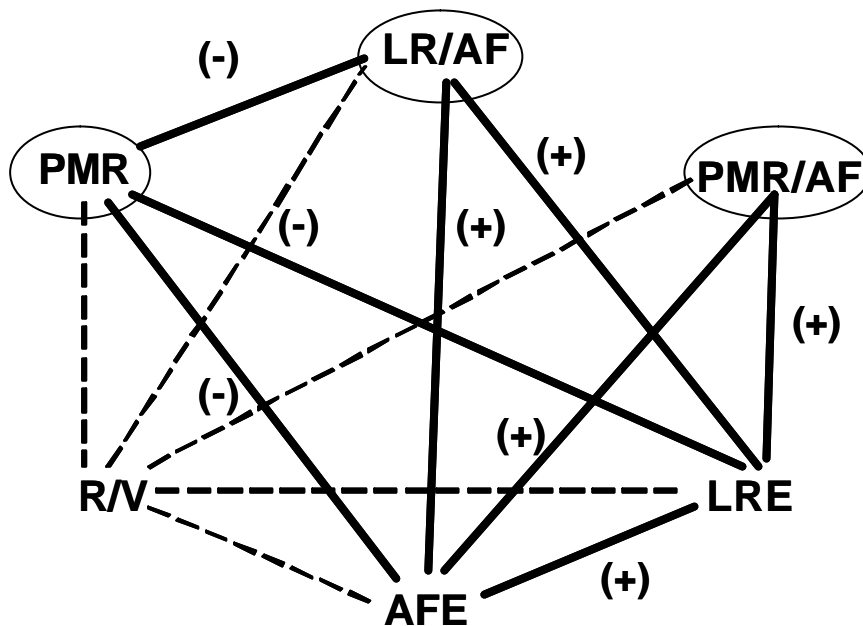


Figura 6. Correlaciones pareadas entre seis atributos funcionales. Las variables encerradas dentro de círculos indican los atributos que definen la estrategia de utilización de recursos. Las líneas continuas representan correlaciones significativas. Las líneas discontinuas representan correlaciones no significativas. Los signos en paréntesis indican el sentido de la correlación. Abreviaturas: **LR/AF**: Relación entre la longitud radicular total y el área foliar. **PMR/AF**: Relación entre la Profundidad Máxima Radicular y el área foliar. **PMR**: Profundidad máxima radicular. **R/V**: Relación biomasa subterránea/biomasa aérea. **LRE**: Longitud Radicular Específica. **AFE**: Área Foliar Específica.

5.2.2. Análisis multivariados

En el análisis de componentes principales se encontró que los primeros dos componentes explican 80.9% de variación en los datos. El primer componente explicó el 60.5% de la variación observada en los datos, y se relaciona positivamente con las variables que reflejan la morfología radicular y el despliegue de superficie por arriba y por debajo del suelo: LRE, LR/AF y PMR/AF (Tabla 12, Fig. 7). El segundo componente explicó el 20.5% de la variación en los datos y se relacionó únicamente con el cociente biomasa subterránea/biomasa aérea (R/V) de manera negativa (Tabla 12, Fig. 7). El tercer componente sólo explicó 8.6% de la variación total y se relacionó negativamente con el Área Foliar Específica (Tabla 12, Fig. 7). A partir de estos

resultados se interpreta que las especies con mayores valores en el eje 1 tienen raíces más delgadas, mayor despliegue de superficie radicular en relación a la superficie foliar y raíces más profundas por área foliar. Asimismo, las especies con mayores valores en el eje 2 tienen una menor asignación de biomasa a raíz (Fig. 7).

La amplia dispersión de las especies en los ejes 1 y 2 del análisis de componentes principales indicó una variación continua de estrategias morfo-funcionales entre las especies estudiadas. Sin embargo, al agregar al gráfico la identidad de cada especie en términos de su estrategia de regeneración, se observó que las especies tolerantes a la sombra tienen una distribución más restringida en el espacio multivariado, y se les encuentra principalmente hacia valores negativos del eje 1, presentando atributos en general con valores bajos de despliegue de superficies aéreas y subterráneas. Por otro lado, las especies pioneras tienen una distribución más amplia, aunque se encuentran sobre todo hacia el otro extremo del mismo eje, con valores que reflejan raíces más delgadas, así como con mayor despliegue de superficie radicular y de profundidad radicular por área foliar. Las especies intermedias se encuentran principalmente hacia el extremo izquierdo del eje 1, aunque con una distribución más extendida que las especies tolerantes (Fig. 7).

Tabla 12. Análisis de Componentes Principales de las variables morfológicas estudiadas. Se muestran las correlaciones de cada variable con los tres factores principales generados a partir del análisis de rotación de factores.

Variable	Componente 1	Componente 2	Componente 3
Longitud Radicular / Área Foliar	0.891	-0.143	0.335
Profundidad Máxima Radicular / Área Foliar	0.859	-0.276	-0.249
Longitud Radicular Específica	0.825	0.267	-0.371
Área Foliar Específica	0.291	0.005	-0.922
Biomasa subterránea / biomasa aérea	0.075	-0.986	0.0645
Profundidad Máxima Radicular	-0.538	-0.154	0.667

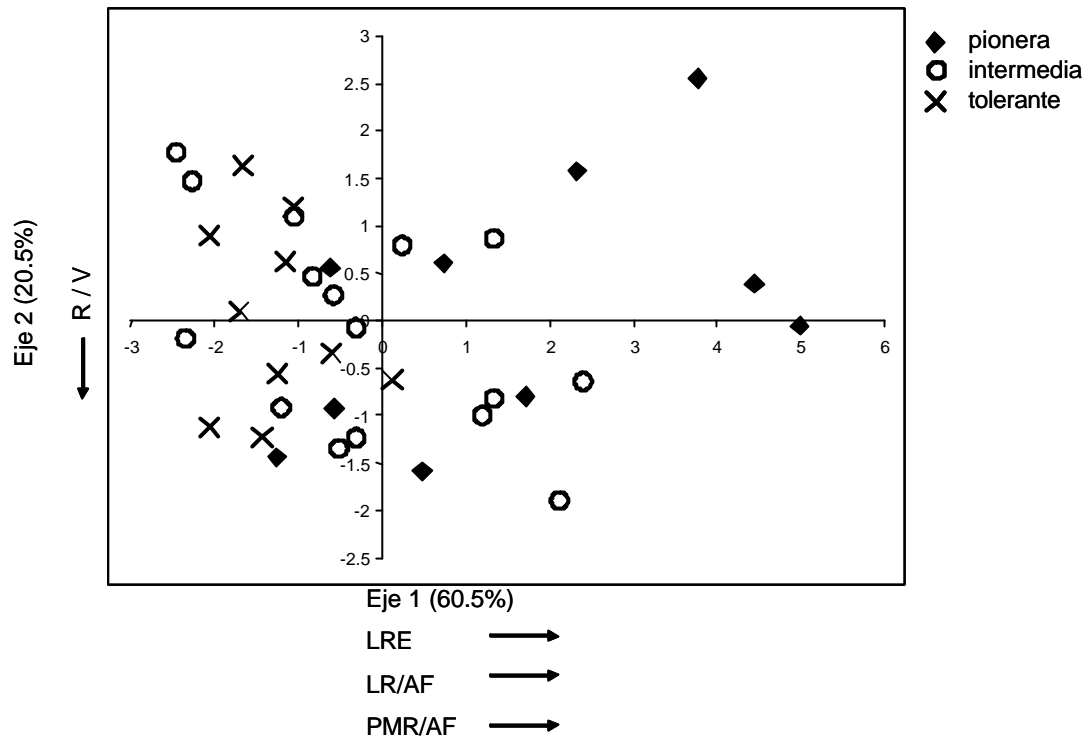


Figura 7. Análisis de componentes principales para las 36 especies. En el paréntesis se indica el porcentaje de variación explicada por cada eje. Se indican las variables morfológicas más correlacionadas con cada eje. Los símbolos representan las estrategias de las especies. Abreviaturas: **LRE**: Longitud Radicular Específica, **LR/AF**: Relación Longitud Radicular Total/Área Foliar, **PMR/AF**: Profundidad máxima radicular/Área Foliar, **R/V**: relación raíz/vástago.

El análisis de grupos discriminó siete grupos o estrategias morfofuncionales entre las especies estudiadas, dejando excluida de estos grupos a *Cecropia peltata* (Fig. 8). A lo largo de estos 7 grupos las tres estrategias sucesionales se encuentran mezcladas, por lo que no se observó una concordancia entre la diferenciación de las especies según su estrategia regenerativa y los grupos funcionales generados en este trabajo a partir de la variación morfofuncional de las especies.

El grupo 1, formado por 14 especies en su mayoría tolerantes e intermedias (Fig. 8), se caracteriza por presentar elevados valores del cociente de biomasa radicular y biomasa aérea (R/V), pero bajos valores de LRE, LR/AF y de PMR/AF (Fig. 9). Los grupos 2 y 3, cada uno con 4 especies, en general presentaron bajos valores de todas las variables. Los grupos 4 y 5

presentaron bajos valores de R/V pero valores intermedios de LRE, LR/AF y PMR/AF. El grupo 6, con dos especies tolerantes y dos pioneras, presentó altos valores de R/V y valores intermedios de LRE, LR/AF y de PMR/AF. Por último, el grupo 7, con 2 especies pioneras, presentó valores intermedios de R/V y altos valores de LRE; LR/AF y de PMR/AF (Fig. 9).

