



**UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO**  
**POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS**  
FACULTAD DE CIENCIAS  
ECOLOGÍA

**ATRIBUTOS FUNCIONALES Y DESEMPEÑO DE ESPECIES ARBÓREAS DURANTE  
LA SUCESIÓN SECUNDARIA DE UN BOSQUE TROPICAL CADUCIFOLIO**

**TESIS**

QUE PARA OPTAR POR EL GRADO DE:  
**MAESTRA EN CIENCIAS BIOLÓGICAS**

PRESENTA:

**ISABEL EUNICE ROMERO PÉREZ**

TUTOR PRINCIPAL DE TESIS: DR. JORGE ARTURO MEAVE DEL CASTILLO  
FACULTAD DE CIENCIAS

COMITÉ TUTOR: DRA. ROSA IRMA TREJO VÁZQUEZ  
INSTITUTO DE GEOGRAFÍA

DR. HORACIO ARMANDO PAZ HERNÁNDEZ  
CENTRO DE INVESTIGACIONES EN ECOSISTEMAS

MÉXICO, D.F. OCTUBRE, 2014



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.





**UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO**  
**POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS**  
FACULTAD DE CIENCIAS  
ECOLOGÍA

**ATRIBUTOS FUNCIONALES Y DESEMPEÑO DE ESPECIES ARBÓREAS DURANTE  
LA SUCESIÓN SECUNDARIA DE UN BOSQUE TROPICAL CADUCIFOLIO**

**TESIS**

QUE PARA OPTAR POR EL GRADO DE:

**MAESTRA EN CIENCIAS BIOLÓGICAS**

PRESENTA:

**ISABEL EUNICE ROMERO PÉREZ**

**TUTOR PRINCIPAL DE TESIS: DR. JORGE ARTURO MEAVE DEL CASTILLO**  
FACULTAD DE CIENCIAS

**COMITÉ TUTOR: DRA. ROSA IRMA TREJO VÁZQUEZ**  
INSTITUTO DE GEOGRAFÍA  
**DR. HORACIO ARMANDO PAZ HERNÁNDEZ**  
CENTRO DE INVESTIGACIONES EN ECOSISTEMAS

**MÉXICO, D.F., OCTUBRE, 2014**



UNIVERSIDAD NACIONAL  
AUTÓNOMA DE  
MÉXICO

POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS  
FACULTAD DE CIENCIAS  
DIVISIÓN DE ESTUDIOS DE POSGRADO

OFICIO FCIE/DEP/443/14

ASUNTO: Oficio de Jurado

**Dr. Isidro Ávila Martínez**  
**Director General de Administración Escolar, UNAM**  
**Presente**

Me permito informar a usted que en la reunión ordinaria del Comité Académico del Posgrado en Ciencias Biológicas, celebrada el día **12 de mayo de 2014** se aprobó el siguiente jurado para el examen de grado de **MAESTRA EN CIENCIAS BIOLÓGICAS** en el campo de conocimiento **Ecología** de del (la) alumno (a) **ROMERO PÉREZ ISABEL EUNICE** con número de cuenta **302630707** con la tesis titulada **"Atributos funcionales y desempeño de especies arbóreas durante la sucesión secundaria de un bosque tropical caducifolio"**, realizada bajo la dirección del (la) **DR. JORGE ARTURO MEAVE DEL CASTILLO**:

Presidente: DRA. MARÍA DEL CONSUELO BONFIL SANDERS  
Vocal: DRA. TERESA MARGARITA TERRAZAS SALGADO  
Secretario: DRA. ROSA IRMA TREJO VÁZQUEZ  
Suplente: DR. JOSÉ ALEJANDRO ZAVALA HURTADO  
Suplente: DR. HORACIO ARMANDO PAZ HERNÁNDEZ

Sin otro particular, me es grato enviarle un cordial saludo.

**Atentamente**  
"POR MI RAZA HABLARA EL ESPÍRITU"  
Cd. Universitaria, D.F., a 25 de agosto de 2014

Dra. María del Coro Arizmendi Arriaga  
Coordinadora del Programa

MCAA/MJFM/ASR/grf\*



DIVISION DE ESTUDIOS  
DE POSGRADO

## **AGRADECIMIENTOS**

Le agradezco al Posgrado en Ciencias Biológicas de la Universidad Nacional Autónoma de México (UNAM).

Agradezco a CONACyT por la beca otorgada (270104) para cursar mis estudios de Posgrado, y también por otorgar el financiamiento (CB-2009-01-128136) para realizar este proyecto de investigación. Asimismo, doy gracias al programa de Apoyo a los Estudios de Posgrado (PAEP, UNAM).

Les agradezco a los miembros del Comité Tutor: Dr. Jorge Arturo Meave del Castillo, Dra. Rosa Irma Trejo Vásquez y Dr. Horacio Armando Paz Hernández, por sus continuas asesorías, evaluaciones y aportaciones, las cuales fueron fundamentales durante el desarrollo de este trabajo.



## AGRADECIMIENTOS A TÍTULO PERSONAL

Quiero agradecer especialmente a mi asesor Jorge Meave. Gracias Jorge, por dirigir esta tesis con dedicación, paciencia, detalle y alegría, gracias por impulsar mi aprendizaje y por tu enorme contribución a mi formación académica durante todos estos años. Y gracias por compartir conmigo tu admirable y grandiosa virtud para transmitir el conocimiento y el entendimiento (mejor conocida como “el aura”).

Gracias a los miembros del jurado por aceptar revisar este trabajo y por contribuir a mejorarlo: Irma Trejo, Teresa Terrazas, Consuelo Bonfil, Alejandro Zavala y Horacio Paz.

Gracias a Edwin Lebrija y a Eva van den Elzen, ya que sus proyectos de investigación hicieron posible esta tesis.

Agradezco a Horacio Paz por su apoyo, su tiempo y sus ideas geniales, en especial durante una fase crucial de la obtención y el análisis de los resultados de esta tesis.

Agradezco a los maestros de las materias que cursé durante el Posgrado porque sus enseñanzas fueron básicas en mi desarrollo profesional y en el desarrollo de esta tesis, en especial agradezco a Jaime Zúñiga, Carlos Martorell y Teresa Terrazas.

Muchas gracias a Gerardo, Manuel, Ulises y Baudel por su indispensable ayuda en el trabajo de campo (hubiera sido imposible sin ustedes), y por hacerlo tan ameno y divertido. Gracias a la familia Reyes Manuel por su hospitalidad, en especial a Clau, porque su deliciosa y abundante comida me dio fuerzas en el campo. Gracias a Lito (Baudel), Brayan y Aldo (Caldu bere) por alegrar siempre los días que duró el trabajo de campo.

Gracias a mis amigos Flor (Jlowersn) y Chucho por ayudarme en el proceso de obtener la base de datos final y los primeros análisis, muchas gracias por hacer tan tan tan divertidos los días que duró ese proceso.

Agradezco a Frans Bongers por su apoyo, ideas, sugerencias y comentarios, así como a Lourens Poorter.



Por ayudarme a aclarar mis ideas, por escucharme y por sus sugerencias, gracias Edgar González y a Marce, también a Gina y a Betito. Gracias a Marce y a Fruts (Rodrigo) por ayudarme con las tablas dinámicas y con las fórmulas chorizo de Excel, sin su ayuda, en lugar de horas me hubiera tardado meses. Gracias a todos mis compañeros del Laboratorio de Ecología, soy afortunada por pertenecer a un grupo de trabajo con integrantes brillantes y divertidos, gracias por escucharme y por sus aportaciones, son un muégano genial aspirador de comida.

Agradezco a Eduardo Pérez por sus contribuciones relacionadas con la identidad taxonómica de las especies que incluyó este estudio.

A Marco Romero le agradezco el apoyo técnico brindado en relación al equipo de cómputo y por ayudarme con el formato de la versión final de esta tesis.

Agradezco a Mónica (Control de calidad), líder del equipo motivacional de titulación, y a Kurt.

Gracias a mi familia, por su cariño y su apoyo, por estar al pendiente de mí siempre. En especial gracias a ti Mamá (Bióloga) por innumerables razones, muchas, hartas, esta tesis es una forma de agradecerte. Gracias papá por estar, por tus consejos y por tu apoyo incondicional. Y gracias a Santi, desde que existes, has sido motivo de una inmensa alegría y unión en la familia (algún día podrás leer y entender estas palabras). Quiero expresar aquí lo importante que fue la presencia de mi querido Apá en mi vida, y aunque no estaba escrito que pudiera compartir mis vivencias y logros con él, le agradezco infinitamente por haber soñado con el día en que su pequeña nieta llegaría hasta donde he llegado.

Gracias a mis amigos, por formar parte de mi vida y por compartir tantas risas y locuras: Marcus (ooo x  $n$ ), Montu, María, Pancho (hermanito), Amita, Bopt, Mariana Megami, amiwis Chío, Berry, Ro, Biancus, Ale y Chío *thuringensis*. Gracias a Tanis, por impulsarme a esforzarme, a Ale, Adri, Sandra y Edurniana (la hippie). También agradezco a mis maestros y amigos Ale y Rashid, quienes me introdujeron al maravilloso mundo de la danza y de la música, y me enseñaron (o al menos lo intentaron) disciplina y dedicación.

*Al que concibió mi existencia y todo lo que hay en ella*

*A mis padres: Lourdes y Ramiro*

*y a mi Apá, quien está siempre conmigo, lo llevo en mi corazón*

*“Estamos en la posición de un niño que entra en una biblioteca llena con libros en muchos lenguajes diferentes. El niño sabe que en esos libros debe haber algo escrito, pero no sabe qué. Sospecha levemente que hay un orden misterioso en el ordenamiento de esos libros, pero no sabe cuál es.”*

*Albert Einstein. "Glimpses of the Great", G. S. Viereck, 1930.*

# ÍNDICE

## RESUMEN

## ABSTRACT

<b>1. INTRODUCCIÓN</b> .....	1
1.1. Presentación del estudio .....	1
1.2. Sucesión secundaria en el bosque tropical caducifolio.....	3
1.3. Relación entre los atributos funcionales y el desempeño de las especies .....	4
1.4. Antecedentes del estudio .....	6
1.5. Objetivos.....	6
1.6. Hipótesis y predicciones .....	7
<b>2. DESCRIPCIÓN DE LA ZONA DE ESTUDIO</b> .....	10
2.1 Localización geográfica .....	10
2.2 Geomorfología y suelos .....	10
2.3 Clima .....	10
2.4 Heterogeneidad de la vegetación .....	11
2.5 Estado de conservación de la vegetación .....	12
<b>3. MÉTODOS</b> .....	13
3.1. Selección de especies sucesionales.....	13
3.2. Trabajo de campo .....	14
3.2.1. Características de los sitios permanentes de la cronosecuencia sucesional .....	14
3.2.2. Muestreo de la vegetación .....	14
3.3. Evaluación del desempeño de las especies durante la sucesión.....	15
3.3.1. Variables de desempeño.....	15
3.3.1.1. Presencia.....	16
3.3.1.2. Densidad.....	16
3.3.1.3. Área basal .....	16

3.3.1.4. Tasas relativas de crecimiento.....	17
3.3.1.5. Tasas de mortalidad .....	17
3.4. Relación del desempeño con la edad sucesional.....	17
3.4.1. Área basal .....	17
3.4.2. Tasas relativas de crecimiento .....	19
3.4.3. Tasas de mortalidad.....	19
3.5. Relación entre los atributos funcionales y el desempeño de las especies .....	19
3.5.1 Variación de los atributos funcionales en las especies de estudio.....	19
3.5.2. Efecto de los atributos funcionales sobre el desempeño sucesional de las especies .....	20
<b>4. RESULTADOS .....</b>	<b>21</b>
4.1 Desempeño de las especies durante la sucesión secundaria .....	21
4.1.1 Presencia de las especies en las distintas edades sucesionales .....	21
4.1.2 Densidad y área basal de las especies por edad sucesional.....	23
4.1.3 Tasas relativas de crecimiento promedio de las especies en cada edad sucesional .....	29
4.1.4 Tasas de mortalidad de las especies en cada edad sucesional.....	29
4.2. Variación de los atributos funcionales de las especies de estudio.....	34
4.3. Relación de los atributos funcionales de las especies con su desempeño sucesional .....	37
4.3.1. Variación de los atributos funcionales de las especies y patrones de presencia en el gradiente sucesional .....	37
4.3.2. Relación entre los atributos funcionales y el área basal de las especies en el gradiente sucesional.....	38
4.3.3. Especies con atributos y desempeño sucesional similares.....	41
4.3.4. Patrones de acumulación de área basal de las especies en cada edad sucesional .....	42
<b>5. DISCUSIÓN Y CONCLUSIONES.....</b>	<b>45</b>
5.1. Desempeño sucesional de las especies .....	45
5.1.1. Presencia de las especies a lo largo de la sucesión.....	45
5.1.2. Acumulación de área basal .....	47

5.1.3. Tasa de acumulación de área basal .....	48
5.1.4. Tasa de mortalidad .....	49
5.1.5. Desempeño de la especie oportunista principal .....	50
5.2. ¿Hay una relación entre los atributos funcionales de las especies y su desempeño sucesional? .....	51
5.2.1. Las funciones teóricas de los atributos relevantes.....	52
5.2.2. Relación entre los atributos funcionales de la especie oportunista principal y su desempeño sucesional .....	55
5.2.3. ¿Por qué la mayoría de los atributos no se relacionaron con el desempeño sucesional? .....	55
5.3. ¿Grupos funcionales o sólo conjuntos de especies morfológicamente parecidas? .....	56
5.4. Conclusiones finales.....	58
<b>6. LITERATURA CITADA.....</b>	<b>59</b>
<b>ANEXOS.....</b>	<b>71</b>

## LISTA DE FIGURAS Y CUADROS

Figura 1. Dirección de los cambios en los factores ambientales sucesionales, y atributos ventajosos.....	8
Figura 2. Esquema predictivo de las hipótesis y las predicciones planteadas.....	9
Figura 3. Localización del área de estudio.....	11
Figura 4. Ejemplificación del diseño de muestreo.....	15
Figura 5. Presencia de las especies sucesionales en cada edad.....	22
Figura 6. Trayectorias de la densidad de individuos de algunas especies a lo largo del gradiente.....	24
Cuadro 1. Descripción del cambio en el área basal de las especies con respecto a la edad.....	25
Figura 7. Forma de la relación entre el área basal y la edad sucesional.....	27
Figura 8. Relación entre la edad sucesional y el área basal y algunas especies.....	27
Figura 9. Edades indicadas por los modelos de cada una de las veinte especies cuya área basal se relacionó con la edad sucesional.....	28
Figura 10. Gráficas de las especies cuya tasa relativa de crecimiento promedio del área basal está influenciada por la edad sucesional.....	30
Cuadro 2. Relación entre las tasas relativas de crecimiento de cada especie y la edad.....	31
Figura 11. Tasa de mortalidad anual promedio de las especies sucesionales.....	32
Figura 12. Gráficas de las tasas de mortalidad anual de algunas especies.....	33
Cuadro 3. Correlaciones de cada componente principal con los atributos funcionales.....	35
Figura 13. Análisis de componentes principales de los 14 atributos funcionales continuos de 50 especies sucesionales.....	36
Figura 14. ACP que muestra los atributos de 50 especies correlacionados con cada CP del ACP anterior.....	37
Cuadro 4. Análisis de componentes principales (ACP) que incluye sólo a las 20 especies cuya área basal dependió de la edad sucesional y sus 14 atributos funcionales.....	39
Figura 15. ACP de las 20 especies cuya área basal depende de la edad sucesional y sus 14 atributos funcionales.....	40
Figura 16. Regresiones no lineales: atributos funcionales (x), edad sucesional óptima de dominancia de las especies con un patrón definido (y).....	41
Figura 17. Ejemplos de relaciones no significativas ( $P > 0.05$ ) entre cuatro atributos funcionales (x) y la edad sucesional óptima de dominancia de las especies (y) con un patrón definido.....	44
Figura 18. Dirección de los cambios en los factores ambientales a lo largo del gradiente sucesional y los cuatro atributos que se relacionaron con la cantidad de área basal acumulada de veinte especies sucesionales.....	53