- ◆ pionera
- Intermedia
- × tolerante

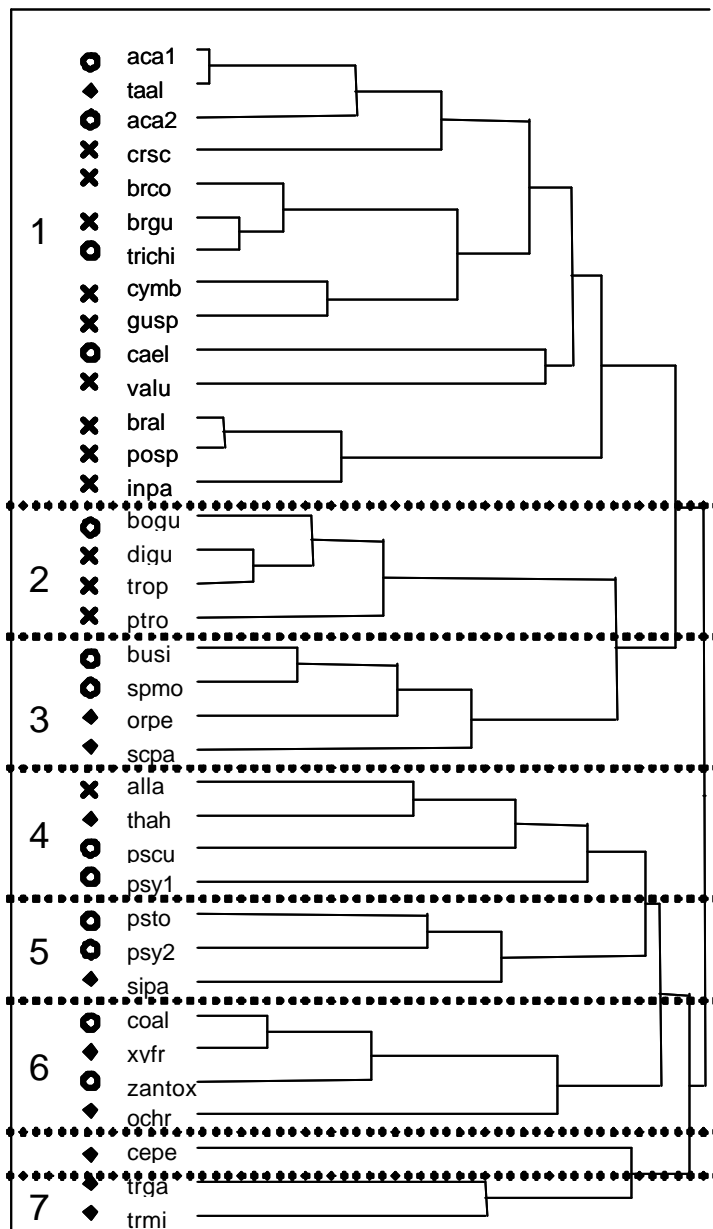


Figura 8. Análisis de grupos de las 36 especies colectadas. Las abreviaturas de las especies fueron tomadas de la tabla 1 del anexo. Las líneas gruesas punteadas separan los 7 grupos generados. Los símbolos a la izquierda del nombre de las especies representan el grupo sucesional al que pertenecen.

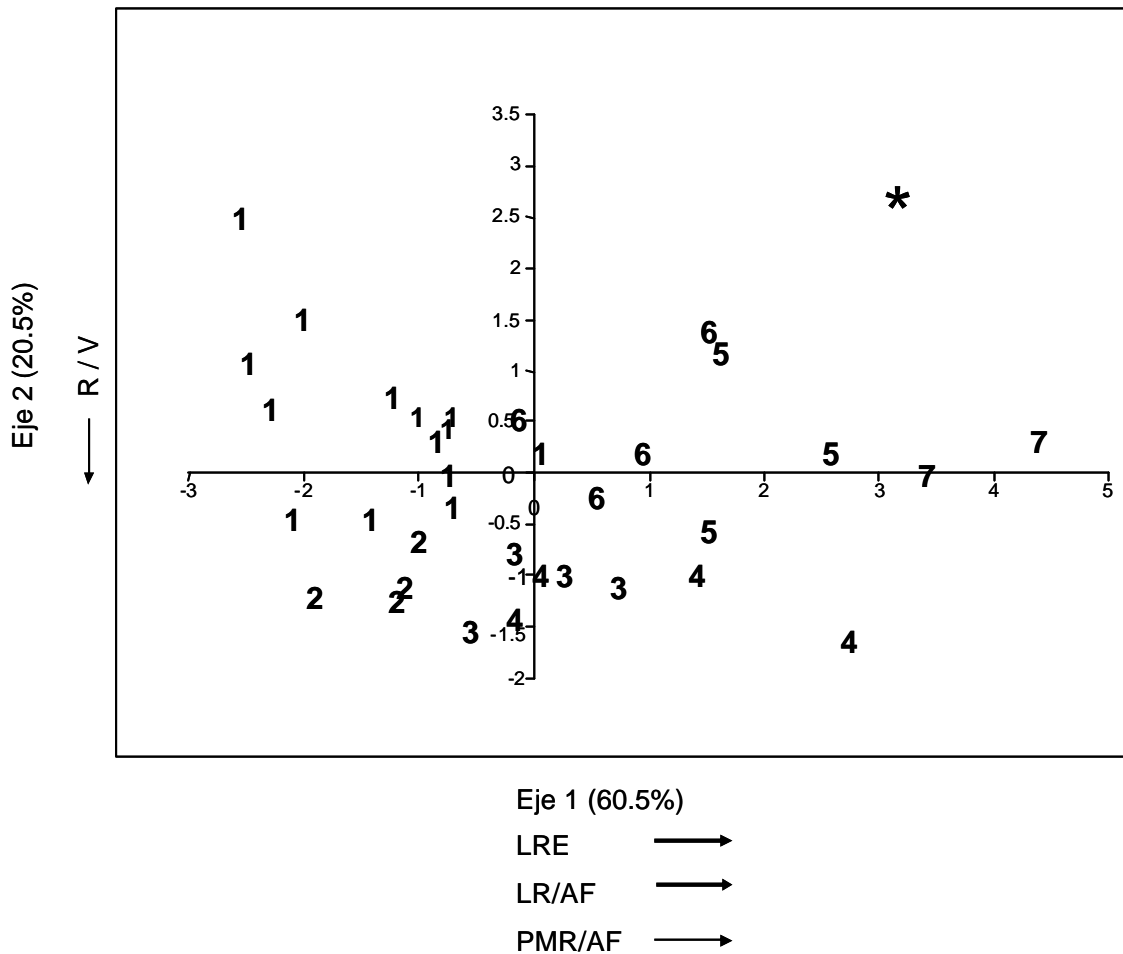


Figura 9. Análisis de componentes principales para las 36 especies. Cada especie está representada por un número que indica el grupo al que pertenece según el análisis de grupos (Ver figura 7). El asterisco representa a *Cecropia peltata* que quedó excluida de los siete grupos funcionales. En el paréntesis se indica el porcentaje de variación explicada por cada eje. Se indican las variables morfológicas más correlacionadas con cada eje. Abreviaturas: **LRE**: Longitud Radicular Específica, **LR/AF**: Relación Longitud Radicular Total/Área Foliar, **PMR/AF**: Profundidad máxima radicular/Área Foliar, **R/V**: relación raíz/vástago.

6.- DISCUSIÓN

6.1. GRADIENTES AMBIENTALES A LO LARGO DE LA CRONOSECUENCIA

A lo largo de la cronosecuencia a partir de campos abandonados se encontró evidencia de un gradiente en las condiciones ambientales que cambiaron en la dirección que se esperaba. Al aumentar la edad de los sitios estudiados, el porcentaje de apertura del dosel disminuyó, al

igual que la luz fotosintéticamente activa (PAR), y la temperatura del aire y del suelo, mientras que la humedad del suelo aumentó. Estos resultados son similares a lo reportado en trabajos previos (Kozlowski, 2000; Myster, 2004). Toda esta variación en la disponibilidad de recursos y condiciones genera ambientes muy diversos que pueden estar relacionados con la variación en la morfología encontrada entre las especies en los distintos sitios sucesionales. En los sitios con poca edad de abandono, la baja disponibilidad de agua en el suelo, así como las elevadas temperaturas del aire y el suelo resultan las condiciones y recursos limitantes para las plantas que ahí se establecen, por lo que estas presentan atributos que les permiten sobrevivir bajo este ambiente. En cambio, en los sitios de bosque maduro, el recurso limitante para las plantas es la poca luz que llega a nivel del sotobosque.

6.2. PERFILES FUNCIONALES DE LA COMUNIDAD A LO LARGO DE LA CRONOSECUENCIA Y COMPARACIÓN ENTRE GRUPOS SUCESIONALES

6.2.1. Patrones inter-específicos y comparación entre grupos sucesionales

A lo largo del gradiente sucesional, se encontraron cambios morfo-funcionales en las plántulas en la dirección esperada, de acuerdo a lo planteado en la segunda hipótesis. Esto es, en conjunto el análisis de las 6 variables morfológicas analizadas indica claramente que en etapas tempranas de la sucesión las plántulas despliegan mayor superficie de captura de recursos bajo el suelo. En contraste, en las etapas tardías, las plántulas presentan una reducción en la capacidad de captura de luz, así como atributos morfológicos que reducen el riesgo de pérdida de tejido productivo. Esta evidencia a favor de cambios direccionales en la morfología de las plántulas fue detectada tanto al analizar el perfil funcional de la comunidad de plántulas a lo largo de la cronosecuencia, como al comparar grupos de especies especialistas a etapas tempranas, intermedias y tardías de la sucesión.

- Morfología Subterránea

Como se planteó en la tabla de predicciones de la variación morfológica, una mayor capacidad para capturar recursos del suelo puede estar dada por una alta inversión en tejido radicular, y/o por el despliegue de raíces más delgadas por unidad de biomasa invertida, con mayor eficiencia de captura de recursos. Los resultados de este estudio indican que la alta capacidad de captura de recursos por debajo del suelo, detectada en plántulas que se reclutan en las primeras etapas de la sucesión, es debida principalmente al despliegue de raíces finas (alto valor de LRE). Por un lado, la asignación de biomasa a raíz con respecto al vástago no cambió significativamente con la edad sucesional ni entre estrategias sucesionales, lo cual se discutirá más adelante en detalle. Por otro lado, a lo largo del gradiente sucesional, las especies presentaron una tendencia a disminuir su superficie de absorción en relación a la biomasa radicular (LRE) a medida que aumenta la edad de los sitios sucesionales y por lo tanto hay una mayor disponibilidad de agua y nutrimentos en el suelo. Al comparar las estrategias sucesionales de las plantas, las especies pioneras también presentaron raíces menos gruesas y mayores valores de LRE que las especies tolerantes a la sombra.