## RESUMEN

Las especies de plantas que se presentan de manera secuencial en un proceso sucesional poseen distintos rasgos que les confieren habilidades diferentes de tolerar las condiciones bióticas y abióticas propias de cada edad sucesional, así como de capturar y usar los recursos disponibles en ellas. Estas características, denominadas atributos funcionales, influyen en la relación de las plantas con su ambiente, por lo que teóricamente afectan su desempeño. En este estudio se evaluó la relación entre los atributos funcionales y el desempeño de 50 especies arbóreas durante la sucesión secundaria de un bosque tropical caducifolio. Las variables de desempeño (presencia, área basal, tasa de crecimiento y tasa de mortalidad) se calcularon a partir de datos obtenidos en nueve censos anuales de vegetación secundaria, en un bosque tropical caducifolio, de 15 sitios permanentes que conforman una cronosecuencia (0 a 67 años de edad). Se utilizaron 14 atributos funcionales continuos medidos en un estudio previo. Por medio de análisis de regresión se examinó la relación entre las variables de desempeño y la edad sucesional; asimismo, se evaluó el efecto de los atributos funcionales de cada especie sobre dichas variables. Se encontró que una vez que las especies se incorporan a las comunidades sucesionales permanecen hasta edades avanzadas y forman parte del bosque maduro, con excepción de ocho especies restringidas a la vegetación secundaria. La edad sucesional (*proxy* de los cambios ambientales sucesionales) no estuvo relacionada con el área basal de 30 especies, ni tuvo efectos significativos sobre las tasas relativas de crecimiento y las de mortalidad de la mayoría de ellas. Entre las 20 especies restantes, algunas tuvieron máximos de área basal en las edades sucesionales tempranas, aparentemente debido a sus mayores contenidos de masa seca foliar y esbeltez de las hojas, atributos supuestamente relacionados con la tolerancia a la falta de agua y con la evasión de las altas temperaturas inherentes a dichas edades, mientras que otras especies presentaron sus picos de área basal en edades avanzadas y tuvieron hojas gruesas y rendimiento cuántico alto, atributos que probablemente permiten compensar la deficiencia lumínica típica de esas edades. El análisis individual de cada especie sucesional reveló una diversidad considerable en el desempeño, la morfología y la magnitud de la contribución de ciertos atributos funcionales al éxito en su desempeño a lo largo del gradiente.

**Palabras clave:** área basal, ecología funcional, regeneración de bosques tropicales, tasa de crecimiento, tasa de mortalidad, variación ambiental sucesional.



## ABSTRACT

Plant species that occur sequentially in a successional process possess distinctive traits that confers them different abilities to tolerate the typical biotic and abiotic conditions of each successional age, as well as to capture and use the available resources in them. These characteristics, known as functional traits, influence the plant-environment relationship, thus in theory affect plant performance. In this thesis I assessed the relationship between functional traits and performance of 50 tree species during the secondary succession in a tropical dry forest. Performance variables (presence, basal area, growth rate and mortality rate) were calculated from data gathered during nine annual censuses of secondary vegetation, in a tropical deciduous forest, in 15 permanent plots that make up a chronosequence (0-67 years of age). I used 14 continuous functional traits measured in a previous study. I examined the relationship between performance variables and successional age by means of regression analysis; also, I assessed the effects of the functional traits of each species on those variables. Once a species becomes part of the successional community it remains part of it until advanced stages of the process and even of the mature forest, except for eight species that are restricted to secondary vegetation. Successional age (a proxy of successional environmental changes) was unrelated to basal area in 30 species, and it had no effect either on relative growth rates or mortality rates in most of them. Among the remaining 20 species, some had their maximum basal area value in early successional stages, apparently because of their larger leaf dry matter contents and leaf slenderness, both traits allegedly related to tolerance to water stress and to evasion of the high temperatures inherent to those ages, whereas the other species had their basal area peaks in advanced ages and possessed thick leaves and high quantum yield, traits that probably compensate for the light deficiency typical of these ages. The individual analysis for each successional species revealed a considerable variability in performance, morphology and the magnitude of the contribution of certain functional traits to a successful performance along the successional gradient.

**Key words:** basal area, growth rate, functional ecology, mortality rate, successional environmental variation, tropical forest regeneration

# 1. INTRODUCCIÓN

## 1.1. Presentación del estudio

La sucesión secundaria es un proceso dinámico que comprende cambios secuenciales en la composición de especies, así como cambios graduales en la estructura de la comunidad biótica y en las condiciones ambientales (Gleason, 1927; Egler, 1954; Margalef, 1963; Pickett, 1976; Connell y Slatyer, 1977). Este proceso complejo ocurre en sitios donde la comunidad previa fue alterada o removida, y donde el factor de disturbio (evento que altera la estructura de una comunidad) ha dejado de operar (Whittaker, 1953; Rykiel, 1985). En el caso particular del bosque tropical caducifolio en México, el disturbio más común es de tipo antropogénico, ya que las regiones donde se presenta este tipo de vegetación han sido fuertemente deforestadas con fines agrícolas y ganaderos (Trejo y Dirzo, 2000).

Aunque las condiciones ambientales de un sitio deforestado que posteriormente se abandona son muy distintas de las que había antes de que fuera removida la cubierta vegetal original, la vegetación es capaz de desarrollarse nuevamente por medio del proceso de sucesión secundaria. La composición de especies, su abundancia y los factores ambientales cambian gradualmente conforme pasa el tiempo; sin embargo, todos estos cambios llegan a ser muy drásticos por lo que es sorprendente que en un sitio inicialmente desprovisto de vegetación, después de un cierto tiempo sea posible observar de nuevo una comunidad vegetal que se asemeja en estructura, composición y funcionamiento a la que había antes del disturbio (Whittaker, 1953; Finegan, 1984).

Si bien los cambios sucesionales varían según el tipo de vegetación en cuestión, hay algo en común que sucede durante este proceso: conforme el ambiente cambia con el desarrollo de la vegetación, las diferentes especies de plantas enfrentan distintas condiciones bióticas y abióticas (Bazzaz y Pickett, 1980; Scholes *et al.*, 1997; Lebrija-Trejos *et al.* 2010b; Pineda-Hodgson *et al.*, 2011; García, 2013; Pinzón-Pérez, 2013). En realidad, una vez que las especies logran llegar a un sitio, sólo algunas logran sobrevivir, crecer adecuadamente y reproducirse conforme el ambiente sigue cambiando, mientras que otras no lo logran. De esta forma, unas especies reemplazan a otras y la estructura de la vegetación cambia dependiendo del éxito de cada una (Connell y Slatyer, 1977).

El clima de una región influye de manera determinante sobre los cambios ambientales durante la sucesión. El bosque tropical caducifolio (BTC), *sensu* Rzedowski (1978), por lo general se desarrolla en regiones que tienen un régimen de precipitación caracterizado por la

ausencia de lluvia durante alrededor de seis meses (Mooney *et al.*, 1995). Las plantas presentan adaptaciones que les permiten soportar esa época de sequía y aprovechar al máximo la época de lluvias para crecer (Gerhardt *et al.*, 1992; Holbrook, 1995). Dicha peculiaridad climática en las regiones donde se desarrolla el BTC hace que en los sitios recién abandonados las condiciones abióticas durante la regeneración de la vegetación sean fuertemente limitantes a lo largo de la sucesión: las temperaturas altas y la falta de agua se acentúan, a diferencia de los sitios en los que la vegetación está bien desarrollada, donde las condiciones son relativamente menos limitantes (Lebrija-Trejos *et al.* 2011; Pineda-García *et al.*, 2013). Conforme avanza el proceso sucesional, comienzan a operar distintos factores bióticos limitantes como la competencia por los recursos, debido a que la densidad de individuos que componen a la vegetación en desarrollo se incrementa.

En el BTC se ha estudiado cómo cambian los distintos componentes de la estructura de la vegetación (Kalacksa *et al.*, 2007; Castro *et al.*, 2005; Romero-Duque *et al.*, 2007; Álvarez-Yépez *et al.*, 2008; Lebrija-Trejos *et al.*, 2008; Maza-Villalobos *et al.*, 2011), así como los cambios en las condiciones ambientales en el sotobosque (Ceccon *et al.*, 2006; Lebrija-Trejos *et al.*, 2011; Pinzón-Pérez, 2013). Sin embargo, persisten dudas sobre la manera precisa en que las plantas se relacionan y responden al ambiente sucesional siempre cambiante: ¿cómo varía el desempeño de cada una de las especies importantes a nivel del dosel durante la sucesión?, ¿qué especies son más exitosas y en qué momento del proceso sucesional lo son?, ¿hay especies restringidas a algunas fases de la sucesión? Y las que son exitosas en ese ambiente cambiante, ¿cómo lo logran? En teoría, el desempeño de las especies depende de las características que tiene cada una, las cuales permiten que funcionen de cierta manera, por lo que afectan su adecuación, dichas características se conocen como atributos funcionales (Violle *et al.*, 2007).

En estudios previos se han medido algunos atributos funcionales (foliares, reproductivos y de la madera) de las especies importantes que forman parte de la vegetación secundaria en el bosque tropical caducifolio de Nizanda, Oaxaca (Lebrija-Trejos *et al.*, 2010; van den Elzen, 2010b). Además, se ha registrado información abundante respecto a la dinámica de la vegetación sucesional a nivel del dosel, abarcando un lapso del proceso de sucesión muy amplio con el que pocos estudios cuentan: desde el inicio de la sucesión (0 años de abandono), hasta edades muy avanzadas (más de 60 años de abandono). Dicha información ha sido obtenida a partir de parcelas permanentes de distintas edades de abandono a las que se ha dado seguimiento por nueve años. Utilizando esta información producida previamente, este estudio consiste en un análisis del desempeño de diferentes especies a lo largo del gradiente

sucesional, en términos de su distribución, sus tasas de crecimiento y de mortalidad, así como la importancia que cada atributo funcional tiene sobre sus desempeños durante la sucesión.

## 1.2 Sucesión secundaria en el bosque tropical caducifolio

La sucesión secundaria es un proceso ecológico dinámico, en el cual un sistema experimenta cambios progresivos, y en muchos casos unidireccionales, en la cantidad de biomasa que presenta, la estructura, la diversidad y la composición de especies, al igual que en las condiciones bióticas y abióticas (Bazzaz y Pickett, 1980).

En el BTC el proceso de sucesión secundaria presenta peculiaridades relacionadas con las características propias de este tipo de vegetación. Por ejemplo, la variación estacional en la precipitación determina de forma fundamental el proceso sucesional, ya que el desarrollo de la vegetación se detiene parcialmente durante la estación seca (Ewel, 1980; Murphy y Lugo, 1986; Kennard, 2002). Además, las condiciones del ambiente de regeneración, es decir, a nivel del sotobosque, están determinadas muy fuertemente por el desarrollo de la propia vegetación (Lebrija-Trejos *et al.*, 2011).

En los primeros años en los sitios sucesionales la disponibilidad de los recursos para las plantas es muy alta, como el espacio y la luz, debido a que la densidad de individuos es muy baja (Lebrija-Trejos *et al.*, 2010a). Por otro lado, la disponibilidad de agua es muy limitada y hay radiación en exceso, lo cual provoca que las plantas estén expuestas a temperaturas muy altas, así como a estrés hídrico (Lebrija-Trejos *et al.*, 2011; Pineda-García *et al.*, 2013). Conforme pasa el tiempo, el número de individuos se incrementa rápidamente, por lo que los recursos disponibles disminuyen (Guariguata y Ostertag, 2001; Garnier *et al.*, 2004; Lebrija-Trejos *et al.*, 2010a). En el otro extremo del gradiente sucesional, cuando la vegetación se ha desarrollado llegando a ser muy similar a la de un bosque maduro, el ambiente es notablemente diferente al del extremo inicial del gradiente: el espacio es más limitado, la cantidad de luz disponible es menor, y en consecuencia, la temperatura disminuye y la cantidad de agua disponible aumenta (Bazzaz, 1979; Lebrija-Trejos *et al.*, 2011; Pineda-García *et al.*, 2013). Estas diferencias resultan del aumento de la cobertura del dosel, lo cual incrementa la sombra y reduce la temperatura, por lo que se conserva más la humedad (Lebrija-Trejos *et al.*, 2010b; Pineda-García *et al.*, 2013).

Un aspecto importante que suele abordarse al analizar la sucesión ecológica es la predicción de cuáles especies serán dominantes en las distintas etapas sucesionales (Blatt *et al.*, 2003). Por otro lado, Quesada *et al.* (2009) proponen que en lugar de hacer predicciones

basadas en especies se puede tratar de averiguar cómo cambia la abundancia de grupos de especies con funciones redundantes. Hay indicios de que no es posible definir claramente cuál es la composición de especies del BTC en las distintas etapas sucesionales (Kalacksa *et al.*, 2004; Romero-Pérez, 2011). A pesar de esta incertidumbre en el desarrollo taxonómico de esta comunidad vegetal, se puede generalizar que al inicio de la sucesión, cuando las condiciones ambientales adversas se acentúan, dominan principalmente especies de leguminosas espinosas, y posteriormente éstas son reemplazadas gradualmente por especies típicas del bosque primario (Romero-Duque *et al.*, 2007; Lebrija-Trejos *et al.*, 2008).

### 1.3 Relación entre los atributos funcionales y el desempeño de las especies

Durante la sucesión secundaria se presenta un reemplazo temporal de unas especies por otras, cada una de las cuales posee adaptaciones morfológicas, fisiológicas y fenológicas que les confieren habilidades diferentes relacionadas con la tolerancia de las condiciones bióticas y abióticas particulares a cada etapa sucesional, así como con la captura y el uso de los recursos (Bazzaz, 1979; Finegan, 1984; Ackerly *et al.*, 2000; Lebrija-Trejos *et al.*, 2010b; Lohbeck *et al.* 2013; Pineda-García 2013; Pinzón-Pérez 2013). Estas características, denominadas atributos funcionales, afectan la relación de las plantas con su ambiente, por lo que teóricamente tienen un impacto indirecto sobre el desempeño de los organismos, es decir, sobre el establecimiento, la abundancia, la supervivencia, el crecimiento y la reproducción de los individuos que componen la comunidad vegetal (Ackerly *et al.*, 2000; 2003; Lavorel *et al.*, 2007; Violle *et al.*, 2007; Poorter *et al.*, 2008).

Para estudiar una comunidad vegetal compleja los ecólogos tienen varias opciones, una de las cuales consiste en dividirla en las especies que la componen. Otra opción es analizar las funciones que tienen las especies que la componen y agruparlas según dicha función, lo cual permite integrar las interacciones entre especies, además de la interacción con el ambiente en el que viven (Simberloff y Dayan, 1991; Bond, 1997). Es posible utilizar dicho enfoque cuando varias especies distintas tienen funciones equivalentes en el ecosistema (Sala *et al.*, 1997; Joner *et al.*, 2011). Los grupos funcionales se componen de especies que comparten atributos que les permiten funcionar y responder de forma parecida a los filtros ambientales (Lavorel y Garnier, 2002). De acuerdo con esta definición, los grupos funcionales deben contener especies que tienen atributos similares, un desempeño ecológico parecido y además, dichos atributos se deben relacionar con el desempeño ecológico de estas especies (Smith, Shugart y Woodward, 1997; Walker, 1997).