Una mayor superficie de absorción por biomasa invertida permite una mayor superficie de exploración del suelo y por lo tanto mayor captación de los recursos (Fujimaki *et al.*, 2007), además de que las raíces delgadas mantienen una mayor conductividad hidráulica que las raíces gruesas (Eissenstat *et al.*, 2000; Nicotra *et al.*, 2002). Sin embargo, las raíces delgadas presentan mayores tasas de respiración, indicando una mayor actividad metabólica y un mayor costo energético que las raíces más gruesas (Comas *et al.*, 2002). Reich *et al.* (1998) encontraron una asociación negativa entre la tolerancia a la sombra de especies de árboles de sitios boreales y la LRE, en parte debido a la acumulación de reservas en especies tolerantes a la sombra, así como a los elevados costos respiratorios para mantener raíces delgadas. En los sitios sucesionales tempranos, al no existir limitación de luz, las especies que allí se establecen

desarrollan raíces finas más que raíces gruesas y probablemente no presentan reservas debido a que no existen limitaciones de luz para la fotosíntesis.

Por otro lado, una menor longitud radicular específica implica una menor superficie radicular por unidad de biomasa, lo que se asocia a raíces gruesas con menor eficiencia de absorción, que pueden indicar la existencia de reservas de carbohidratos (Canham *et al.*, 1999; Paz, 2003). Los ambientes sombreados de las etapas tardías de la sucesión limitan la actividad fotosintética en las plántulas, por lo que se incrementa el costo en la construcción de tejidos y por lo tanto las especies de estos ambientes presentan más dificultades para reemplazar la pérdida de órganos y tejidos (Chapin, 1991). Debido a lo anterior, una estrategia esperada es la presencia de reservas que les permiten llevar a cabo este reemplazo de tejido al sufrir daño por herbivoría o pérdida de órganos por daño mecánico (Chapin 1991; Coley 1986, Walters y Reich 1999, Comas y Eissenstat, 2004). La presencia de carbohidratos no estructurales en las raíces se relaciona positivamente con la supervivencia en ambientes limitantes de luz (Canham *et al.*, 1999; Kitajima y Fenner, 2000).

La relación negativa encontrada en el presente estudio entre la LRE y el grado de tolerancia a la sombra, evaluada en términos de las estrategias sucesionales (pionera, intermedia y tolerante), es consistente con estudios previos que han comparado LRE entre especies con distintas tasas de crecimiento relativo. Por ejemplo, Huante *et al.* (1992), Reich *et al.* (1998), Comas *et al.* (2002), Nicotra *et al.* (2002) y Comas y Eissenstat (2004) detectaron una correlación positiva entre la LRE y la tasa relativa de crecimiento (RGR) para especies tropicales y templadas. De acuerdo a estos autores, las especies de crecimiento rápido, con estrategias explotadoras de recursos tienden a incrementar su superficie de absorción de recursos por unidad de biomasa radicular (mayores valores de LRE) mientras que las especies de crecimiento lento, con estrategias conservadoras, asignan biomasa a materiales de reserva y/o defensa a expensas de reducir su superficie de captura de recursos en el suelo, lo que además puede sugerir tasas de recambio de raíces y de descomposición más lentas. Esto

refleja la importancia de la Longitud Radicular Específica en la determinación de las tasas de crecimiento de las especies.

- Morfología Aérea

La relación entre el área foliar y el peso total de la planta (Fracción del área foliar, LAR), proporciona información sobre el despliegue de superficie foliar por unidad de biomasa total y refleja el esfuerzo de las especies por mantener tasas fotosintéticas proporcionales a la biomasa de toda la planta. Esta variable es producto de dos atributos, el AFE (Área foliar específica) y la asignación de la biomasa aérea por unidad de biomasa total de la planta (Fracción de Peso Foliar, LWR por sus siglas en inglés), ($LAR = AFE \times LWR$) por lo que el AFE y la LAR son variables morfológicas altamente relacionadas entre si y ambas reflejan la eficiencia en el despliegue de superficie foliar en relación a la biomasa invertida (Hunt, 1982; Wright y Westoby, 1999).

Los resultados obtenidos en este estudio al comparar el AFE y la LAR entre las estrategias de regeneración muestran que las especies pioneras tienen hojas más delgadas que las especies intermedias y las tolerantes, tal como se propuso en la tabla de predicciones de la variación morfológica entre etapas sucesionales (Tabla 1). Asimismo, al comparar estas variables en la comunidad de plántulas a lo largo del gradiente sucesional, se encontró que en etapas tempranas de la sucesión, las plántulas presentaron mayores valores de AFE y LAR que en etapas tardías. Estos resultados concuerdan con estudios previos de plantas tropicales y templadas (Reich *et al.*, 1998; Llambi *et al.*, 2003; Paz, 2003), y han sido interpretados no como adaptaciones para maximizar la eficiencia de captura de luz por biomasa invertida en ambientes sombreados, sino como parte de las diferencias adaptativas que conforman las historias de vida de las plantas, las cuales incluyen otras características además de las relacionadas directamente con la captura de recursos (Poorter y Remkes, 1990; Huante *et al.*, 1995; Huante *et al.*, 1998; Poorter, 2001; Reich *et al.*, 1997; Westoby *et al.*, 2002; Llambí *et al.*, 2003). En

particular, se ha propuesto que si bien los valores altos de AFE (hojas delgadas) confieren una mayor eficiencia en la captura de luz y asimilación de carbono al nivel de las hojas, lo que implica tasas de crecimiento rápidas (Poorter y Remkes, 1990; Huante *et al.*, 1995), también conllevan una menor asignación de recursos a la defensa de las mismas (paredes celulares delgadas, poca lignina y fibras) y por tanto mayor riesgo de pérdida de tejido foliar por herbivoría (Poorter, 2001; Wardle *et al.*, 2002). En condiciones de alta sombra, el reducido presupuesto de carbono de las plantas puede implicar un alto costo para el reemplazo del tejido foliar perdido, favoreciéndose adaptaciones que incrementen el nivel de defensa de las hojas, relacionadas con bajos valores de AFE y LAR (Coley, 1986; Chapin 1991, Kitajima, 1996; Llambi *et al.*, 2003; Poorter, 2001; Paz, 2003). En este escenario de fuerte limitación lumínica se ha propuesto que la selección natural ha favorecido estrategias conservadoras de los recursos donde se maximiza la supervivencia de los individuos, más que estrategias explotadoras donde se maximiza la tasa relativa de crecimiento (Chapin, 1991). Las respuestas encontradas en este trabajo contribuyen a la evidencia reunida en estudios previos respecto a la existencia de una posible disyuntiva funcional entre el mantener la eficiencia en la captura de carbono mediante hojas más delgadas y por lo tanto mantener tasas de crecimiento elevadas, o presentar reservas de carbohidratos o fibras en las mismas, lo que implicaría hojas más gruesas, que garanticen la supervivencia en ambientes estresantes (Kaelke, *et al.*, 2001, Llambí *et al.*, 2003).

La variación encontrada en AFE y LAR al comparar las estrategias sucesionales de las especies, así como a lo largo de la cronosecuencia, también es consistente con otros estudios que comparan especies de crecimiento rápido contra crecimiento lento en distintas comunidades vegetales (Huanté *et al.*, 1998; Reich *et al.*, 1998; Poorter, 2001; Llambi *et al.*, 2003) lo que sugiere que estas respuestas están ampliamente distribuidas entre las especies independientemente de su filogenia o sus condiciones ambientales (Reich *et al.*, 1997).

- Morfología aérea y subterránea

Si bien las estrategias de las plantas para afrontar limitaciones en la disponibilidad de recursos, dependen de la morfología desplegada tanto por arriba como por debajo del suelo, poco se han estudiado las respuestas morfológicas coordinadas entre estos órganos para especies silvestres (Paz 2003). Como se planteó en la introducción, una forma de estudiar estas respuestas coordinadas es a través del análisis de cocientes morfológicos y de asignación de biomasa entre las partes aéreas y subterráneas de las plántulas. En particular, se esperaba que las estrategias para maximizar la captura de los recursos más limitantes en el ambiente estuvieran determinadas por un aumento en la asignación de biomasa a tejidos subterráneos o aéreos y/o un aumento en las superficies de captura de recursos por arriba o por abajo del suelo. Dentro de los resultados obtenidos, destaca el hecho de no haber encontrado diferencias significativas en la asignación de biomasa subterránea respecto a la biomasa aérea (R/V) entre las estrategias sucesionales, ni a lo largo del perfil sucesional. En cambio, el valor de la variable que refleja el despliegue de órganos subterráneos respecto a los aéreos en términos de superficie (Longitud Radicular Total/ área foliar, LRT/AF) fue significativamente mayor en las especies pioneras respecto a las tolerantes, además de estar negativamente correlacionada con la edad sucesional. Estos resultados sugieren que la forma en que las plantas despliegan las superficies en raíces y hojas refleja en mayor medida las estrategias de las especies para capturar los recursos limitantes del medio en comparación con los atributos relacionados con la asignación de biomasa. Otros estudios han reportado correlaciones entre el cociente longitud radicular total / área foliar y la estrategia de regeneración de las especies de plántulas (Aerts 1999, Paz 2003). Paz (2003) encontró que las especies demandantes de luz presentan mayores valores para el cociente longitud radicular total / área foliar que las especies tolerantes a la sombra. Poorter y Remkes (1990) reportaron una relación negativa entre el cociente longitud radicular total / área foliar y la tasa relativa de crecimiento, demostrando que las especies de crecimiento rápido despliegan una mayor superficie radicular en relación a la

superficie foliar que las especies de crecimiento lento. Además, Hunt y Cornelissen (1997) han propuesto que las especies pueden incrementar sus tasas de crecimiento mediante un incremento en el Área Foliar Específica, pero sin modificar la biomasa invertida a hojas.

En la literatura generalmente se ha supuesto que en sitios con estrés de nutrientes o agua las especies presentan una mayor asignación de biomasa a raíz en relación a la parte aérea (R/V), lo que se interpreta como una estrategia para capturar de manera más eficiente los recursos del suelo (Ericsson, 1995; Aerts, 1999; Canham *et al.*, 1999; Levang-Brilz y Biondini, 2002). Además, se ha supuesto que en ambientes con limitación lumínica, las especies presentan estrategias que involucran una mayor asignación a partes aéreas que a partes subterráneas (Bazzaz, 1996). Esta conjetura sin embargo, ha sido pocas veces explorada verificando correlaciones entre los cocientes de asignación biomasa y de despliegue superficies de captura de recursos con las estrategias ecológicas de las especies. Al igual que en el presente estudio, la evidencia reportada hasta ahora en la literatura que ha abordado ambos tipos de cocientes, no sugiere claramente una relación entre estos y las estrategias de las especies. Por ejemplo, se ha encontrado que plántulas de especies arbóreas tolerantes a la sombra presentan cocientes R/V mayores que las especies demandantes de luz que son especialistas de sitios con alta demanda evapotranspirativa (Kitajima, 1996; Canham *et al.*, 1999, Poorter 2001, Paz 2003), y las especies con alta tasa de crecimiento relativo presentan mayor cociente R/V que las especies de crecimiento lento (Poorter y Remkes 1990, Hunt y Cornelissen, 1997; Wright y Westoby 2000). En contraste, Shipley y Peters (1990) y Levang-Brilz y Biondini (2002) no encontraron ninguna relación entre el cociente R/V y la tasa relativa de crecimiento. Por otro lado, Kaelke *et al.* (2001) encontraron en especies templadas a lo largo de un gradiente de luz, que la asignación de biomasa a hojas, tallos y raíces varía muy poco con respecto a la disponibilidad de luz. Reich *et al.*, (1999) encontraron los mismos resultados, sugiriendo que las especies no modifican su biomasa dependiendo de las condiciones

lumínicas. Pury y Swamy (2001) tampoco encontraron diferencias en el cociente R/V en un árbol tropical bajo diferentes tratamientos de estrés hídrico y de nutrimentos.

Esta relación equívoca entre el cociente R/V y la estrategia sucesional de las especies puede deberse a que una mayor asignación a la biomasa radicular que a la biomasa aérea no necesariamente les confiere a las plántulas una mayor capacidad para capturar los recursos en el suelo, sino que más bien esta mayor asignación de biomasa a las raíces refleja la existencia de materiales almacenados en los tejidos que pueden intervenir en otras funciones de las plantas como son la defensa contra herbívoros o patógenos, o el rebrote en caso de pérdida o daño de algún tejido (por ejemplo, ver Canham *et al.*, 1999).

Debido a lo anterior, se puede sugerir que las especies que se establecen en ambientes con recursos limitantes pueden enfrentarse a una disyuntiva funcional o “trade-off” entre desplegar una mayor superficie de captura de recursos que les conferiría mayor probabilidad de incorporar carbono, nutrimentos y agua y por lo tanto presentar un mayor crecimiento, o asignar mayores cantidades de materiales de reserva y/o almacenamiento, lo que se traduciría en una mayor probabilidad de supervivencia y establecimiento del individuo expensas de reducir la superficie de captura de recursos (Tilman, 1990). De hecho, se ha propuesto que existe una disyuntiva entre maximizar la superficie de captura de recursos y maximizar la cantidad de reservas en las raíces (Aerts, 1999; Paz, 2003).

Se ha planteado que la capacidad de las plántulas para sobrevivir y crecer en periodos de sequía puede depender críticamente de la relación entre la profundidad máxima de la raíz y el área foliar que la plántula sostiene (Paz 2003). La PMR/AF indica cómo las plantas distribuyen su biomasa radicular en sentido vertical en el suelo para absorber agua, en relación a su superficie de transpiración y pérdida de agua. Este cociente es un indicador de la eficiencia de captura de recursos en relación a la superficie de pérdida de agua de las especies. Se esperaba que este riesgo de desecación y por tanto la presencia de raíces más profundas fuese mayor para las especies que habitan los sitios de sucesión temprana. Los resultados obtenidos

apoyaron dicha predicción. En el perfil de la comunidad, el cociente de profundidad máxima de la raíz / área foliar disminuyó con la edad sucesional, en tanto que fueron las especies pioneras, seguidas de las intermedias y tolerantes, las que presentaron valores más altos para dicho cociente.

Es interesante hacer notar que otra variable que afecta la sobre vivencia de las plántulas en períodos de desecación es la profundidad máxima absoluta de la raíz. Generalmente la profundidad máxima de las raíces está asociada positivamente con el tamaño de las plántulas (Guerrero-Campo y Fitter, 2001; Paz, 2003). En este sentido, se esperaría que la profundidad máxima de las raíces aumentara (mas que disminuyera) desde las etapas tempranas hacia las etapas tardías de la sucesión y de especies pioneras a tolerantes, simplemente debido a que el tamaño de las semillas y por tanto de las plántulas aumenta también en dicha dirección. En este contexto es importante visualizar que el valor funcional del crecimiento de la raíz en el sentido vertical puede depender de qué es más crítico para mantener el balance hídrico de las plántulas de cada especie, si mantener simplemente el acceso al agua o además de esto, regular la superficie de pérdida de la misma a través de las hojas.

6.2.2. Respuestas Intra-específicas al gradiente de sucesión secundaria

En contraste con lo encontrado a nivel inter-específico, a nivel intra-específico se esperaba que independientemente de la especie, los individuos presentaran fenotipos que siempre maximizaran la capacidad de captura del recurso más limitante en cada hábitat sucesional. En particular, se esperaba que las plántulas reclutadas en sitios tempranos exhibieran un mayor despliegue de biomasa y de superficie a la raíces, en tanto que las reclutadas en sitios tardíos exhibieran una mayor superficie a las hojas. En general, los resultados obtenidos no indicaron evidencia a favor de esta hipótesis, ya que la morfología de las especies colectadas tanto en ambientes tempranos como en ambientes tardíos cambió en la dirección esperada en muy pocos casos: de un total de 66 casos analizados (11 especies por seis variables), sólo se

detectó evidencia a favor de la hipótesis planteada en tres casos. Asimismo, los resultados obtenidos al explorar tendencias generales de cambio plástico para las especies en conjunto tampoco indicaron evidencia de cambios plásticos direccionales con el ambiente sucesional.

Un resultado notable fue la escasa evidencia de cambios plásticos significativos en la morfología de individuos con-específicos entre ambientes sucesionales extremos. Esto fue evidente, ya que para la mayor parte de los casos analizados (51 de 66) la morfología de los individuos colectados en sitios sucesionales extremos no difirió significativamente, debido a la fuerte variación fenotípica detectada entre individuos de la misma especie colectados en una misma edad sucesional. Esto sugiere la posibilidad de que la heterogeneidad de microambientes donde se reclutan los individuos de cada especie en un mismo sitio sucesional es muy alta y por lo tanto que la escala espacial de muestreo utilizada fue demasiado gruesa y no permitió capturar posibles respuestas plásticas importantes.

Por otra parte, es importante notar que casi el 20% de los casos analizados (12 de 66) indicaron respuestas plásticas en la dirección opuesta a la hipótesis general planteada. Es decir, en estos casos los individuos colectados en el ambiente sucesional tardío, con mayor sombra y mayor disponibilidad de agua en el suelo, exhibieron atributos que confieren menor superficie de captura de luz y mayor superficie de captura de recursos del suelo, que aquellos colectados en sitios tempranos, con mayor cantidad de luz y menor humedad en el suelo. Para las variables radiculares, la ausencia de respuestas plásticas unidireccionales entre ambientes con alta vs. baja disponibilidad de agua en el suelo, parecen coincidir con la evidencia equívoca reportada en la literatura. Diversos estudios que exploran la profundidad radicular de las especies al someterlas a niveles diferenciales de humedad han encontrado gran diversidad de respuestas, ya que las especies pueden incrementar o disminuir esta variable o no modificarla (Reader *et al.*, 1993; Yanagisawa y Fujita, 1999; Joslin *et al.*, 2000; Shenk y Jackson, 2002, Fujimaki *et al.*, 2007). Sin embargo, para las variables morfológicas foliares AFE y LAR, los resultados obtenidos en el presente estudio están en contra de lo reportado por estudios previos

(Poorter, 1999; Reich *et al.*, 1998; Poorter, 2001; Shipley y Almeida-Cortez, 2003; Bloor y Grubb, 2004) donde se ha detectado en condiciones de invernadero para plantas tropicales, que ambas variables aumentan desde ambientes con alta luz a baja luz. Algunas observaciones de campo sugieren la posibilidad de que las diferencias en la edad de las plántulas colectadas en los sitios sucesionales, puedan generar artificios al analizar la dirección de los cambios plásticos a un nivel tan detallado como el de especie por especie. Las semillas de muchas especies germinan más lentamente en sitios tardíos con alta sombra, que en sitios tempranos (Paz *et al.*, 1999), y es posible que plántulas con más edad presenten mayor despliegue de superficies radiculares que aéreas.

6.2.3. Diferencias inter-específicas vs. respuestas plásticas.

En este estudio se reconoce que tanto el uso de plántulas reclutadas en condiciones naturales así como la falta de un control experimental de las condiciones ambientales, pueden limitar potencialmente la comparación de las estrategias entre especies. Por ejemplo, las plántulas de una especie pionera y una tolerante pueden tener la misma morfología al encontrarse en un mismo ambiente o bien pueden diferir en morfología al crecer en ambientes distintos. No obstante, dos resultados en este estudio sugieren fuertemente que el método utilizado para comparar la morfología entre grupos sucesionales es robusto; por un lado la ausencia de cambios plásticos entre ambientes extremos para el análisis de las especies en conjunto, y por otro, para cada variable, la presencia de cambios plásticos en direcciones opuestas variando entre las especies. Estos dos resultados indican que la probabilidad de que dos especies con estrategias distintas tengan morfologías similares debido a sus respuestas plásticas a variaciones en el ambiente, no controladas, es baja. Es importante destacar, sin embargo, que tal variación inter-específica en la misma dirección de la respuesta plástica a los ambientes sucesionales extremos parece ser responsable del nivel importante de variación encontrado en el cambio del perfil funcional de la comunidad de plántulas a lo largo de la cronosecuencia ya

que en general, las correlaciones de las variables morfológicas y la edad sucesional presentaron valores de r^2 relativamente bajos (de 0.12 a 0.28).

6.2. CORRELACIONES ENTRE ATRIBUTOS Y GRUPOS FUNCIONALES.

Las plantas responden a las condiciones del medio de manera integrada para mantener un balance entre sus órganos aéreos y subterráneos que les permita mantener sus tasas de crecimiento. Debido a esto, se esperaría que las variables morfológicas que reflejan el uso de los recursos y su eficiencia en capturarlos se encontraran relacionadas, conformando las estrategias funcionales de las especies.