Violle *et al.* (2007) definieron a los atributos funcionales como los caracteres morfo-fisi-fenológicos que tienen un impacto indirecto sobre la adecuación de los organismos, ya que afectan su desempeño individual, es decir, su crecimiento, reproducción y supervivencia. De acuerdo con esta definición, en teoría los atributos funcionales de la gran diversidad de especies que participan en la sucesión secundaria del bosque tropical caducifolio podrían explicar las respuestas de las plantas a los cambios en los factores bióticos y abióticos y la distribución de las especies a lo largo del gradiente sucesional. En el Anexo II se describen con más detalle los posibles mecanismos por los cuales algunos atributos funcionales inciden en el desempeño de las especies.

McIntyre *et al.* (1999) proponen el término “calibrar” para referirse al proceso consistente en establecer la relación que existe entre un atributo funcional fácil de medir, también conocido como “atributo suave” (Cornelissen *et al.*, 2003), como por ejemplo el área foliar específica, o la cantidad de agua en la hoja, y el desempeño de los organismos, el cual puede ser medido a través de la tasa relativa de crecimiento, de supervivencia, de reproducción y de mortalidad. A pesar de que se han llevado a cabo numerosos estudios sobre el efecto de los atributos funcionales sobre el desempeño de los organismos, todavía pocos lo han hecho en un contexto sucesional.

Poorter *et al.* (2008) encontraron que en varias especies de distintos bosques neotropicales, tres atributos funcionales importantes –la densidad de la madera, el volumen de la semilla y la altura máxima de las especies– se correlacionaron significativamente con las tasas de mortalidad y de crecimiento; sin embargo, este estudio es un ejemplo de los que no fueron abordados en el contexto sucesional. Asimismo, Easdale y Healey (2009) encontraron que las especies de bosque mesófilo que tienen alturas bajas y semillas pequeñas presentan tasas de mortalidad más altas que las especies con los atributos opuestos. Shipley (2006) concluyó a través de un metanálisis que el área foliar específica no es un atributo que explique la variación en las tasas relativas de crecimiento medidas experimentalmente en especies leñosas. Ze-Xi *et al.* (2012) estudiaron especies de plantas tropicales y encontraron que su densidad de la madera no está asociada con su crecimiento, resultado contrario a lo reportado por Wright *et al.* (2010) y Hérault *et al.* (2012). Por último, a diferencia de los estudios mencionados que no tienen un contexto sucesional, Kammesheidt (2000) describió la relación entre algunas características foliares de las especies que participan en la sucesión y su distribución a lo largo del gradiente sucesional; en este caso, el desempeño fue medido a través tanto de la presencia como de la abundancia de las especies, sin incluir las tasas de crecimiento ni de supervivencia. En conjunto, los estudios mencionados contribuyen a la

existencia de una controversia sobre las relaciones entre diferentes atributos funcionales y el desempeño de las especies, los cuales no siempre apuntan en la misma dirección, además de hacer evidente que pocos estudios analizan el desempeño en términos del proceso sucesional.

#### 1.4 Antecedentes del estudio

Los estudios previos de la sucesión secundaria en el BTC de Nizanda, Oaxaca, revelaron que hay dos especies de leguminosas principales: *Mimosa acantholoba* var. *eurycarpa* y *Mimosa tenuiflora*, siendo más abundante la primera. Conforme avanza la edad sucesional, la abundancia de estas especies decrece, dando paso gradualmente a las especies que típicamente se encuentran presentes en el bosque maduro (Pérez-García *et al.*, 2001). Asimismo, estos estudios han mostrado que es posible encontrar algunos individuos de estas especies desde las etapas tempranas (Lebrija-Trejos *et al.*, 2008; Romero-Pérez, 2011), y de hecho algunas de ellas son capaces de dominar las etapas avanzadas de la sucesión, cuando los filtros bióticos y abióticos son muy distintos de los que operan en las fases iniciales (Lebrija-Trejos *et al.*, 2010b). Este patrón muestra una coincidencia general con las predicciones de la hipótesis de la florística inicial de Egler (1954), es decir, las especies que colonizan primero los sitios –que en las etapas iniciales están desprovistos de sombra–, presentan una mortalidad alta en las etapas posteriores como resultado de su tolerancia baja a la sombra que se va aumentando conforme se desarrolla la vegetación; asimismo, hay un reclutamiento continuo de las especies con mayor tolerancia a esta condición microambiental. En Nizanda también se ha encontrado que durante la sucesión secundaria en el BTC, al desglosar la comunidad en los dos gremios principales mencionados –especies del género *Mimosa* y dos especies del género *Acacia*– y especies que usualmente forman parte del bosque maduro es posible distinguir patrones, aunque con gran variación, en las tasas de mortalidad, supervivencia y crecimiento (Lebrija-Trejos *et al.*, 2010a).

#### 1.5 Objetivos

El objetivo principal del presente estudio fue evaluar la relación entre los atributos funcionales y el desempeño de las especies durante la sucesión secundaria en un BTC. A partir de este objetivo se desprenden los siguientes objetivos particulares: (1) describir la distribución de las especies en el gradiente sucesional considerando su presencia y su densidad; (2) analizar la variación del área basal, de las tasas relativas de crecimiento, así

como de las tasas de mortalidad de cada especie, en relación con la edad sucesional donde estén presentes; y (3) analizar el posible efecto que tienen los atributos funcionales de cada especie sobre los componentes de su desempeño sucesional (área basal, tasas de crecimiento y de mortalidad).

## 1.6 Hipótesis y predicciones

Como se mencionó más arriba, las condiciones abióticas, bióticas y los recursos cambian a lo largo del proceso sucesional, imponiendo distintos filtros ambientales a los individuos de cada especie (Lebrija-Trejos *et al.*, 2011). Los atributos funcionales pueden resultar ventajosos si su función se relaciona con la tolerancia o la evasión de las condiciones ambientales limitantes o si facilita la adquisición de los recursos (Fig. 1). De estas consideraciones teóricas se desprende la hipótesis principal de este estudio: el éxito ecológico de cada especie varía a lo largo del gradiente sucesional como respuesta a los cambios en el ambiente, y dicha variación depende de la interacción de los atributos funcionales con éste. Si esta hipótesis fuera cierta, se esperaría que los componentes del desempeño de cada especie (área basal, tasas de crecimiento y de mortalidad) estuvieran relacionados con la edad sucesional (ya que la edad representa al conjunto de condiciones abióticas que cambian con el tiempo; Fig. 1). Además, si un atributo funcional es ventajoso en un conjunto determinado de condiciones ambientales, entonces también se esperaría que el desempeño óptimo de una especie en cierta edad dependiera de los valores que toma ese atributo (Fig. 2) y que las especies con valores similares de ese atributo funcional dominaran en sitios con edades similares y presentaran tasas de crecimiento y de supervivencia muy parecidas.



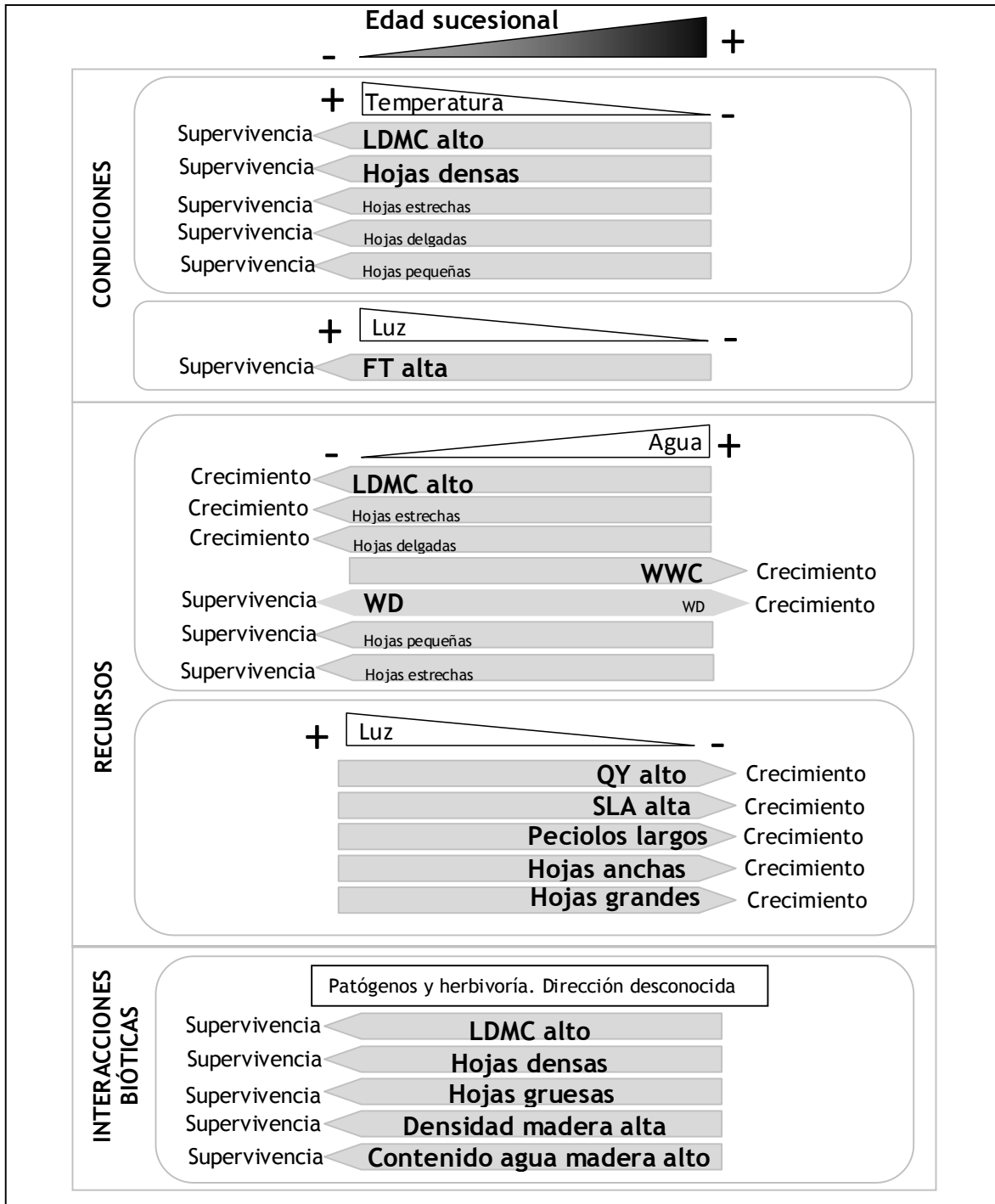


Figura 1. Dirección de los cambios en los factores ambientales a lo largo del gradiente sucesional, y atributos que podrían ser ventajosos (ver Anexo II) para la supervivencia (resistencia al estrés, defensa) y crecimiento (cantidad de área basal y su rapidez de acumulación) de las especies sucesionales. LDMC: contenido de masa seca en la hoja, FT: fluorescencia instantánea de la clorofila; WWC: contenido de agua en la madera; WD: densidad de la madera; QY: rendimiento cuántico; SLA: área foliar específica.

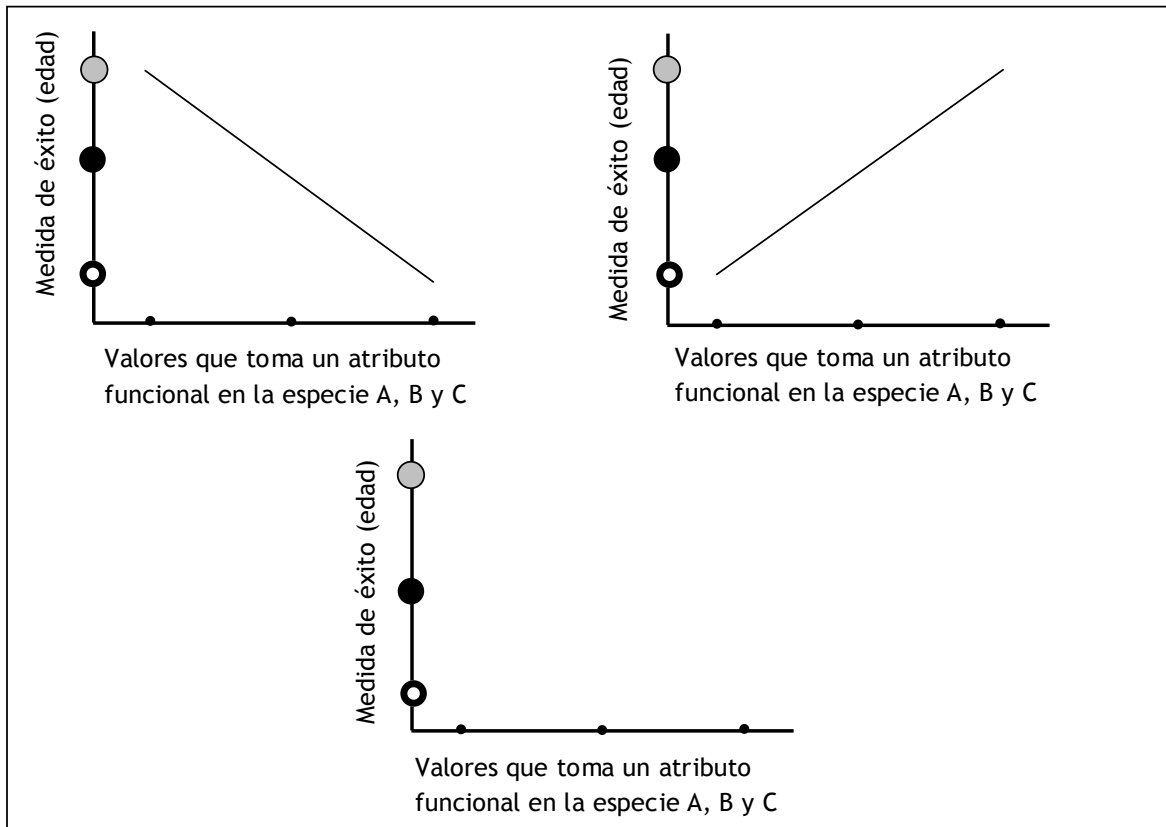
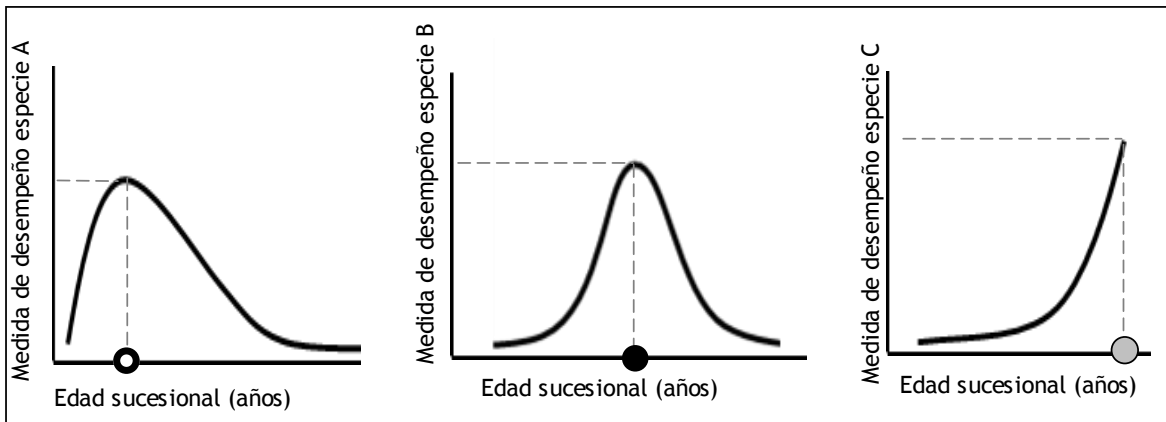


Figura 2. Esquema predictivo de las hipótesis y las predicciones planteadas. En el recuadro superior se esquematiza el desempeño de tres especies hipotéticas a lo largo del gradiente sucesional. Se espera que cada especie presente un valor máximo de desempeño en una edad sucesional determinada (para la especie A esa edad está representada por un círculo blanco, para la B es un círculo negro y para la C es un círculo gris). En el recuadro inferior se esquematiza la posible relación entre los valores de un cierto atributo funcional (puntos en el eje x) y el éxito de cada especie a lo largo del gradiente sucesional (eje y). La edad sucesional en la que cada especie presentó el valor máximo de desempeño (cada círculo) se toma como medida del máximo éxito a lo largo del gradiente. Se espera que dicha relación sea negativa, positiva, o inexistente, dependiendo del atributo funcional considerado.