La variable que refleja la relación entre el despliegue de superficies por abajo y por arriba del suelo (LR/AF) se correlacionó positivamente con el área foliar específica y la longitud radicular específica (AFE, y LRE, respectivamente). Además, se encontró una fuerte correlación positiva entre el área foliar específica (AFE) y la longitud radicular específica (LRE). Estas respuestas integradas en la morfología funcional de las especies reflejan sus estrategias de uso de los recursos, ya que un mayor despliegue de superficies de raíces y hojas permiten una mayor capacidad de captura de luz por arriba del suelo pero demandan una mayor captura de agua y nutrimentos por abajo del suelo, resultando en el mantenimiento de altas tasas de crecimiento, respuestas típicas de una estrategia explotadora de recursos (Bazzaz, 1996). Este tipo de respuestas son propias de las especies adaptadas a sitios con alta disponibilidad de luz. Sin embargo, los órganos de estas especies explotadoras de recursos pueden tener un menor contenido de reservas y ser menos longevos que las especies con AFE y LRE menores. Por otro lado, se ha detectado que los órganos para captura de recursos de las especies de ambientes limitantes son más gruesos (bajos valores de AFE y LRE) y con mayor almacenamiento de reservas y/o defensas físicas, lo que aparentemente reduce el riesgo de perder tejidos en condiciones ambientales donde reponer tejido es altamente costoso (Grubb, 1977; Coley 1986; Kitajima, 1996; Paz, 2003, Poorter y Aerts, 2003, Kitajima 2006).

Un caso particularmente interesante fue la correlación negativa entre la profundidad máxima radicular (PMR) y la longitud radicular específica (LRE) y el AFE, la cual parece indicar una posible disyuntiva funcional entre desarrollar raíces a mayor profundidad en el suelo o incrementar las superficies de absorción y/o captura a los órganos fotosintéticos y radiculares por unidad de biomasa invertida en estos. Dicha correlación negativa ha sido detectada anteriormente al analizar la morfología de 55 especies de plántulas de árboles neotropicales (Paz, 2003), lo cual sugiere que la disyuntiva funcional puede ser general para las especies de los bosques tropicales húmedos. Cabe mencionar, que la profundidad máxima de la raíz puede simplemente ser indicadora del tamaño de las plantas, por lo que individuos de mayor talla tendrían raíces más profundas pero más gruesas, con una menor superficie de contacto con el suelo, así como hojas más gruesas.

La falta de correlaciones entre la relación biomasa subterránea/biomasa aérea (R/V) con el resto de los atributos estudiados, parece sugerir que las variables que reflejan la asignación de biomasa a órganos no son buenos indicadores de las estrategias de captura de recursos de las especies. Estos resultados concuerdan con lo que se encontró en el presente estudio al comparar esta variable entre las tres estrategias sucesionales y a lo largo del gradiente sucesional, así como con estudios previos comparando especies con distintas estrategias sucesionales (Paz, 2003). De ser generalizable, este hallazgo puede representar un llamado de atención a muchos de los estudios de ecología vegetal que han utilizado al cociente raíz/vástago como un buen indicador de la capacidad de las especies para forrajear recursos por abajo y por arriba del suelo.

Los resultados encontrados al hacer el análisis de componentes principales muestran que los atributos que más explican la dispersión de las especies en el espacio multivariado son los relativos al despliegue de superficies tanto por abajo como por arriba del suelo (PMR/AF, LR/AF) y el que refleja la morfología radicular (LRE). El hecho de que el cociente R/V se encuentre en un eje independiente apoya el conjunto de evidencias encontradas hasta ahora en

este trabajo en relación a la poca influencia que tiene la variación en este cociente sobre las estrategias de uso de los recursos de las especies, ya que más bien puede relacionarse con otras funciones de las plantas como son defensa y/o almacenamiento.

La distribución continua de las especies encontrada a lo largo de los ejes de variación del análisis de componentes principales, indica un continuo de estrategias funcionales entre las especies, definidas en términos de su morfología funcional.

La exploración del grado de correspondencia entre las estrategias morfofuncionales y las estrategias sucesionales de las especies, indicó una baja coincidencia entre ambas, debido a la existencia de una amplia gama de estrategias funcionales dentro de cada estrategia sucesional; dicho resultado pudo observarse tanto en el análisis de componentes principales como en el de grupos.

En el análisis de componentes principales, sin embargo, es notable que las especies tolerantes a la sombra se ubicaron principalmente hacia el extremo izquierdo del eje 1, lo que implicaría hojas y raíces más gruesas y un mayor despliegue de superficie foliar que de superficie radicular, características típicas de especies tolerantes a la sombra y con estrategias conservadoras en el uso de los recursos (Bazzaz, 1996). Por otro lado, las especies pioneras se distribuyen a todo lo largo del eje 1, sugiriendo una amplia gama de estrategias morfofuncionales. Sin embargo, dentro de este grupo se puede observar que las especies que se encuentran en el extremo derecho del eje 1 son pioneras de vida corta abundantes durante las etapas tempranas de la sucesión secundaria, como *Cecropia*, *Trema*, *Trichospermum* y *Ochroma* cuyos órganos presentan una mayor eficiencia en la captura de los recursos del suelo, por ejemplo raíces más finas o un mayor despliegue de superficie radicular que de superficie foliar. El resto de las especies pioneras, a pesar de tener requerimientos lumínicos elevados, pueden establecerse en sitios que no son completamente abiertos, por lo que en la literatura se les ha clasificado como pioneras de larga vida (Nuñez-Farfán, 1985; Withmore, 1996). Es posible que debido a esto, las pioneras de larga vida también pueden presentar respuestas

morfológicas similares a las especies intermedias, lo que se refleja en el solapamiento de su distribución en la figura 7.

En cuanto al análisis de grupos, a excepción del grupo 7 (ver figura 8), formado por dos especies pioneras de corta vida (*Trema* y *Trichospermum*), el resto de los grupos que se formaron se componen por una mezcla de especies pioneras, intermedias y tolerantes. La falta de concordancia entre los grupos generados a partir de los atributos funcionales medidos y los grupos sucesionales indica que las especies presentan una gran variedad de estrategias de uso de los recursos independientemente del grupo sucesional al que pertenezcan. Esta amplia gama de estrategias morfofuncionales de las plántulas dentro de cada grupo sucesional puede explicarse debido a que la clasificación sucesional de las especies usada es muy gruesa, y además involucra una mezcla de atributos de los individuos no sólo en el estadio de plántulas, sino en adultos (presencia de especies en bancos de plántulas en ambientes cerrados o abiertos, la abundancia de adultos en determinada etapa sucesional, así como la altura máxima, la longevidad de los adultos y de otras características relacionadas con sus historias de vida) (Gomez-Pompa y del Amo, 1985; Martínez-Ramos, 1985; Peña-Claros, 2001). A partir de estos resultados es posible plantear que la agrupación basada en la variación en los atributos morfofuncionales permite contribuir a comprender la enorme diversidad de estrategias de uso de recursos y de regeneración de las especies tropicales en el estadio de plántulas, pero no necesariamente en otros estadios de vida.

En términos generales, este trabajo sugiere estrategias que pueden ser útiles al introducir especies en sitios degradados en proyectos de restauración, ya que la evidencia encontrada a partir de la variación de los atributos morfofuncionales de las plántulas permite inferir cuáles son las variables que proporcionan más información sobre las estrategias de uso de los recursos y por lo tanto sobre el éxito de reclutamiento de las especies en distintas etapas de la sucesión secundaria a partir de tierras agrícolas abandonadas.

7.- CONCLUSIONES

- En este trabajo se encontró una marcada variación en la morfología aérea y subterránea en plántulas a lo largo de un gradiente sucesional. Particularmente, en ambientes sucesionales tempranos, donde los recursos del suelo son más limitantes, las especies presentan una mayor eficiencia en la captura de agua y nutrientes que en la captura de luz; mientras que las especies de ambientes tardíos presentan atributos que les permiten una mayor tolerancia a la sombra, como son órganos más gruesos y un mayor despliegue de superficie aérea que subterránea.
- La respuesta plástica de las plántulas a la variación de recursos desde sitios tempranos a sitios tardíos es en general débil y en contra de la dirección esperada en la hipótesis de que las plántulas maximizan la capacidad de captura de los recursos más limitantes del medio. Sin embargo, el análisis de las variables ambientales al nivel de cada individuo podría ser útil para corroborar la conclusión aquí planteada.
- Las correlaciones entre la morfología funcional de las plántulas y el gradiente sucesional de recursos detectadas en este estudio se deben principalmente a los cambios inter-específicos más que a los intra-específicos o variación plástica en la morfología.
- Los análisis de correlación múltiple probaron que los atributos más importantes para explicar las estrategias de uso de recursos de las especies son las relacionadas con el despliegue de superficies por arriba y por abajo del suelo, como son la longitud radicular específica (LRE), la relación entre longitud radicular y área foliar (LR/AF) y la relación entre la profundidad máxima radicular y el área foliar (PMR/AF).
- En contra de lo esperado, la asignación de biomasa a los diferentes órganos no tiene relación directa con la capacidad de captura de recursos, sino probablemente refleje otras

funciones como el almacenamiento de carbono o la defensa, que también son importantes en la estrategia de reclutamiento.

- La estrecha correlación del área foliar específica con otros atributos que definen las estrategias de uso de recursos por arriba y por debajo del suelo de las especies, sugieren que este atributo es un indicador importante de las estrategias morfo-funcionales de las especies.

- La distribución continua de estrategias morfofuncionales entre las especies a lo largo de la cronosecuencia, refleja la amplia gama de respuestas a la disponibilidad de recursos que estas pueden presentar, más allá de las clasificaciones discretas y/o puntuales que se han manejado en la literatura.

- El análisis morfo-funcional de las especies a partir de análisis multivariados permite conocer las estrategias de uso de los recursos de las especies, su respuesta integrada a las condiciones del medio y finalmente hacer predicciones de supervivencia al introducir especies en ambientes degradados, por lo que se propone que el análisis de la morfología funcional de las especies es una herramienta potencialmente útil en proyectos de restauración ecológica.