## 2. DESCRIPCIÓN DE LA ZONA DE ESTUDIO

### 2.1 Localización geográfica

El estudio se llevó a cabo en los alrededores del poblado conocido localmente como Nizanda (su nombre oficial es Mena, pero éste prácticamente no se usa), el cual pertenece al Municipio de Asunción Ixtaltepec, Distrito de Juchitán, Oaxaca (Pérez-García *et al.*, 2001). En 2010 su población alcanzaba 221 habitantes (INEGI, 2010). La región de Nizanda se centra en las coordenadas 16° 39' 30" N y 95° 00' 40" O, correspondientes a la vertiente pacífica del Istmo de Tehuantepec, en el sur de México (Pérez-García *et al.*, 2010a; Fig. 3).

### 2.2 Geomorfología y suelos

La región de estudio se ubica en una unidad geomorfológica conocida como Terreno Cuicateco (Pérez-Gutiérrez *et al.*, 2009). En los alrededores de Nizanda predomina la unidad litológica denominada filita siliciclástica, con rocas de metamorfismo bajo, aunque también se presentan afloramientos de roca caliza del Cretácico Inferior (Pérez-Gutiérrez *et al.*, 2009). La altitud de la zona varía desde *ca.* de 100 m s.n.m. a más de 750 m s.n.m en la cima del Cerro Naranja (SPP, 1981).

Los suelos dominantes en el área son Leptosoles líticos (suelos someros, < 25 cm de profundidad, con una capa continua de roca; Pérez-García *et al.*, 2001; WRB, 2007). En extensiones menores se presentan también Feozems háplicos (suelos ricos en materia orgánica, con alta saturación de bases intercambiables; Pérez-García *et al.*, 2001; WRB, 2007) y Regosoles eútricos (suelos poco desarrollados formados de material no consolidado; SPP, 1981; Pérez-García y Meave, 2004; WRB, 2007).

### 2.3 Clima

El clima regional es cálido subhúmedo, con lluvias en verano ( $Aw_0(w)igw$ "; García, 1988; Trejo-Vázquez, 1999). La temperatura media anual es de 27.7 °C y la precipitación media anual es de 898 mm (Kupers, 2013). Las lluvias caen con una marcada estacionalidad, distinguiéndose una época seca de noviembre a abril y una lluviosa de finales de mayo a mediados de octubre, en la cual se concentra más de 90 % de la precipitación (Pérez-García *et al.*, 2001; Fig. 3).

Los vientos dominantes provenientes del norte azotan con gran velocidad la región durante todo el año (Elliot, 2004 ).

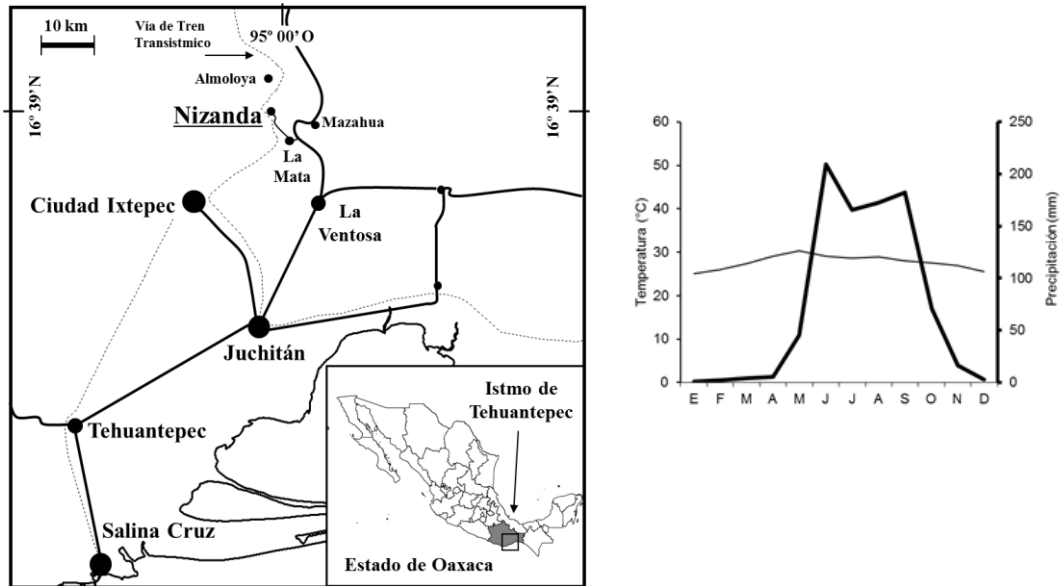


Figura 3. Localización del área de estudio en el Istmo de Tehuantepec, Oaxaca, México, y diagrama ombrotérmico correspondiente a la estación meteorológica de Ciudad Ixtepec, que es la más cercana a Nizanda.

## 2.4 Heterogeneidad de la vegetación

La mayor parte de la superficie de la región de Nizanda está cubierta por BTC que se desarrolla sobre sustrato de filita siliciclástica y de caliza. Sin embargo, la región presenta un mosaico complejo que incluye también otras comunidades vegetales como la sabana, el matorral xerófilo, y el bosque tropical subperennifolio (Pérez-García *et al.*, 2010b). El dosel del BTC sobre filita alcanza una altura promedio de alrededor de 7 m, aunque ocasionalmente se presentan árboles emergentes de hasta 15 m, principalmente de los géneros *Bursera* y *Lonchocarpus* (Gallardo-Cruz *et al.*, 2005). Esta comunidad vegetal está dominada por *Lysiloma divaricatum*, especie con el mayor valor de importancia relativa (VIR = 27.4), seguida de *Jacaratia mexicana*, *Thouinia sp.*, *Krugiodendron ferreum*, *Handroanthus impetiginosus*, *Quadrella incana*, *Apoplanesia paniculata*, *Lonchocarpus spp.* y *Euphorbia schlechtendalii* (Escamilla-Zerón, 2013).

## 2.5 Estado de conservación de la vegetación

En la zona de estudio se cultiva principalmente maíz de temporal y las milpas se establecen mediante el sistema de roza, tumba y quema (Pérez-García y Romero-Romero, 2006; Clapier, 2007). Dichas actividades agrícolas están teniendo impactos significativos sobre la vegetación de la región y se concentran principalmente en el BTC (Gallardo-Cruz *et al.*, 2010). Por lo tanto, en toda la región se presentan numerosos terrenos con vegetación secundaria con distintas edades de desarrollo en los campos agrícolas abandonados o en barbecho (Lebrija-Trejos, 2004). Los acahuals se encuentran en distintos grados de recuperación porque han sido abandonados en distintos momentos en la historia reciente del poblado.

### 3. MÉTODOS

Los datos requeridos para evaluar la relación entre los atributos funcionales y el desempeño de las especies presentes en la vegetación secundaria fueron obtenidos a partir de varias fuentes. Por un lado, se derivaron de censos de vegetación realizados durante el presente estudio, y por el otro, se compilaron de estudios realizados previamente, que también forman parte de un proyecto de investigación sobre la sucesión secundaria en el bosque tropical caducifolio de Nizanda. En esta zona, el estudio del proceso sucesional inició en 2003, año en que fue establecida una cronosecuencia (*i.e.*, un conjunto de parcelas con diferentes edades de abandono que representan una secuencia temporal). Las cronosecuencias constituyen un método estático de estudio de la sucesión y esto impone restricciones en el entendimiento de un fenómeno que es impensable sin el paso del tiempo; por lo tanto, se decidió que las parcelas que la conformaban también deberían establecerse como sitios permanentes, lo cual permitiría monitorearlas anualmente, haciendo posible la construcción de una base de datos que contuviera una gran cantidad de información sobre el desarrollo de la vegetación secundaria. En este estudio, los datos necesarios para calcular los componentes del desempeño de las especies a lo largo del gradiente sucesional se extrajeron de dicha base de datos.

En un estudio previo, van den Elzen (2010) midió un conjunto de atributos funcionales en varios individuos de algunas especies presentes en la vegetación secundaria. En el presente estudio se utilizó el mismo conjunto de atributos funcionales seleccionado por van den Elzen (2010), así como los datos obtenidos en su estudio.

#### 3.1 Selección de especies sucesionales

A fin de conformar una muestra taxonómica y ecológicamente diversa, y que por lo tanto fuera lo más representativa posible del contingente florístico involucrado en el proceso sucesional, se eligieron 50 especies de árboles o arbustos que forman parte del dosel (*i.e.*, individuos con diámetro a la altura del pecho  $\geq 1$  cm) de la vegetación secundaria derivada del BTC (Anexo I), cuya área basal en conjunto constituye alrededor del 80 % de cada sitio (van den Elzen, 2010). Los criterios para elegir estas especies fueron que tuvieran una abundancia alta o, en su defecto, que estuvieran presentes en varios sitios de la cronosecuencia (van den Elzen, 2010). En este estudio se utiliza la expresión “especie sucesional” para referirse a cualquiera de estas 50 especies que forman parte de la vegetación secundaria,

independientemente de la edad del sitio sucesional en la que hayan sido registradas.

## 3.2. Trabajo de campo

### 3.2.1. Características de los sitios permanentes de la cronosecuencia sucesional.

Actualmente la cronosecuencia está conformada por 15 parcelas (30 × 30 m) de vegetación secundaria que abarcan un intervalo de edades de 0 a 67 años de abandono. La edad sucesional de cada una fue definida por medio de entrevistas (Lebrija-Trejos, 2004; Lebrija-Trejos *et al.*, 2008) y verificada mediante un análisis dendrocronológico (Brienen *et al.*, 2009).

### 3.2.2. Muestreo de la vegetación

Dentro de cada parcela se establecieron cuatro transectos (20 × 5 m; Fig. 4) separados entre sí por corredores de 2 m de ancho y subdivididos a su vez en cuatro cuadros de 5 × 5 m (Lebrija-Trejos, 2004). La recolección de datos en el campo para las plantas leñosas del dosel (árboles y arbustos con DAP ≥ 1 cm) se basó en un diseño estratificado por tamaños (Lebrija-Trejos *et al.*, 2008). En cada sitio, los individuos con diámetro a la altura del pecho (DAP = 1.3 m sobre el suelo) de ≥ 1 cm pero < 2.5 cm se midieron en cuatro cuadros (área total de muestreo = 100 m<sup>2</sup>), los individuos con DAP ≥ 2.5 pero < 5 cm se midieron en ocho cuadros (área total de muestreo = 200 m<sup>2</sup>), y los individuos con DAP ≥ 5 cm se midieron en todos los cuadros (16 cuadros, área total de muestreo = 400 m<sup>2</sup>). En estas parcelas permanentes, desde 2003 cada año se ha repetido el censo de la vegetación al final de la época lluviosa (octubre-noviembre).

Cuando las parcelas permanentes fueron establecidas, cada individuo que cumplía con los criterios de inclusión en el muestreo fue etiquetado, identificado a nivel de especie y marcado con pintura en el lugar donde se midió el DAP de cada tallo con una cinta diamétrica (Lebrija-Trejos, 2004). En los censos posteriores (2004 a 2012), en todos los individuos que cumplieron con los criterios de muestreo descritos arriba, se aplicó el siguiente procedimiento: (1) si los individuos habían sido registrados en censos previos, se verificó la identidad de la especie y se midió el DAP en lugar marcado; (2) si algún tallo no registrado anteriormente de esos individuos ya cumplía con los criterios de inclusión en el muestreo, se midió y se pintó en el lugar de la medición; (3) en caso de haber nuevos individuos, se identificó la especie y se midió el DAP de cada tallo que cumpliera con los criterios de muestreo.

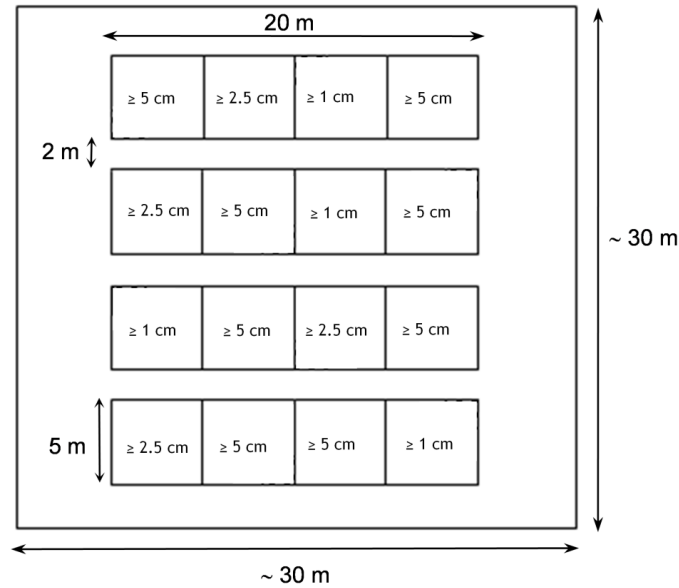


Figura 4. Ejemplificación del diseño de muestreo estratificado por tamaños de DAP de los individuos presentes en un sitio. La posición de cada cuadro donde se muestrearon individuos de una determinada categoría de tamaño fue asignada al azar en cada sitio. Un cuadro que indica un muestreo de individuos de la categoría  $\geq 1$  cm incluye individuos con DAP  $\geq 1$  cm, por lo tanto también incluye a los de la categoría  $\geq 2.5$  y los de la categoría  $\geq 5$  cm.

En la comunidad de estudio numerosos individuos de varias especies leñosas presentan más de un tallo (*i.e.*, individuos policaulescentes; Lebrija-Trejos, 2004), debido a su capacidad de rebrotar a partir de tocones o de un tallo principal ya desarrollado. Para estos individuos el diámetro mayor definió su pertenencia a una categoría de muestreo (DAP  $\geq 1$  y  $< 2.5$  cm; DAP  $\geq 2.5$  y  $< 5$  cm; DAP  $\geq 5$  cm) y sólo se midió el DAP de los tallos que cumplieran con el criterio del tamaño. En cada censo se registraron los tallos de un individuo que habían muerto, o en su caso, la muerte del individuo completo. El DAP de los tallos muertos pertenecientes a un individuo vivo no fue considerado para los cálculos del área basal.

### 3.3. Evaluación del desempeño de las especies durante la sucesión

#### 3.3.1. Variables de desempeño

Para calcular las variables de desempeño de las especies sucesionales elegidas se utilizaron los datos registrados en nueve censos anuales de la vegetación (2003 a 2011) de 15 parcelas permanentes.



Es importante resaltar que cada sitio tiene una edad sucesional diferente en cada uno de los nueve censos (2003 a 2012), debido a que los mismos sitios se midieron repetidamente (*i.e.*, su edad aumenta un año en cada censo). Por lo tanto, en este estudio se produjeron 135 combinaciones sitio-edad (15 sitios diferentes, cada uno con una edad sucesional correspondiente a cada uno de los nueve censos;  $15 \times 9 = 135$ ). El desempeño se analizó para cada una de las 50 especies y cada combinación sitio-edad. Las variables de desempeño analizadas fueron: (1) presencia, (2) densidad de individuos, (3) área basal, (4) tasa de crecimiento relativo anual promedio (TRCp), y (5) tasa anual de mortalidad (TM). El procedimiento detallado para calcular cada una se describe a continuación.

**3.3.1.1. Presencia.** La presencia en el dosel de las 50 especies durante la sucesión se derivó del registro de cada una de ellas en cada combinación sitio-edad. La presencia de las especies en el dosel del bosque maduro se obtuvo a partir de los registros en las bases de datos de la zona de estudio (Pérez-García *et al.*, 2001; Gallardo-Cruz *et al.*, 2005; R. Muñoz, *en prep.*).

**3.3.1.2. Densidad.** La densidad de individuos del dosel (extrapolada a 1 ha) se calculó por especie para cada combinación sitio-edad. Para hacer la extrapolación, la densidad se calculó primero por unidad de área en cada sitio, dependiendo de las categorías de tamaño (*i.e.*, 100 m<sup>2</sup>, 200 m<sup>2</sup> o 400 m<sup>2</sup>), y después ese dato se multiplicó por un factor de conversión determinado por su categoría de tamaño correspondiente (100 para los individuos más pequeños; 50 para los medianos; 25 para los de mayor diámetro).

**3.3.1.3. Área basal.** El área basal (AB) por individuo se obtuvo calculando el área de la sección transversal de cada tallo medida a una altura de 1.3 m sobre el suelo ( $AB = \pi \times D$ , donde D = diámetro), y posteriormente se sumaron las áreas de los tallos para obtener el total por individuo. Se calculó el área basal en cada sitio y en cada año de censo, primero por individuo y luego para el conjunto de individuos en la misma categoría de tamaño. Posteriormente este dato se expresó por unidad de área, lo cual requirió extrapolar los valores totales de cada categoría de tamaño a una superficie de 1 ha, como se describió para la densidad de individuos.

3.3.1.4. *Tasas relativas de crecimiento.* Utilizando el área basal (AB) como variable indicadora del tamaño de las plantas, se calculó la tasa relativa de crecimiento promedio anual por especie (TRCp). Para cuantificar esta variable primero se calculó la tasa relativa de crecimiento (TRC) para cada individuo en cada sitio con la siguiente fórmula (Hunt, 1990):

$$TRC = (\ln (AB_{t+1}) - \ln (AB_t)) / 1 \text{ año}$$

donde  $\ln (AB_{t+1})$  = logaritmo natural del área basal (medida en  $\text{cm}^2$ ) que un individuo presentó en la edad final (edad inicial + 1 año), y  $\ln (AB_t)$  = logaritmo natural del área basal ( $\text{cm}^2$ ) que un individuo presentó en la edad inicial.

Posteriormente se hizo un promedio de los valores de las TRC de los individuos de una misma especie que estuvieran en un mismo sitio, en cada año de censo (combinación sitio-edad), obteniéndose así las tasas relativas de crecimiento promedio anual por especie (TRCp) para cada combinación sitio-edad donde la especie estuviera presente.

3.3.1.5. *Tasas de mortalidad.* La tasa de mortalidad anual por especie (TM) en cada una de las 135 combinaciones sitio-edad donde ésta estuvo presente se calculó con la siguiente fórmula (modificada de Sheil *et al.*, 1995):

$$TM = 1 - [(N_t - N_{t+1}) / N_t]$$

donde  $N_t$  = número de individuos vivos de una misma especie presentes en la edad inicial (extrapolados a una hectárea), y  $N_{t+1}$  = número de individuos extrapolados a una hectárea que ya estaban presentes en  $N_t$ , de la misma especie, que siguen vivos en la edad final (edad inicial + 1 año). En el cálculo de  $N_{t+1}$  se excluyó el número de individuos por hectárea que fueron reclutados entre  $t$  y  $t+1$ . Para las extrapolaciones a una hectárea, nuevamente el dato obtenido para cada categoría de tamaño se multiplicó por su respectivo factor de conversión: 100, 50 y 25 para los individuos pequeños, medianos y grandes, respectivamente.

### 3.4. Relación del desempeño con la edad sucesional

#### 3.4.1. Área basal

Para examinar si la edad sucesional afecta significativamente la acumulación de biomasa de cada especie (medida a través del área basal), se hicieron análisis de regresión del área basal total por especie ( $y$ ) como función de la variable explicativa sitio-edad ( $x$ ). En estudios previos

se encontró que en esta cronosecuencia el área basal es predecible con bastante precisión, ya que se correlaciona fuertemente con la edad sucesional. Esto permite concluir que el supuesto del reemplazo del tiempo por el espacio, que es la base de las cronosecuencias, sí se cumple en el caso de esta variable estructural (Lebrija-Trejos, *et al.* 2010a; Romero-Pérez, 2011). Con esta base, para los análisis de regresión las combinaciones sitio-edad se utilizaron como si fueran puntos independientes.

Los modelos de regresión se obtuvieron con el programa Table Curve 2D v.5.01. Se buscó el modelo más sencillo (con  $\leq 4$  parámetros significativos,  $\alpha$  de cada parámetro = 0.01), que tuviera los valores más altos de coeficiente de determinación ( $R^2$ ). En los casos en los que la regresión resultó ser significativa (con  $\alpha = 0.01$ ), y si al menos la mitad de la varianza del área basal fue explicada por la edad sucesional ( $R^2 \geq 0.50$ ), se concluyó que la edad sucesional tenía un efecto importante sobre el área basal de la especie en cuestión. En los casos en los que la edad sucesional explicó menos de la mitad de la varianza ( $R^2 < 0.50$ ), siempre y cuando se contara con suficientes datos (grados de libertad  $> 16$ ), se concluyó que el área basal de las especies estaba correlacionada débilmente con la edad sucesional. Por último, se concluyó que el área basal de una especie era independiente de la edad sucesional si el coeficiente de determinación no fue significativo ( $\alpha = 0.01$ , grados de libertad  $> 16$ ).

En el caso de las especies para las cuales la edad sucesional tuvo un efecto significativo sobre el área basal, el comportamiento sucesional fue descrito utilizando los modelos obtenidos en el análisis de regresión. La edad mínima observada en la que una especie presentó un área basal  $> 0 \text{ m}^2/\text{ha}$  se denominó “edad de entrada”; desde una perspectiva biológica, esta variable aporta información sobre la edad sucesional en la que cada especie se incorpora al dosel a la vegetación sucesional. Por otro lado, a la edad en la que cada especie presentó un máximo de área basal se le denominó “edad óptima” ( $x_{eo}$ ), variable que fue estimada a partir de su modelo correspondiente. Por último, si el modelo de una especie describió una disminución del área basal posterior a la edad óptima, se obtuvo la “edad de salida” para dicha especie, es decir, la edad sucesional en la cual dicha especie presentó el valor de área basal más bajo posterior a la edad óptima. Las edades de entrada, óptima y de salida se estimaron únicamente dentro del intervalo de edades sucesionales donde hubo registros de una cierta especie en el análisis.

### 3.4.2. Tasas relativas de crecimiento

Para conocer el efecto de la edad sucesional sobre la TRCp, nuevamente se hicieron análisis de regresión con las TRCp calculadas para cada combinación sitio-edad ( $y$ ), como función de la variable explicativa sitio-edad ( $x$ ), siguiendo el procedimiento descrito arriba (edad sucesional como variable explicativa del área basal). Las especies fueron agrupadas en cuatro conjuntos: (1) especies con TRCp claramente dependientes de la edad sucesional ( $R^2 \geq 0.50$ ,  $P < 0.01$ ); (2) especies con TRCp poco influidas por la edad sucesional ( $R^2 < 0.50$ ,  $P < 0.01$ ); (3) especies cuyas TRCp no dependieron de la edad sucesional ( $P > 0.01$ ); y (4) especies sin suficientes datos para hacer el análisis de regresión (grados de libertad  $\leq 16$ ).

En los sitios donde la vegetación secundaria se desarrolla en la zona de estudio se ha observado que sólo una de dos especies de leguminosas domina (es abundante) al inicio del proceso sucesional: *M. eurycarpa* o *M. tenuiflora*, siendo la primera la más común. Por esta razón, se decidió hacer un análisis más, siguiendo el mismo procedimiento descrito en el párrafo anterior, en el cual se excluyeron los sitios dominados por *M. eurycarpa*.

### 3.4.3. Tasas de mortalidad

Para conocer el efecto de la edad sucesional sobre las tasas de mortalidad de cada especie, se siguió el mismo procedimiento que en los análisis de regresión descritos para las dos variables anteriores.

## 3.5. Relación entre los atributos funcionales y el desempeño de las especies.

### 3.5.1 Variación de los atributos funcionales en las especies de estudio

En un estudio previo, se midieron 14 atributos funcionales continuos (van den Elzen, 2010; Anexo II) de las 50 especies incluidas en este estudio. La mayoría de estos atributos fueron foliares, mientras que dos fueron reproductivos y dos correspondieron a características de la madera.

Se hicieron dos Análisis de Componentes Principales (ACP) para analizar la variación de dichos atributos continuos entre las especies (Anexo II), utilizando el programa Infostat (Di Rienzo *et al.* 2010). Para determinar cuáles atributos funcionales estaban representados en cada componente principal (CP) de los ACP, primero se usaron los valores de  $\lambda$  para

determinar el número de variables por CP. Posteriormente se seleccionaron los atributos resumidos en cada CP que tuvieran correlaciones de Pearson significativas ( $P < 0.05$ ) y los coeficientes de correlación ( $R^2$ ) más altos. En el primer ACP se incluyeron los 14 atributos funcionales continuos (Anexo II) de las 50 especies incluidas en el estudio (Anexo I). A continuación se realizó un segundo ACP para intentar visualizar con mayor claridad la variación de los atributos funcionales entre las especies; en este nuevo análisis sólo se incluyeron los atributos que en el primer ACP estuvieron correlacionados significativamente entre sí ( $P < 0.05$ ). La descripción de la variación de los atributos de las 50 especies con atributos continuos similares se basó en las puntuaciones (scores) asignadas por el segundo ACP.

### *3.5.2. Efecto de los atributos funcionales sobre el desempeño sucesional de las especies*

En estos análisis sólo se incluyeron las especies en las que la edad sucesional tuvo un efecto significativo sobre su área basal. Tomando en cuenta que una especie posee atributos funcionales que pueden estar relacionados entre sí, se evaluó la relación entre el conjunto de atributos funcionales y el desempeño óptimo de las especies y también se evaluó la relación entre cada atributo por separado y el desempeño óptimo. Dichas relaciones se cuantificaron mediante análisis de regresión. El procedimiento y las restricciones utilizados fueron los mismos que los descritos para los análisis de regresión previos.

Se tomó como variable de desempeño óptimo ( $y_{do}$ ) a la edad sucesional en la que cada especie presentó un máximo de área basal, la cual se obtuvo a partir de su modelo correspondiente (edad óptima;  $x_{eo}$ ). Los primeros dos análisis de regresión se hicieron para evaluar la relación entre el conjunto de atributos de una especie y su desempeño; en cada uno se incluyó como variable independiente a las puntuaciones (scores) en el CP1 ( $x_{CP1}$ ) y el CP2 ( $x_{CP2}$ ), respectivamente, obtenidos en un tercer ACP que incluyó únicamente a las especies mencionadas arriba y sus 14 atributos funcionales, y como variable de respuesta a la edad óptima de cada especie ( $y_{do}$ ). Posteriormente, para conocer con detalle la relación entre cada uno de los atributos por separado y el desempeño de las especies, se hicieron análisis de regresión con cada atributo funcional como variable explicativa ( $x_{af}$ ) y la edad óptima como variable de respuesta ( $y_{do}$ ).

## 4. RESULTADOS

### 4.1 Desempeño de las especies durante la sucesión secundaria

#### 4.1.1 Presencia de las especies en las distintas edades sucesionales

A partir de que están presentes en el dosel de los acahuales, la mayoría de las especies sucesionales permanecen en ellos hasta que éstos alcanzan edades intermedias y avanzadas, e inclusive llegan a formar parte del bosque maduro, independientemente de la edad sucesional en la que fueron registradas por primera vez (Fig. 5). Solamente ocho de las 50 especies analizadas no forman parte del bosque maduro de ningún tipo de vegetación: *Acacia cochliacantha*, *A. farnesiana*, *A. picachensis*, *Indigofera lancifolia*, *Leucaena lanceolata*, *Mimosa acantholoba* var. *eurycarpa* (referida de aquí en adelante como *Mimosa acantholoba*), *M. tenuiflora* y *Senna holwayana*.

Las especies que pueden llegar a formar parte del dosel (entendido como el conjunto de individuos con DAP  $\geq 1$  cm), sólo comenzaron a ser registradas en los sitios a partir de los 2 años de abandono (Fig. 5). Únicamente seis de las 50 especies estuvieron presentes en un sitio con esa edad sucesional: *Coccoloba liebmanii*, *Lonchocarpus lanceolatus*, *M. acantholoba*, *Krugiodendron ferreum*, *Manihot oaxacana* y *M. tenuiflora*. De estas especies, sólo las primeras tres están presentes prácticamente en todo el gradiente sucesional, siendo *Lonchocarpus lanceolatus* la que abarca el intervalo más amplio (2 a 67 años de edad), seguida de *Coccoloba liebmanii*. A su vez, *M. acantholoba* estuvo ausente a partir de los 63 años de abandono.

La mayoría de las especies sucesionales están presentes en el bosque tropical caducifolio, sin embargo, se encontró que algunas provienen de otros tipos de vegetación madura presentes en la zona (Fig. 5): *Manihot oaxacana*, *Amphipterygium simplicifolium*, *Thouinidium decandrum*, *Exostema caribaeum* y *Schoepfia schreberi*). De hecho, las últimas tres de estas especies sólo estuvieron presentes en etapas tempranas de la sucesión.