7. LITERATURA CITADA

- Aide, T. 2000. Clues for tropical forest restoration. *Restoration Ecology* 8(4): 327.
- Aide, T., J. Zimmerman., J. Pascarella., L. Rivera., H. Marcano-Vega. 2000. Forest regeneration in a chronosequence of tropical abandoned pastures: implications for restoration ecology. *Restoration Ecology* 8(4): 328-338.
- Aerts, R. 1999. Interspecific competition in natural plant communities: mechanisms, trade-offs and plant-soil feedbacks. *Journal of Experimental Botany* 50(330): 29-37.
- Bazzaz, F. 1979. The physiological ecology of plant succession. *Annual Review of Ecology and Systematics* 10:351-371.
- Bazzaz, F., T. Pickett. 1980. Physiological ecology of tropical succession: A comparative review. *Annual Review of Ecology and Systematics* 11: 287-310.
- Bazzaz, F. 1996. *Plants in changing environments. Linking physiological, population and community ecology*. Cambridge University Press, Nueva York. Pp. 320.
- Bloor, J., P. Grubb. 2004. Morphological plasticity of shade-tolerant tropical rainforest tree seedlings exposed to light changes. *Functional Ecology* 18: 337-348.
- Brown, S., E. Lugo. 1990. Tropical Secondary Forests. *Journal of Tropical Ecology* 6:1-32.
- Canham, C., R. Kobe., E. Latty., R. Chazdon. 1999. Interspecific and intraspecific variation in tree seedling survival: effects of allocation to roots versus carbohydrate reserves. *Oecologia* 121:1-11.
- Challenger, A. 1998. Utilización y conservación de los ecosistemas terrestres de México. Pasado, presente y futuro. CONABIO. México. Pp 295-359.
- Chiariello, N., H. Mooney, K. Williams. 1989. Growth, carbon allocation and cost of plant tissues. En: Pearcy, R., J. Ehleringer., H. Mooney., P. Rundell (eds). *Plant physiological ecology. Field methods and instrumentation*. Chapman & Hall, New York, Pp 327-365.
- Chokkalingam, U., W. De Jong. 2001. Secondary forest: a working definition and typology. *International Forestry Review* 3(1):19-25.
- Chapin, F. 1991. Effects of multiple environmental stresses on nutrient availability and use. En: Mooney, H. W. Winner., E. Pell. (eds). *Responses of plants to multiple stresses*. Academic Press. EUA. Pp:67-88.
- Chapin F., E. Zavaleta, V. Evinier., R. Taylor., P. Vitousek., H. Reynolds., D. Hooper., S. Lavorel., O. Sala., S. Hobbie., M. Mack. S. Díaz. 2000. Consequences of changing biodiversity. *Nature* 405:234-242.
- Chazdon, R., S. Letcher., M. van Breugel., M. Martínez-Ramos., F. Bongers., B. Finegan. 2006. rates of change in tree communities of secondary Neotropical forests following major disturbances. *Philosophical Transactions of the Royal Society* 362: 273-289.

- Coley, P. 1986. Effects of plant growth rate and leaf lifetime on the amount and type of anti-herbivore defense. *Oecologia* 74(4):531-536.
- Comas, L., T. Bouma., D. Eissenstat. 2002. Linking root traits to potential growth rate in six temperate tree species. *Oecologia* 132:34-43.
- Comas, L., D. Eissenstat. 2004. Linking fine root traits to maximum potential growth rate among 11 mature temperate species. *Functional Ecology* 18:388-397.
- Curtin, F., P. Schulz. 1998. Multiple correlations and bonferroni's correction. *Biological Psychiatry* 44 (8): 775-777.
- De Jong, B., S. Ochoa-Gaona, M. Castillo-Santiago, N. Ramírez-Marcial., M. Cairns. 2000. Carbon Flux and patterns of Land –Use/Land-Cover change in the Selva Lacandona, Mexico. *Ambio* 29 (8):504-511.
- Denslow, J., A. Ellison., R. Sanford. 1998. Treefall gap size effects on above- and below-ground processes in a tropical wet forest. *Journal of Ecology* 86 (4):597-609.
- Dieleman, M. 2002. Composition and structure of seedling communities in tropical forest, Chiapas, México. Tesis Doctorado. Universidad de Wageningen. Wageningen, Holanda. Pp.109.
- Díaz, S., M. Cabido. 2001. Vive la différence: plant functional diversity matters to ecosystem processes. *TRENDS in Ecology & Evolution* 16 (11):647-655.
- Díaz, S., J. Hodgson., K. Thompson, M. Cabido., J. Cornelissen., A. Jalili., G. Montserrat-Martí., J. Grime., F. Zarrinkamar., Y. Asri., S. Band., S. Basconcelo., P. Castro-Díez., G. Funes., B. Hamzehee., M. Khoshnevi., N. Pérez-Harguindeguy., M. Pérez-Rontomé., F. Shirvany., F. Vendramini., S. Yazdani., R. Abbas-Azimi., A. Bogaard., S. Boustani., M. Charles., M. Dehghan., L. de Torres-Espuny., V. Falczuk., J. Guerrero-Campo., A. Hynd., G. Jones., E. Kowsary., F. Kazemi-Saeed., M. Maestro-Martínez., A. Romo-Díez., S. Shaw., B. Izabas., P. Villar-Salvador., M. Zak. 2004. The plant traits that drive ecosystems: evidence from three continents. *Journal of Vegetation Science* 15:295-304.
- Dirzo, R. 1991. Rescate y restauración ecológica de la selva de Los Tuxtlas. *Ciencia y Desarrollo* 97:33-45.
- Dyer, A., D. Goldberg., R. Turkington., C. Sayre. 2001. Effects of growing conditions and source habitat on plant traits and functional group definition. *Functional Ecology* 15: 85-95.
- Eissenstat, D., C. Wells., R. Yanai., J. Whitbeck. 2000. Building roots in a changing environment: implications for root longevity. *New Phytologist* 147:33-42.
- Ellis, A., S. Hubbell., C. Potvin. 2000. In situ field measurements of photosynthetic rates of tropical tree species: a test of the functional group hypothesis. *Canadian Journal of Botany* 78: 1336-1347.

- Ellsworth, D., P. Reich. 1996. Photosynthesis and leaf nitrogen in five amazonian tree species during early secondary succession. *Ecology* 77 (2):518-594.
- Ericsson, T. 1995. Growth and shoot:root ratio of seedlings in relation to nutrient availability. *Plant and Soil* 168-169:205-214.
- Fujimaki, R., R. Taten., N. Tokuchi. 2007. Root development across a chronosequence in a Japan cedar (*Crytomeria japonica* D. Don) plantation. *J. of Forest Research* 12:96-102.
- Gomez-Pompa, A., Del Amo, S. 1985. *Investigaciones sobre la regeneración de selvas altas en Veracruz, México*. Ed. Alambra Mexicana. México, D.F. Pp. 421.
- Gondard, H., S. Jauffret., J. Aronson, S. Lavorel. 2003. Plant functional types: a promising tool for management and restoration of degraded lands. *App. Veg. Sc.* 6:223-234.
- González Gutiérrez María Alejandra. 2000. Patrones de distribución y abundancia de especies arbóreas en Chapul, Chiapas: su relación con la geomorfología. Tesis Licenciatura. ENEP Iztacala. UNAM.
- Grubb, P. 1977. The maintenance of species richness in plant communities: The importance of the regeneration niche. *Biol. rev. cambridge phil. soc.*52:107-145
- Guariguata, M., R. Ostertag. 2001. Neotropical secondary forest succession: changes in structural and functional characteristics. *Forest Ecology and Management* 148:185-206.
- Guerrero-Campo, J., A. Fitter. 2001. Relationships between root characteristics and seed size in two contrasting floras. *Acta Oecologica* 22: 77-85.
- Holl, K. 1999. Factors limiting tropical rain forest regeneration in abandoned pasture: Seed rain, seed germination, microsite and soil. *Biotropica* 31:229-242.
- Hooper, D., M. Solan., A. Symstad., S. Díaz., M. Gessner., N. Buchmann., V. Degrange., P. Grime., F. Hulot., F. Mermillod-Blondin., J. Roy., E. Spehn., L. van Peer. 2002. Species diversity, functional diversity and ecosystem functioning. En: Loreau, M., Naeem, S., Inchausti, P. (eds). *Biodiversity and ecosystem functioning: Synthesis and perspectives*. Oxford University Press.
- Hunt, R. 1982. *Plant Growth Curves. The Functional Approach to Growth Analysis*. Edward Arnold, London.
- Hunt, R., J. Cornelissen. 1997. Components of relative growth rate and their interrelations in 59 temperate plant species. *New Phytologist* 135:396-417.
- Huante, P., E. Rincon., M. Gavito. 1992. Root system analysis of seedlings of seven tree species from a tropical dry forest in Mexico. *Trees-Structure and Function* 6(2):77-82.
- Huante, P., E. Rincón., I. Acosta. 1995. Nutrient availability and growth rate of 34 woody species from a tropical deciduous forest in Mexico. *Functional Ecology* 9:849-858.

- Huante, P., E. Rincón., F. Chapin III. 1998. Effect of changing light availability on nutrient foraging in tropical deciduous tree seedlings. *Oikos* 82:449-458.
- INE, Instituto Nacional de Ecología. 2000. *Programa de Manejo de la Reserva de la Biosfera Montes Azules*. Instituto Nacional de Ecología. Secretaría de Medio Ambiente y Recursos Naturales. México. D.F., México. Pp. 255.
- Joslin, J., M. Wolfe., P. Hanson. 2000. Effects of altered water regimes on forest root systems. *New Phytologist* 147:117-129.
- Kaelke, C., E. Kruger., P. Reich. 2001. Trade-offs in seedling survival, growth and physiology among hardwood species of contrasting successional status along a light-availability gradient. *Canadian Journal of forest research* 31:1602-1616.
- Kitajima, K. 1996. Ecophysiology of tropical tree seedlings. En: Mulkey, R., L. Chadzon., A. Smith. Eds. *Tropical Forest Plant Ecophysiology*. Chapman & Hall. Nueva York. Pp 559-597.
- Kitajima, K., M. Fenner. 2000. Ecology of Seedling Regeneration. En: Fenner, M. (ed): *Seeds: The Ecology of Regeneration in Plant Communities*. 2ª ed. CAB International, Paris. Pp 331-359.
- Kozlowski, T. 2000. Responses of woody plants to human-induced environmental stresses: Issues, problems, and strategies for alleviating stress'. *Critical Reviews in Plant Sciences*. 19 (2): 91-170.
- Kozlowski, T. 2002. Physiological ecology of natural regeneration of harvested and disturbed forest stands: implications for forest management. *For. Ecol. Manag.* 158:195-221.
- Lambers, H., F. Chapin III., T. Pons. 1998. *Plant Physiological Ecology*. Ed. Springer-Verlag, Nueva York Pp. 540.
- Llambí, L., M. Fontaine., F. Rada., B. Saugier., L. Sarmiento. 2003. Ecophysiology of dominant plant species during old-field sucesión in a high tropical andean ecosystem. *Artic, antartic and alpine research* 35 (4):447-453.
- Laurance, W. 1999. Reflections on the tropical deforestation crisis. *Biol. Conserv.* 91: 109-117.
- Lazcano-Barrero, M., E. Góngora-Arones, R. Vogt. 1992. Anfibios y Reptiles de la Selva Lacandona. En: *Reserva de la Biosfera Montes Azules, Selva Lacandona: Investigación para su Conservación*. Vásquez-Sánchez, M. y M. Ramos (eds). Publ. Esp. Ecosfera, 1:145-171.
- Lavorel, S., S. McIntyre., J. Landsberg., T. Forbes. 1997. Plant functional classifications: from general groups to specific groups based on response to disturbance. *Trends in Ecology and Evolution* 12:474-478.
- Lavorel, S., B. Touzard., J. Lebeton., B. Clément. 1998. Identifying functional groups for response to disturbance in an abandoned pasture. *Acta Oecologica* 19(3):227-240.