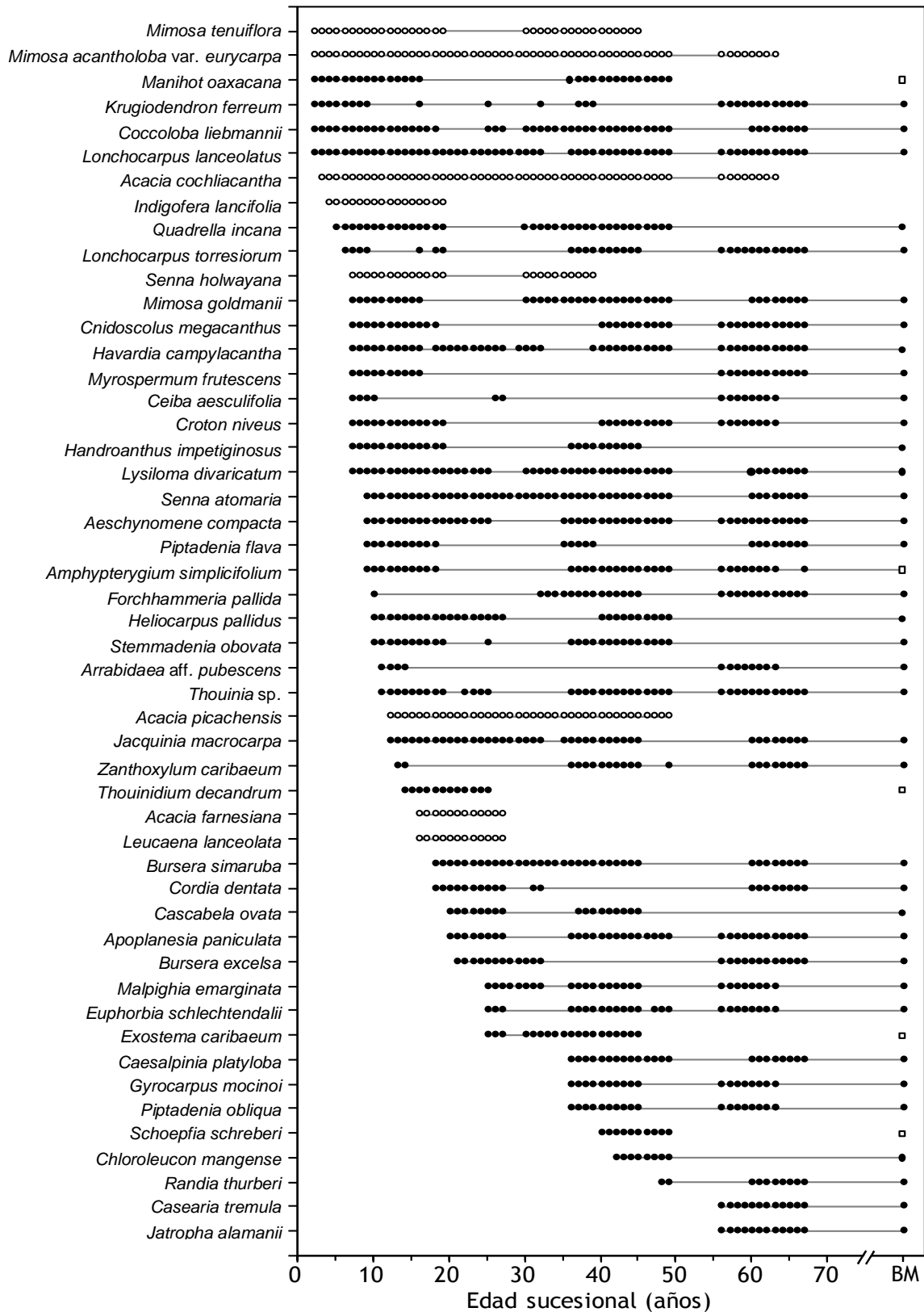


Figura 5. Presencia de las especies sucesionales a lo largo de la sucesión. Círculos negros: especies presentes en el bosque maduro (BM); círculos abiertos: especies ausentes en el BM. Las líneas representan presencia interpolada. Los círculos y los cuadrados en edades > 67 años indican que esa especie está presente en comunidades maduras de BTC o de otro tipo de vegetación, respectivamente.

#### 4.1.2 Densidad y área basal de las especies por edad sucesional

*Mimosa acantholoba* fue la especie con mayor densidad de individuos desde las etapas iniciales de la sucesión hasta las intermedias. Conforme avanzó el proceso sucesional, su densidad disminuyó; su especie congénérica, *M. tenuiflora*, presentó una variación similar en la densidad de individuos, aunque su densidad fue notablemente menor que la de *M. acantholoba* (Fig. 6A, B). Las 48 especies restantes presentan densidades de individuos variables a lo largo del gradiente, y por lo general muy bajas comparadas con las dos especies de *Mimosa* (veáse la Fig. 6C-F para algunos ejemplos); las densidades de la gran mayoría de éstas tuvieron valores  $< 1000$  ind./ha, y de hecho ninguna especie tuvo densidades  $\geq 2025$  ind./ha, con la notable excepción de *M. acantholoba*, la cual presentó densidades tan altas como 5500 ind./ha en sitios sucesionales tempranos.

En menos de la mitad (20 de 50) de las especies se presentaron efectos significativos y fuertes de la edad sucesional sobre su área basal, y entre ellas hubo diferentes patrones de cambio sucesional de esta variable (Cuadro 1). Estas diferentes maneras de responder a la edad sucesional fueron agrupadas en cinco formas básicas (Fig 7; Anexos IV y V): (1) forma de *J*, en la que el área basal es mínima inicialmente y aumenta exponencialmente hasta alcanzar su máximo en las etapas más avanzadas; (2) forma acampanada simétrica, en la cual el área basal tiene un pico en edades intermedias y el incremento inicial es semejante en magnitud al decremento final; (3) forma acampanada con sesgo positivo, donde el óptimo se presenta en las etapas iniciales o tempranas; (4) la forma sigmoideal, caracterizada por un incremento de área basal inicial lento, el cual se acelera en edades intermedias para desacelerarse hacia una asíntota en edades avanzadas; y (5) forma creciente asíntótica, en la cual el incremento en área basal es inicialmente acelerado pero disminuye su velocidad de manera gradual conforme avanza la sucesión hasta llegar a una asíntota (Fig. 7; Anexos IV y V). La Figura 8 muestra cuatro ejemplos claros de estas relaciones.

De las 30 especies restantes, cuatro presentaron una relación débil, aunque significativa, entre el área basal y la edad sucesional, mientras que para otras 19 no se encontró un efecto significativo de este tipo (Cuadro 1; Anexo VI). Finalmente, para siete especies no fue posible saber si tienen un patrón definido o no por insuficiencia de datos (Cuadro 1).

Las edades de entrada, óptimas y de salida de las 20 especies cuya área basal depende de la edad sucesional se muestran en la Figura 9. Cuatro especies, entre las cuales está *M. acantholoba*, presentan un área basal óptima entre 10 a 25 años de sucesión, aunque sus edades de entrada y de salida variaron entre sí. Cinco especies presentan el máximo de área



basal alrededor de una edad de 50 años y las 11 especies restantes, alrededor de 60 años. Las especies cuya edad óptima se presentó a partir de 60 años de edad sucesional permanecen hasta formar parte del bosque maduro, independientemente de la gran variabilidad observada en la edad a la que entran a la sucesión (2 a 48 años).

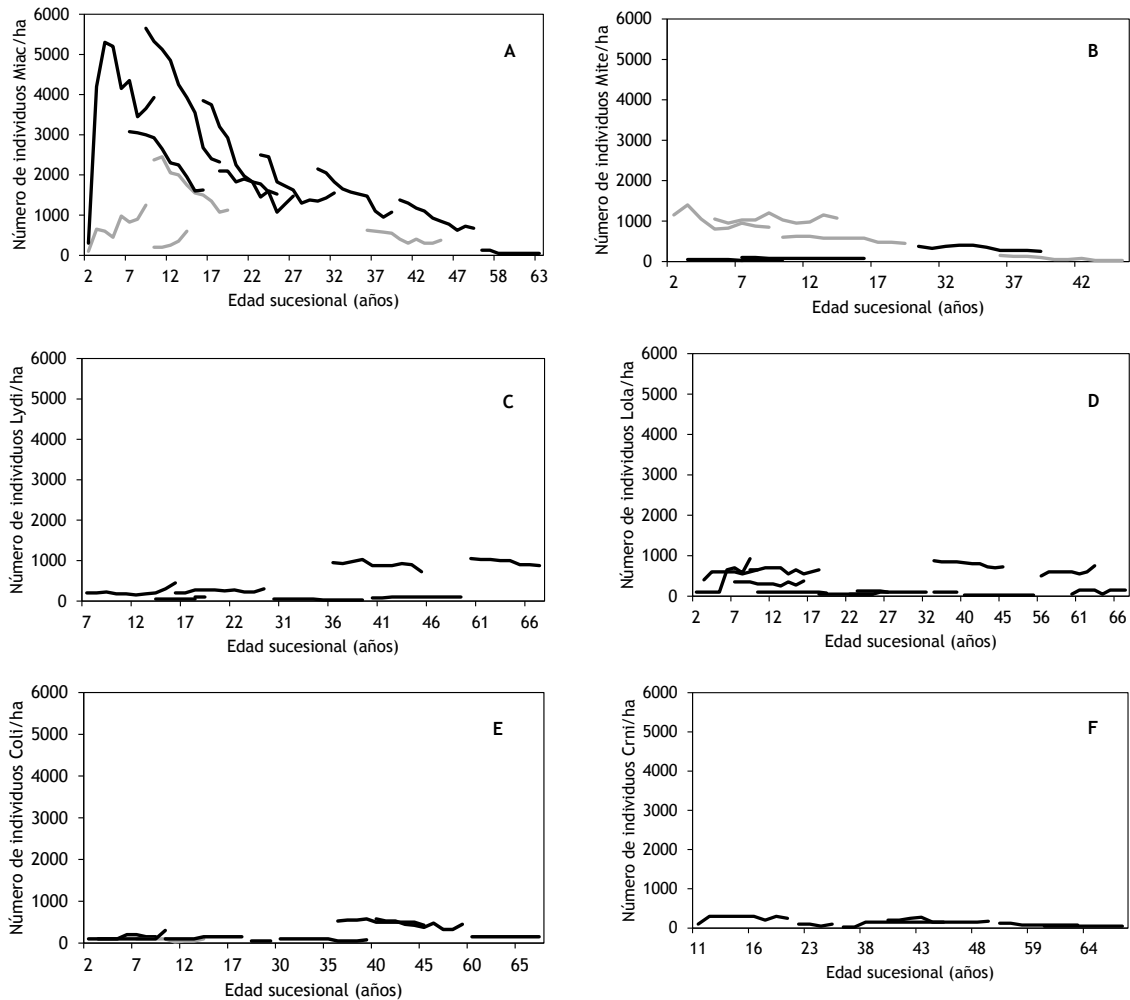


Figura 6. Trayectorias a lo largo de 9 años en cada sitio (líneas) de la densidad de individuos de algunas especies conforme avanza la edad sucesional. (A) Densidad de individuos por hectárea de *Mimosa acantholoba* var. *eurycarpa*; las cuatro líneas grises corresponden a sitios donde dominados por *Mimosa tenuiflora*. (B) Densidad de individuos por hectárea de *Mimosa tenuiflora*; las cuatro líneas grises corresponden a los mismos sitios señalados en gris que en la gráfica (A). Densidad de individuos de (C) *Lysiloma divaricatum*, (D) *Lonchocarpus lanceolatus*, (E) *Coccoloba liebmanii* y (F) *Croton niveus*.

Cuadro 1. Resultados del análisis de regresión del área basal de las especies (variable de respuesta) respecto a la edad sucesional (variable explicativa; sitio-edad).

Espece	$R^2$	Forma de la relación
Especies con una relación significativa y fuerte: ( $R^2 \geq 0.50$ y $P < 0.01$ ; $P < 0.01$ en parámetros del modelo)		
<i>Ceiba aesculifolia</i>	0.99	J
<i>Gyrocarpus mocinoi</i>	0.98	J
<i>Piptadenia obliqua</i>	0.98	Sigmoidal
<i>Chloroleucon mangense</i>	0.96	J
<i>Lysiloma divaricatum</i>	0.96	J
<i>Amphipterygium simplicifolium</i>	0.93	J
<i>Randia thurberi</i>	0.89	J
<i>Zanthoxylum caribaeum</i>	0.89	Acampanada simétrica
<i>Mimosa acantholoba</i> (sin sitios donde domina <i>M. tenuiflora</i> )	0.85	Acampanada con sesgo positivo
<i>Malpighia emarginata</i>	0.78	Sigmoidal
<i>Mimosa goldmanii</i>	0.75	Acampanada con sesgo positivo
<i>Piptadenia flava</i>	0.75	Acampanada con sesgo positivo
<i>Coccoloba liebmannii</i>	0.74	Acampanada simétrica
<i>Krugiodendron ferreum</i>	0.74	J
<i>Senna atomaria</i>	0.73	Acampanada simétrica
<i>Thouinia</i> sp.	0.72	Acampanada simétrica
<i>Thounidium decandrum</i>	0.69	J
<i>Apoplanesia paniculata</i>	0.67	J
<i>Mimosa acantholoba</i>	0.64	Acampanada con sesgo positivo
<i>Lonchocarpus torresiorum</i>	0.53	J
<i>Bursera excelsa</i>	0.51	J
Especies con una relación significativa pero débil: ( $R^2 < 0.50$ , $P < 0.01$ ; grados de libertad >16)		
<i>Handroanthus impetiginosus</i>	0.41	Creciente asintótica
<i>Aeschynomene compacta</i>	0.35	Creciente asintótica
<i>Bursera simaruba</i>	0.30	J
<i>Quadrella incana</i>	0.21	Creciente asintótica

Cuadro 1. Continuación

Especie	$R^2$	Forma de la relación
Especies con una relación no significativa: ( $P < 0.01$ , grados de libertad $>16$ , $R^2 < 0.50$ )		
<i>Euphorbia schlechtendalii</i>	0.44	-
<i>Croton niveus</i>	0.36	-
<i>Cordia dentata</i>	0.32	-
<i>Acacia picachensis</i>	0.21	-
<i>Exostema caribaeum</i>	0.28	-
<i>Myrospermum frutescens</i>	0.24	-
<i>Manihot oaxacana</i>	0.21	-
<i>Forchammeria pallida</i>	0.18	-
<i>Mimosa tenuiflora</i>	0.17	-
<i>Senna holwayana</i>	0.13	-
<i>Jacquinia macrocarpa</i>	0.12	-
<i>Leucaena lanceolata</i>	0.12	-
<i>Acacia cochliacantha</i>	0.08	-
<i>Stemmadenia obovata</i>	0.07	-
<i>Caesalpinia platyloba</i>	0.06	-
<i>Cnidoscolus megacanthus</i>	0.04	-
<i>Havardia campylacantha</i>	0.01	-
<i>Heliocarpus pallidus</i>	$<0.01$	-
<i>Lonchocarpus lanceolatus</i>	$<0.01$	-
Especies sin datos suficientes para el análisis ( $gl \leq 16$ )		
<i>Acacia farnesiana</i>	-	-
<i>Arrabidaea aff. pubescens</i>	-	-
<i>Casearia tremula</i>	-	-
<i>Indigofera lancifolia</i>	-	-
<i>Jatropha alamanii</i>	-	-
<i>Schoepfia schreberi</i>	-	-
<i>Cascabela ovata</i>	-	-

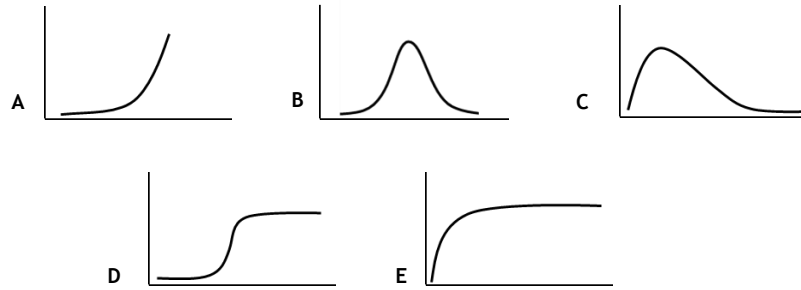


Figura 7. Formas observadas en la relación entre el área basal (ordenadas) y la edad sucesional (abscisas): (A) forma de J, (B) acampanada simétrica, (C) acampanada con sesgo positivo, (D) sigmoideal, y (E) creciente asintótica.

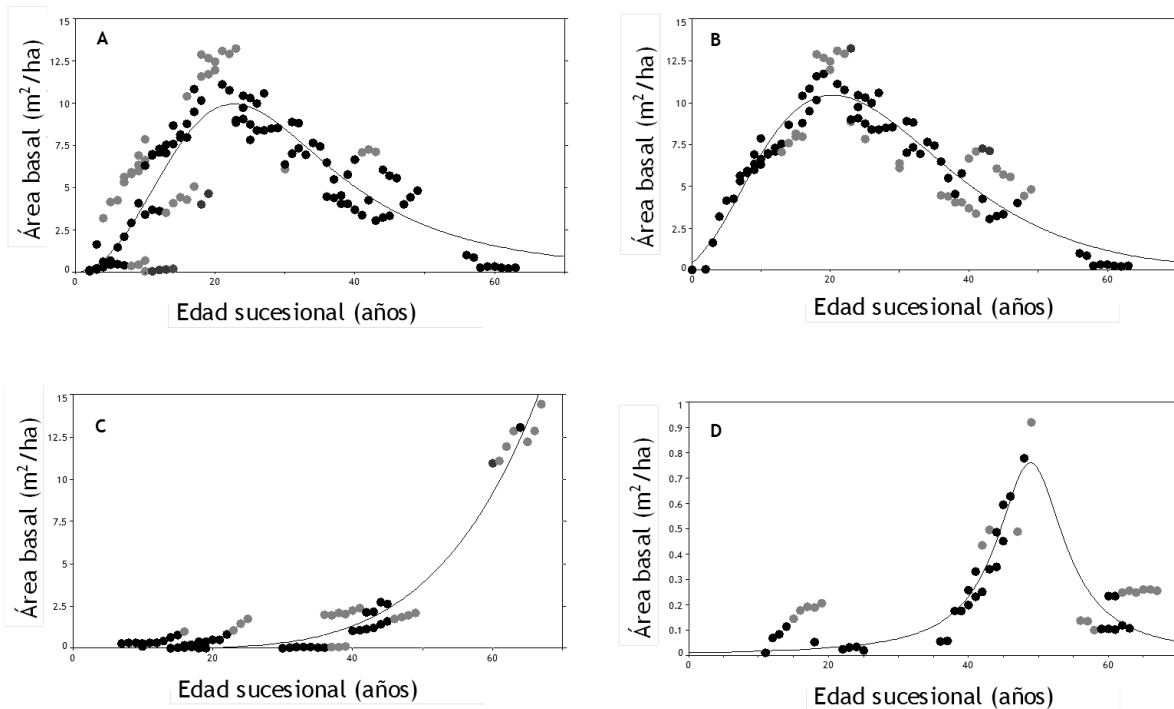


Figura 8. Relación entre la edad sucesional y el área basal de la especie pionera más importante: (A) *Mimosa acantholoba* ( $R^2 = 0.64$ ), (B) *Mimosa acantholoba* sin cuatro sitios dominados por *Mimosa tenuiflora* ( $R^2 = 0.85$ ), y de dos especies importantes del bosque maduro: (C) *Lysiloma divaricatum* ( $R^2 = 0.96$ ), y (D) *Thouinia* sp. ( $R^2 = 0.72$ ). Los puntos negros se encuentran a 1 DE del modelo, mientras que los puntos grises a 2 DE o más.

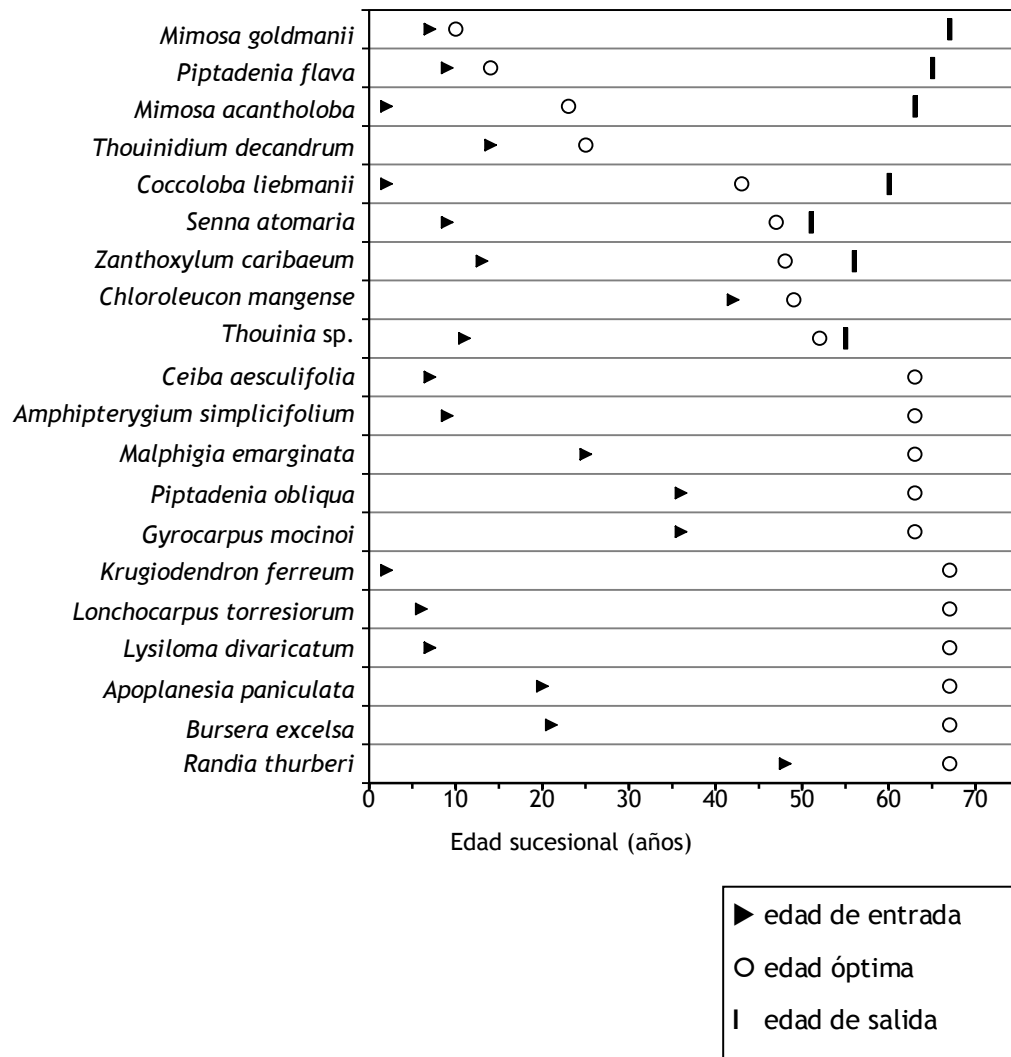


Figura 9. Edades de entrada, óptimas y de salida indicadas por los modelos de cada una de las 20 especies cuya área basal se relacionó con la edad sucesional. Las especies sin barra no tienen edad de salida ya que su área basal se mantiene constante o tiende a aumentar en las edades avanzadas.

#### 4.1.3 Tasas relativas de crecimiento promedio de las especies en cada edad sucesional

Solamente para *Lonchocarpus lanceolatus* se encontró un patrón en el que en una determinada edad sucesional (2 años) las TRCp del área basal parecen ser óptimas (Fig. 10A); sin embargo, la significancia de esta relación es cuestionable porque se basa en un único valor alto de TRCp en esa edad sucesional. Al excluir del análisis de regresión los sitios dominados por *Mimosa tenuiflora*, la regresión de las TRCp del área basal de *Mimosa acantholoba* sobre la edad sucesional también fue significativa y más fuerte (Fig. 10B, C). En doce especies la edad tuvo un efecto débil aunque significativo sobre sus TRCp ( $R^2 < 0.50$ ,  $P < 0.01$ ; Cuadro 2; Anexo VII). No se detectó una señal significativa de la edad sucesional sobre la TRC de 21 especies sucesionales (Cuadro 2;  $R^2 < 0.50$ ,  $P > 0.01$ ). Finalmente, en 17 especies no fue posible averiguar si la edad se relaciona con sus TRCp (grados de libertad  $\leq 16$ ).

#### 4.1.4 Tasas de mortalidad de las especies en cada edad sucesional

Para 34 especies no se encontró una relación significativa entre la edad sucesional y sus tasas de mortalidad ( $P > 0.05$ ); para el resto de las especies no se contó con suficientes datos para poder calcular sus tasas de mortalidad (Anexo IX). En general, la tasa de mortalidad de las especies sucesionales fue muy baja, ya que en la mayoría fue  $< 10\%$ , independientemente de la edad sucesional (Fig. 11; Fig. 12A, C). De hecho, la tasa de mortalidad tuvo un valor de 0 a lo largo del gradiente sucesional en 11 especies. Por otro lado, se encontraron especies cuyas tasas de mortalidad anual a lo largo del gradiente sucesional (Fig. 11; Fig. 12B, D, E, F), presentaron amplia variación (0 y 50 %), como *Mimosa tenuiflora*, *Manihot oaxacana*, *Mimosa acantholoba*, *Heliocarpus pallidus*, *Acacia cochliacantha* y *Senna holwayana*, entre otras; incidentalmente, esta última fue la especie con mayor variación en las tasas y mayor mortalidad en algunas edades.

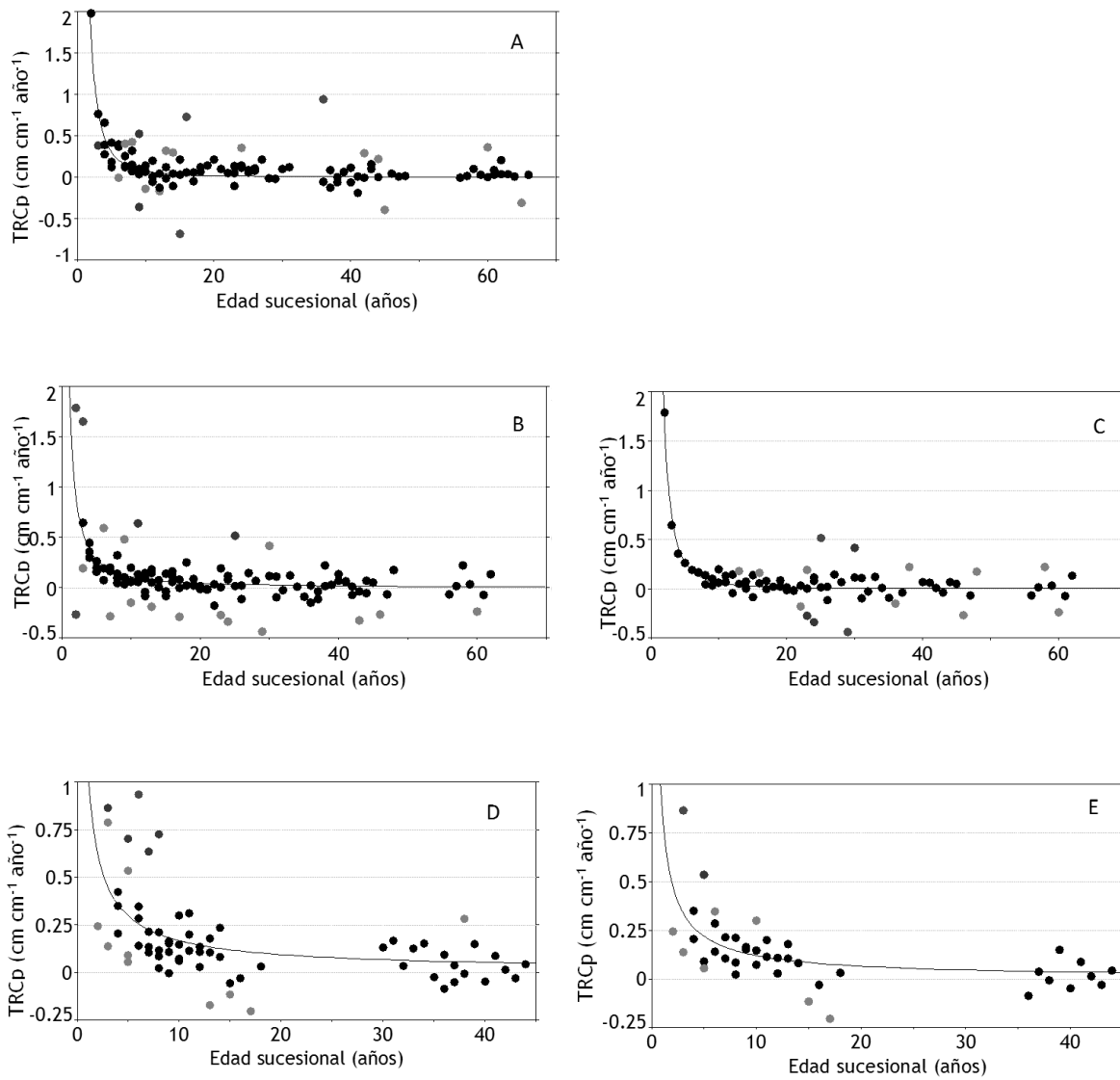


Figura 10. Relaciones significativas entre las tasas relativas de crecimiento promedio del área basal (TRCp AB) y la edad sucesional. (A) *Lonchocarpus lanceolatus* ( $R^2 = 0.50$ ,  $P < 0.01$ ); (B) *Mimosa acantholoba* var. *eurycarpa* ( $R^2 = 0.32$ ,  $P < 0.01$ ); (C) *Mimosa acantholoba* var. *eurycarpa* sin sitios donde domina *M. tenuiflora* ( $R^2 = 0.71$ ,  $P < 0.01$ ); (D) *Mimosa tenuiflora* ( $R^2 = 0.30$ ,  $P < 0.01$ ); (E) *Mimosa tenuiflora* sin sitios donde domina *M. acantholoba* var. *eurycarpa* ( $R^2 = 0.36$ ,  $P < 0.01$ ). Los puntos negros se encuentran a 1 desviación estándar (DE) del modelo, mientras que los puntos grises están a  $\geq 2$  DE.

Cuadro 2. Relación entre las tasas relativas de crecimiento promedio de cada especie sucesional y la edad de abandono.

Especie	$R^2$	Edad óptima	Forma de la relación
Especies con una relación significativa fuerte: ( $R^2 \geq 0.5$ , $P < 0.01$ )			
<i>Lonchocarpus lanceolatus</i>	0.5	2-3	J invertida
Especies con una relación significativa pero débil: ( $R^2 \geq 0.5$ , $P < 0.01$ )			
<i>Lonchocarpus torresiorum</i>	0.4	6-7	J invertida
<i>Krugiodendron ferreum</i>	0.4	2-3	J invertida
<i>Forchammeria pallida</i>	0.4	32-33	J invertida
<i>Mimosa acantholoba</i> var. <i>eurycarpa</i>	0.3	2-3	J invertida
<i>Amphipterygium simplicifolium</i>	0.3	9-10	J invertida
<i>Mimosa tenuiflora</i>	0.3	2-3	J invertida
<i>Handroanthus impetiginosa</i>	0.3	7-8	J invertida
<i>Acacia cochliacantha</i>	0.3	3-4	J invertida
<i>Apoplanesia paniculata</i>	0.2	20-21	lineal decrece
<i>Thouinia</i> sp.	0.2	11-12	J invertida
<i>Quadrella incana</i>	0.1	5-6	J invertida
<i>Lysiloma divaricatum</i>	0.1	7-8	lineal decrece