- Levang-Brilz, N., M. Biondini. 2002. Growth rate, root development and nutrient uptake of 55 plant species from the Great Plains Grasslands, USA. *Plant Ecology* 165: 117-144.
- López-Bucio, J., A. Cruz-Ramírez., L. Herrera-Estrella. 2003. The role of nutrient availability in regulating root architecture. *Current opinion in plant biology* 6:280-287.
- Martínez, E., C. Ramos., F. Chiang. 1994. Listado florístico de la Lacandona, Chiapas. *Boletín de la Sociedad Botánica de México*, 54:99-177.
- Martínez-Ramos, M. 1985. Aspectos sinecológicos del proceso de regeneración natural de una selva alta perenifolia. Tesis Licenciatura. Facultad de Ciencias. UNAM.
- Masera, O., M. Ordoñez., R. Dirzo. 1997. Carbon Emissions from mexican forests: Current situation and long term scenarios. *Climatic Change*. 35:265-295.
- Medellin, R. 1994. Mammal Diversity and Conservation in the Selva Lacandona, Chiapas, Mexico. *Conservation Biology* 8(3):780-799.
- Melillo, J., A. McGuire., D. Kicklighter., B. Moore., C. Vorosmarty., A. Schloss. 1993. Global climate change and terrestrial net primary production. *Nature* 363: 234-241.
- Mendoza, E., R. Dirzo. 1999. Deforestation in Lacandonia (southeast Mexico): evidence for the declaration of the northernmost tropical hot-spot. *Biodiversity and Conservation* 8:1621-1641.
- Moron, M. 1992. Estado actual del conocimiento sobre los insectos de la Selva Lacandona. En: *Reserva de la Biosfera Montes Azules, Selva Lacandona: Investigación para su Conservación*. Vásquez-Sánchez, M. y M. Ramos (eds). Publ. Esp. Exosfera, 1:119-134.
- Myster, R. 2004. Post-agricultural invasion, establishment and growth of neotropical trees. *The botanical review* 70(4):381-402.
- Nicotra, A., N. Babicka., M. Westoby. 2002. Seedling root anatomy and morphology: an examination of ecological differentiation with rainfall using phylogenetically independent contrasts. *Oecologia* 130:136-145.
- Nuñez-Farfán, J. 1985. Aspectos ecológicos de especies pioneras en la selva húmeda. Tesis Biólogo. Facultad de Ciencias. UNAM. 235 p.
- Nuñez-Farfán, J., R. Dirzo. 1988. Within-gap spatial heterogeneity and seedling performance in a mexican tropical forest. *Oikos* 51:274-284.
- Paz, H., S. Mazer., M. Martínez-Ramos. 1999. Seed mass, seedling emergente and environmental factors in seven rain forest *Psychotria* (Rubiaceae). *Ecology* 80(5): 1594-1606.
- Paz, H. 2003. Root-Shoot allocation and root architecture in seedlings: Variation among forest sites, microhabitats and ecological groups. *Biotropica* 35(3):318-332.

- Peña-Claros, M. 2001. *Secondary forest succession. Processes affecting the regeneration of Bolivian tree species*. PROMAB Scientific Series 1. Promab, Riberalta, Bolivia. PhD Dissertation, Utrecht University, Utrecht. Pp 170.
- Peña-Claros, M. 2003. Changes in forest structure and species composition during secondary forest succession in the Bolivian Amazon. *Biotropica* 35: 450-461.
- Poorter, H., C. Remkes. 1990. Leaf area ratio and net assimilation rate of 24 wild species differing in relative growth rate. *Oecologia* 83: 553-559.
- Poorter, L. 1999. Growth responses of 15 rain-forest tree species to a light gradient: the relative importance of morphological and physiological traits. *Functional Ecology*. 13: 396-410.
- Poorter, L. 2001. Light-dependent changes in biomass allocation and their importance for growth of rain forest tree species. *Functional Ecology* 15:113-123.
- Poorter, L., E. Arets. 2003. Light environment and tree strategies in a Bolivian tropical moist forest: an evaluation of the light partitioning hypothesis. *Plant Ecology* 166:295-306.
- Pury, S., L. Swamy. 2001. Growth and biomass production in *Azadirachta indica* seedlings in response to nutrients (N and P) and moisture stress. *Agroforestry Systems* 51:57-68
- Raaimakers, D., H. Lambers. 1996. Response to phosphorous supply of tropical tree seedlings: a comparison between pioneer species (*Tapirari obtusa* (Benth) Mitchell) and a climax species (*Lecythis corrugata* Poit) *New Phytologist* 132:97-102.
- Reader, R., A. Jalili., P. Grime., R. Spencer., N. Matthews. 1993. A comparative study of plasticity in seedling rooting depth in drying soil. *Journal of Ecology* 81(3):543-550.
- Reich, P., M. Walters., D. Ellsworth.1997. From tropics to tundra: Global convergence in plant functioning. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA* 94:13730-13734.
- Reich, P., G. Tjoelker., M. Walters., D. Vanderklein., C. Buschena. 1998. Close association of RGR, leaf and root morphology, seed mass and shade tolerance in seedlings of nine boreal tree species grown in high and low light. *Functional Ecology* 12:327-338.
- Reich, P., D. Ellsworth., M. Walters., J. Vose., C. Gresham., J. Volin., W. Bowman. 1999. Generality of leaf trait relationships: a test across six biomes. *Ecology* 80(6):1955-1969.
- Ribeiro, R., G. Souza., R. Oliveira., E. Machado. 2005. Photosynthetic responses of tropical tree species from different successional groups under contrasting irradiance conditions. *Revista Brasileira de Botanica* 28(1): 149-161
- Ryser, P., L. Eek. 2000. Consequences of phenotypic plasticity vs. interspecific differences in leaf and root traits for acquisition of aboveground and belowground resources. *American Journal of Botany*. 87(3):402-411.
- Rusch, G., Pausas, J.G., Lepš, J., 2003. Plant functional types in relation to disturbance and land use: introduction. *Journal of Vegetation Science* 14:307-310.

- Sanford, R. L., E. Cuevas, E. 1996. Root growth and rhizosphere interactions in tropical forests. En: Mulkey, S, S., Chazdon, R., Smith, A. (eds). *Tropical Forest Plant Ecophysiology*. Chapman & Hall, Nueva York. Pp 268-300.
- Siebe, C.; Martínez-Ramos; G. Segura-Warnholtz; J.Rodríguez-Velázquez y S.Sanches-Beltrán.1995. Soil and vegetation patterns in the tropical rain forest at Chajul Southeast México p. 40-58 en: (Simorangkir, ed.) Proceeding of International Congress on Soils of Tropical Forest Ecosystems. 3^d Conference on Forest Soils (ISSS – AISS – IBG). Volume 8. Mulawarman University Press, Samarinda, Indonesia.
- Shenk, H., R. Jackson. 2002. Rooting depths, lateral root spreads and below-ground/above-ground allometries of plants in water-limited ecosystems. *Journal of Ecology* 90:480-494.
- Shiple, B., R. Peters. 1990. A test of the Tilman model of plant strategies: relative growth rate and biomass partitioning. *American Naturalist* 136:139-153.
- Shiple, B., J. Almeida-Cortez. 2002. Interspecific consistency and intraspecific variability of specific leaf area with respect to irradiance and nutrient availability. *Ecoscience* 10(1):74-79.
- Shiple, B., D. Meziane. 2002. The balanced-growth hypothesis and the allometry of leaf and root biomass allocation. *Functional Ecology* 16:326-331.
- Sobrado, M. 2003. Hydraulic characteristics and leaf water use efficiency in trees from tropical montane habitats. *Trees* 17:400-406
- Swaine, M., T. Withmore. 1988. On the definition of ecological species groups in tropical rain forests. *Vegetatio* 75:81-86.
- Tilman, D. 1988. *Plant strategies and the dynamics and structure of plant communities*. Princeton University Press, Princeton, NJ.
- Tilman, D. 1990. Constraints and tradeoffs: Toward a predictive theory of competition and succession. *Oikos* 58:3-15.
- Thomas, K., P. Ewing. 1996. *Rootedge: software for measuring root length from desktop scanner images*. Agricultural Research Service, Ames, Iowa, USA.
- Uhl., R. Buschbacher & E. A. S. Serrao. 1988. Abandoned pastures in eastern Amazonia. I. Patterns of plant succession. *Journal of Ecology* 73:663–681.
- Valladares, F., D. Sanchez-Gomez., M. Zavala. 2006. Quantitative estimation of phenotypic plasticity: bridging the gap between the evolutionary concept and its ecological applications. *Journal of Ecology*. 94:1103-1116.
- Van Breugel, M., M. Martínez-Ramos., F. Bongers. 2006. Community dynamics during early secondary succession in Mexican tropical rain forests. *J. Trop. Ecol.* 22: 663-674.

- Van Breugel, M., F. Bongers. M. Martínez-Ramos. 2007. Species dynamics during early secondary forest succession: Recruitment, mortality and species turnover. *Biotropica* 35(5): 610-619.
- Vásquez-Sánchez, M. A., M. A. Ramos (eds). 1992. *Reserva de la Biosfera Montes Azules, Selva Lacandona: Investigación para su conservación*. Centro de Estudios para la Conservación de los Recursos Naturales, A.C. San Cristóbal de las Casas, Chiapas. México. Publ. Esp. Ecósfera 1. 436 pp.
- Walters, M., P. Reich. 1999. Low light carbon balance and shade tolerance in the seedlings of woody plants: do winter deciduous and broadleaved evergreen species differ? *New Phytologist* 143:143-154.
- Wardle, D., K. Bonner., G. Barker. 2002. Linkages between plant litter decomposition, litter quality and vegetation responses to herbivores. *Functional Ecology* 16:585-595.
- Wright, I., M. Westoby. 1999. Differences in seedling growth behaviour among species: trait correlations across species, and trait shifts along nutrient compared to rainfall gradients. *Journal of Ecology* 87:85-97.
- Wright, I., M. Westoby. 2000. Cross-species relationships between seedling relative growth rate, nitrogen productivity and root vs. leaf function in 28 Australian woody species. *Functional Ecology* 14:97-107.
- Westoby, M., D. Falster., A. Moles., P. Vesk., I. Wright. 2002. Plant ecological strategies: some leading dimensions of variation between species. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 33:125-159.
- Whitmore, T. 1996. A review of some aspects of tropical rain forest seedling ecology with suggestions for further enquiry. En: Swaine, M. Ed, *The ecology of tropical forest tree seedlings*. Man and the Biosphere Series, 17. Unesco, Paris. Pp 3-39.
- Yanagisawa, N., N. Fujita. 1999. Different distribution patterns of woody species on a slope in relation to vertical root distribution and dynamics of soil moisture profiles. *Ecological Research* 14:165-177.

8. ANEXO

Tabla 1. Lista de especies colectadas en todos los sitios sucesionales.

Familia	Especie	Abreviatura	Estrategia
Fabaceae	<i>Acacia hayesii</i>	Aca1	intermedia
Fabaceae	<i>Acacia sp.</i>	Aca2	tolerante
Euphorbiaceae	<i>Alchornea latifolia</i>	Alla	tolerante
Moraceae	<i>Brosimum alicastrum</i>	Bral	tolerante
Moraceae	<i>Brosimum guianense</i>	Brco	tolerante
Moraceae	<i>Brosimum costaricanum</i>	Brco	tolerante
Burseraceae	<i>Bursera simaruba</i>	Busi	intermedia
Moraceae	<i>Castilla elastica</i>	Cael	intermedia
urticaceae	<i>Cecropia peltata</i>	Cepe	pionera
Boraginaceae	<i>Cordia alliodora</i>	Coal	intermedia
Euphorbiaceae	<i>Croton schiedanus</i>	Crsc	tolerante
Annonaceae	<i>Cymbopetalum sp</i>	Cymb	tolerante
Fabaceae	<i>Dialium guianense</i>	Digu	tolerante
Meliaceae	<i>Guarea glabra</i>	Gusp	tolerante
Fabaceae	<i>Inga pavoniana</i>	Inpa	intermedia
Malvaceae	<i>Ochroma pyramidale</i>	Ochr	pionera
Araliaceae	<i>Oreopanax peltatus</i>	Orpe	pionera
Sapotaceae	<i>Pouteria sp</i>	Posp	intermedia
Fabaceae	<i>Pterocarpus rohrii</i>	Ptro	tolerante
Rubiaceae	<i>Psychotria cuspidata</i>	Pscu	intermedia
Rubiaceae	<i>Psychotria tomentosa</i>	Psto	intermedia
Rubiaceae	<i>Psychotria sp 1</i>	Psy1	intermedia
Rubiaceae	<i>Psychotria sp 2</i>	Psy2	intermedia
Fabaceae	<i>Schizolobium parahyba</i>	Scpa	pionera
Monimiaceae	<i>Siparuna andina</i>	Sipa	pionera
Anacardiaceae	<i>Spondias mombin</i>	Spmo	intermedia
Apocynaceae	<i>Thevetia ahouai</i>	Thah	pionera
Apocynaceae	<i>Tabernaemontana alba</i>	Taal	pionera
Ulmaceae	<i>Trema micrantha</i>	Trmi	pionera
Meliaceae	<i>Trichilia erythrocarpa.</i>	Trichi	intermedia
Malvaceae	<i>Trichospermum galeotti</i>	Trga	pionera
moraceae	<i>Trophis racemosa</i>	Trop	tolerante
Fabaceae	<i>Vatairea lundellii</i>	Valu	intermedia
vochysiaceae	<i>Vochisya guatemalense</i>	Bogu	intermedia
Annonaceae	<i>Xylopiya frutescens</i>	Xyfr	pionera
Rutaceae	<i>Zanthoxylum procerum</i>	Zantox	intermedia

Tabla 2. Especies colectadas en sitios con 5 edades sucesionales: 5.5 años, 10 años, 15 años y 22 años. Se muestran las estrategias sucesionales (E) de cada especie: P= pionera, I= intermedia, T= tolerante.

5.5 años	E	10 años	E	15 años	E	22 años		Selva Madura	E
<i>Acacia hayesii</i>	I	<i>Acacia hayesii</i>	I	<i>Bursera simaruba</i>	I	<i>Acacia hayesii</i>	I	<i>Acacia hayesii</i>	I
<i>Alchornea latifolia</i>	T	<i>Alchornea latifolia</i>	T	<i>Cecropia peltata</i>	P	<i>Alchornea latifolia</i>	T	<i>Acacia sp.</i>	I
<i>Brosimum costaricanum</i>	T	<i>Brosimum costaricanum</i>	T	<i>Cordia alliodora</i>	I	<i>Brosimum alicastrum</i>	T	<i>Brosimum alicastrum</i>	T
<i>Bursera simaruba</i>	I	<i>Brosimum guianense</i>	T	<i>Ochroma pyramidale</i>	P	<i>Brosimum costaricanum</i>	T	<i>Brosimum costaricanum</i>	T
<i>Castilla elastica</i>	I	<i>Bursera simaruba</i>	I	<i>Oreopanax peltatus</i>	P	<i>Brosimum guianense</i>	T	<i>Brosimum guianense</i>	T
<i>Cecropia peltata</i>	P	<i>Castilla elastica</i>	I	<i>Psychotria tomentosa</i>	I	<i>Bursera simaruba</i>	I	<i>Bursera simaruba</i>	I
<i>Cordia alliodora</i>	I	<i>Cecropia peltata</i>	P	<i>Siparuna andina</i>	P	<i>Castilla elastica</i>	I	<i>Castilla elastica</i>	I
<i>Inga pavoniana</i>	I	<i>Cordia alliodora</i>	I	<i>Spondias mombin</i>	I	<i>Cordia alliodora</i>	I	<i>Cymbopetalum sp.</i>	T
<i>Ochroma pyramidale</i>	P	<i>Croton schiedeanaus</i>	T	<i>Thevetia ahouai</i>	P	<i>Croton schiedeanaus</i>	T	<i>Dialium guianense</i>	T
<i>Oreopanax peltatus</i>	P	<i>Inga pavoneana</i>	I	<i>Trema micrantha</i>	P	<i>Guarea glabra</i>	T	<i>Guarea glabra</i>	T
<i>Spondias mombin</i>	I	<i>Oreopanax peltatus</i>	P	<i>Trichillia erythrocarpa</i>	I	<i>Inga pavoniana</i>	I	<i>Inga pavoniana</i>	I
<i>Tabernaemontana alba</i>	P	<i>Spondias mombin</i>	I	<i>Trichospermum galeotti</i>	P	<i>Pouteria sp</i>	I	<i>Pterocarpus rohrii</i>	T
<i>Xylopia frutescens</i>	P	<i>Tabernaemontana alba</i>	P	<i>Vatairea lundellii</i>	I	<i>Schizolobium parahyba</i>	t	<i>Schizolobium parahyba</i>	T
<i>Trichospermum galeotti</i>	P	<i>Trichospermum galeotti</i>	P	<i>Xylopia frutescens</i>	P	<i>Spondias mombin</i>	I	<i>Spondias mombin</i>	I
<i>Vatairea lundellii</i>	I			<i>Zanthoxylum procerum</i>	I	<i>Tabernaemontana alba</i>	P	<i>Tabernaemontana alba</i>	P
<i>Zanthoxylum procerum</i>	I					<i>Vatairea lundellii</i>	I	<i>Trophis racemosa</i>	T
						<i>Vochisya guatemalense</i>	I	<i>Vatairea lundellii</i>	I
						<i>Zanthoxylum procerum</i>	I	<i>Xylopia frutescens</i>	P

Tabla 3. Regresiones lineales sin ponderar y ponderadas de atributos morfo-funcionales en la comunidad de plántulas a lo largo del perfil sucesional.

Variable	gl	Regresiones sin ponderar		Regresiones ponderadas	
		R ²	P	R ²	P
Relación biomasa subterránea/ biomasa aérea	58	0.003	0.605	0.05	0.10
Área foliar específica	58	0.081	0.0099	0.15	0.003
Longitud radicular específica	58	0.109	0.0025	0.27	0.0001
Fracción de área foliar	58	0.138	0.0007	0.28	0.0001
Longitud radicular total / área foliar	58	0.107	0.0029	0.25	0.0001
Profundidad máxima radicular / área foliar	58	0.062	0.025	0.12	0.007

Tabla 4. Regresiones lineales ponderadas y sin ponderar sin Outliers de atributos morfo-funcionales en la comunidad de plántulas a lo largo del perfil sucesional

Variable	gl	Outliers	Regresiones sin ponderar		Regresiones ponderadas	
			R ²	P	R ²	P
Relación biomasa subterránea/ biomasa aérea	57	1	0.00477	0.542	0.039	0.07
Área foliar específica	56	2	0.0863	0.0086	0.146	0.0028
Longitud radicular específica	55	3	0.1157	0.0023	0.204	0.0004
Fracción de área foliar	56	2	0.151	0.0004	0.286	0.0001
Longitud radicular total / área foliar	56	2	0.124	0.0014	0.253	0.0001
Profundidad máxima radicular / área foliar	55	3	0.065	0.0238	0.119	0.0068