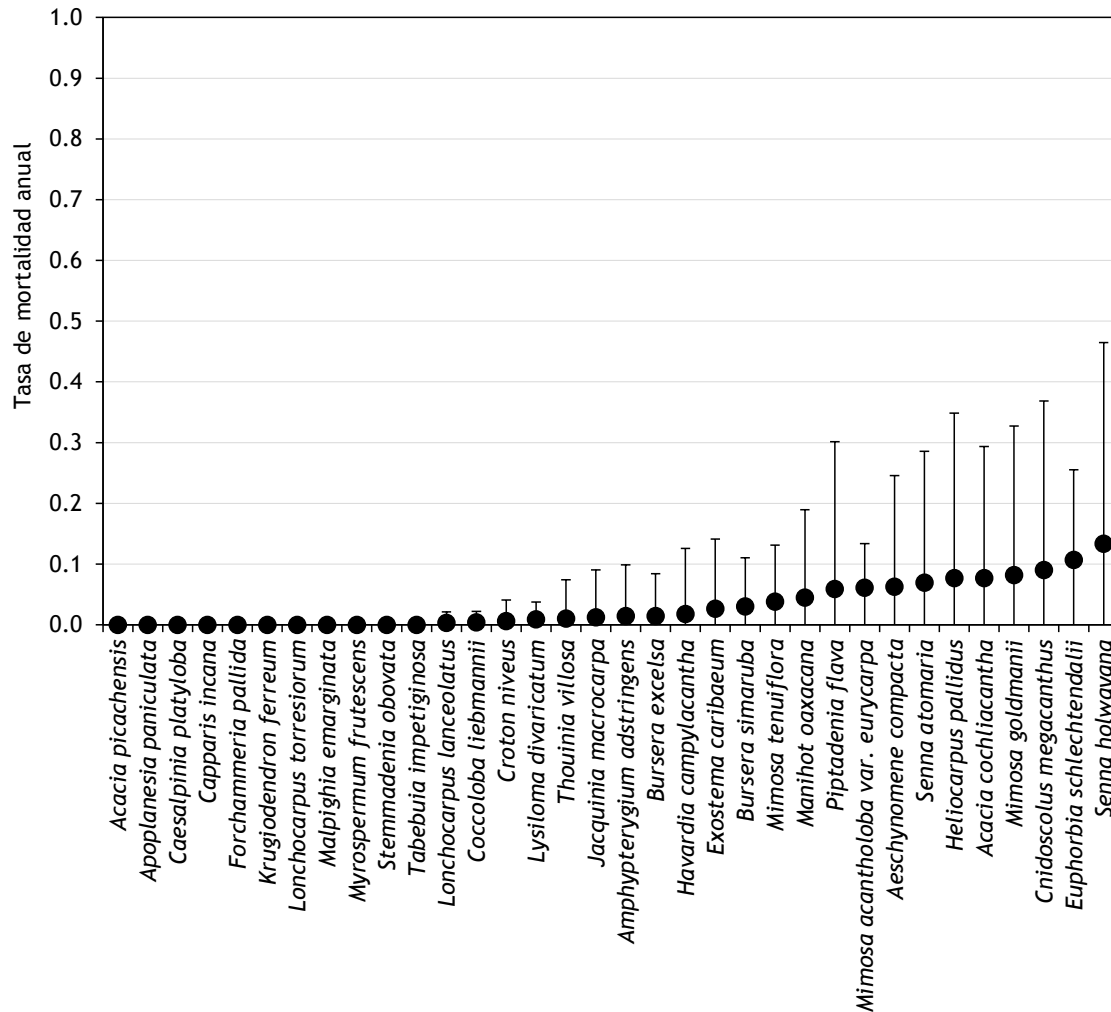


Figura 11. Tasas promedio de mortalidad anual de las especies sucesionales. Los puntos muestran el promedio por especie (sin tomar en cuenta la edad sucesional); las barras de error son  $\pm 1$  DE.

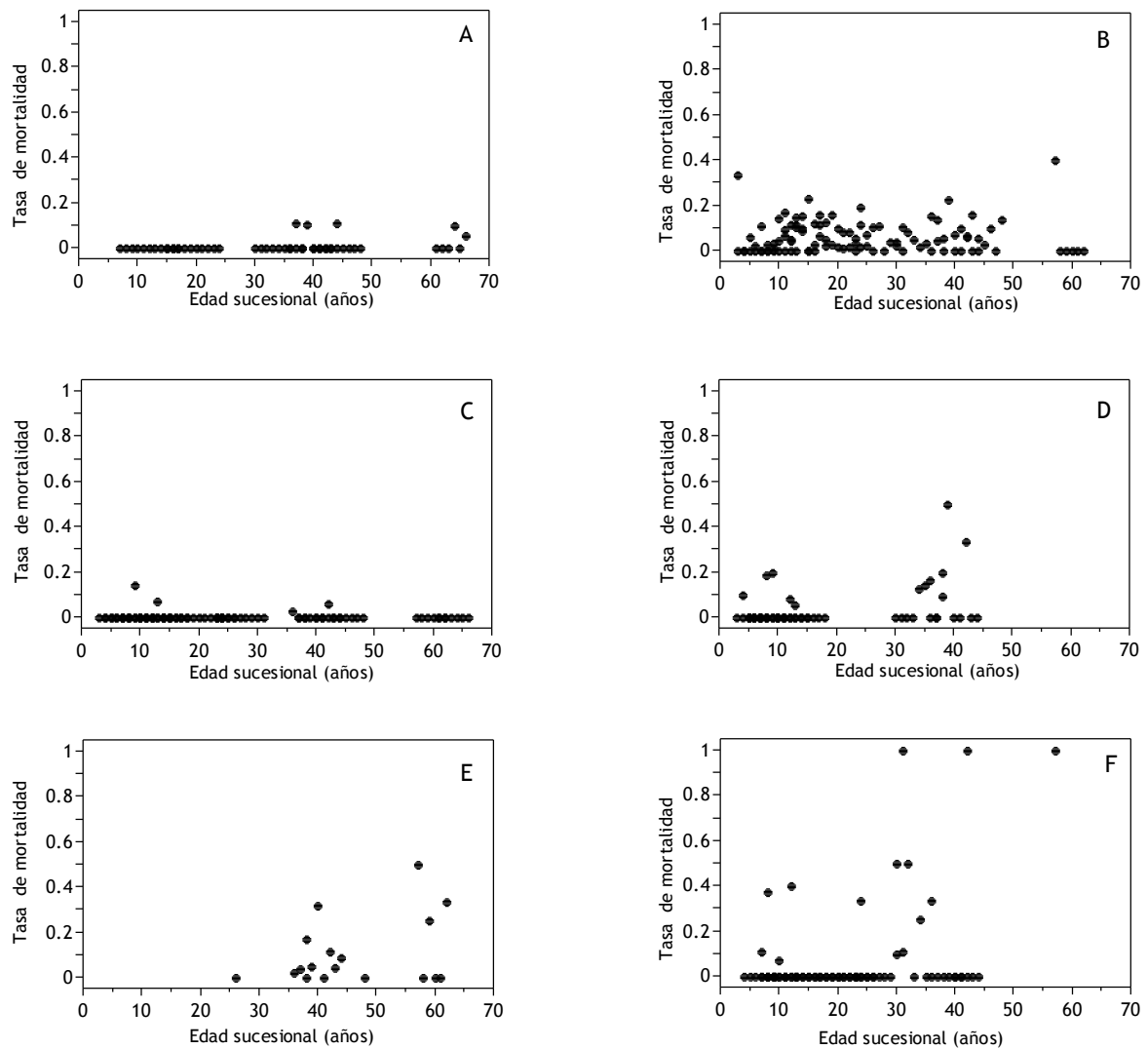


Figura 12. Tasas de mortalidad anual (TM) de algunas especies. El eje x muestra la edad inicial del intervalo anual, el eje y muestra la TM en cada edad sucesional (sitio-edad) de algunas especies que forman parte del bosque maduro (BM): (A) *Lysiloma divaricatum*, (C) *Lonchocarpus lanceolatus*, (E) *Euphorbia schlechtendalii*, y de algunas especies que no forman parte del BM: (B) *Mimosa acantholoba* var. *eurycarpa*, (D) *Mimosa tenuiflora*, y (F) *Acacia cochliacantha*.

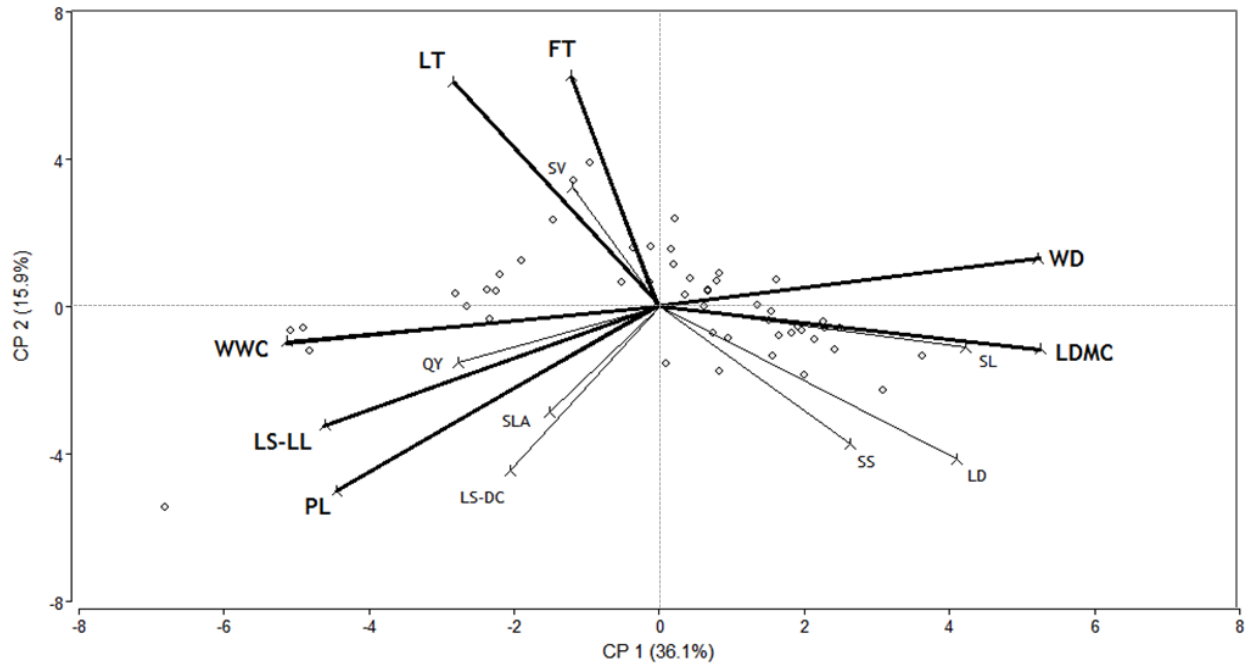
## 4.2 Variación de los atributos funcionales de las especies de estudio

El Componente Principal 1 (CP1) del Análisis de Componentes Principales (ACP) explicó 36.1 % de la variación total y representa a cinco de los 14 atributos funcionales (Cuadro 3; Fig. 13; Anexo X). En el gradiente de variación de los atributos de las 50 especies, las que presentan folíolos (u hojas simples) más grandes (LS-LL), pecíolos más largos (PL) y un mayor contenido de agua en la madera (WWC), también presentan contenidos menores de materia seca en la hoja (LDMC), así como una menor densidad de la madera (WD). El CP2 explicó un porcentaje de variación pequeño (15.9 %) y en él están representados dos de los 14 atributos funcionales (FT y LT); las especies que presentan los valores más altos de fluorescencia instantánea de la clorofila (FT) también tienen hojas más gruesas (LT).

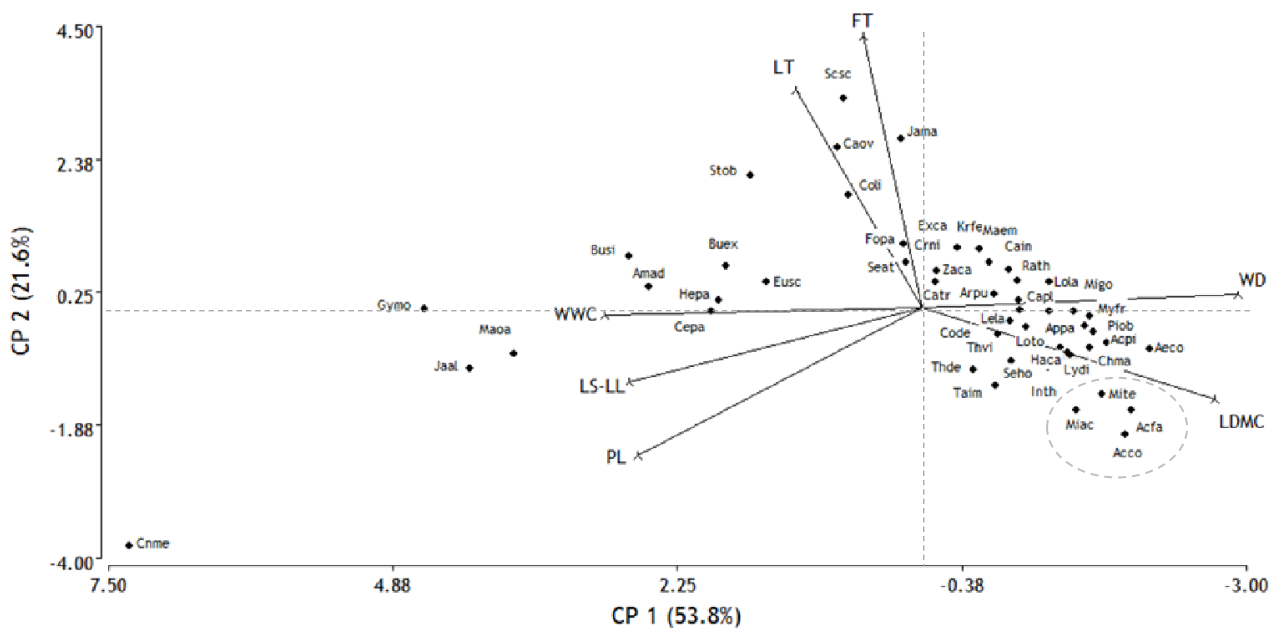
El segundo ACP, en el que se incluyeron sólo los atributos representados en el CP1 y el CP2 del primer ACP (Fig. 14; Cuadro 3; Anexos X y XI), también muestra un gradiente amplio de variación de los atributos; el CP1 explicó 53.8 % de la variación, mientras que el CP2 explicó 21.6 %. En la gráfica de ordenación se observa que *Mimosa acantholoba*, *M. tenuiflora*, *Acacia farnesiana* y *A. cochliacantha* presentan valores relativamente similares entre sí dentro del conjunto de atributos que incluyó este análisis (LDMC, WD, FT, LT, WWC, LS-LL y PL). Sin embargo, estos taxones siguen formando parte del gradiente, es decir, no parecen ser un grupo discreto de especies que esté claramente diferenciado del resto. Además, en la Figura 14 se observa que *Jatropha alamanii*, *Manihot oaxacana*, *Gyrocarpus mocinoi*, *Ceiba aesculifolia*, *Amphipterygium simplicifolium*, *Heliocarpus pallidus*, *Euphorbia schlechtendalii*, *Bursera excelsa* y *Stemmadenia obovata* presentan mayor contenido de agua en la madera (WWC), pecíolos más largos (PL) y folíolos (u hojas simples; LS-LL) más grandes que el resto de las especies. *Schoepfia schreberi*, *Jacquinia macrocarpa*, *Cascabela ovata*, *Stemmadenia obovata* y *Coccoloba liebmanii* se distinguen del resto de las especies por tener hojas más gruesas y mayor fluorescencia instantánea de la clorofila en comparación con las demás especies.

**Cuadro 3.** Correlaciones de cada componente principal (CP) con los atributos funcionales.  
 \*Atributos correlacionados significativamente con cada CP.  $\lambda$  del CP1 = 5.06 variables;  $\lambda$  del CP2 = 2.23 variables.

Atributos		CP1	CP2
<b>*LDMC</b>	<b>Contenido de materia seca en la hoja</b>	<b>0.86</b>	-0.12
<b>*WD</b>	<b>Densidad de la madera</b>	<b>0.85</b>	0.14
SL	Estrechez de la hoja	0.69	-0.12
LD	Densidad de la hoja	0.67	-0.45
SS	Tamaño de la semilla	0.43	-0.40
<b>*FT</b>	<b>Fluorescencia instantánea de la clorofila</b>	-0.20	<b>0.68</b>
SV	Volumen de la semilla	-0.20	0.35
SLA	Área foliar específica	-0.25	-0.31
LS-DC	Tamaño de la hoja	-0.34	-0.48
QY	Rendimiento cuántico	-0.45	-0.17
<b>*LT</b>	<b>Grosor de la hoja</b>	-0.46	<b>0.66</b>
<b>*PL</b>	<b>Longitud del peciolo</b>	<b>-0.73</b>	-0.54
<b>*LS-LL</b>	<b>Tamaño de la hoja simple o del foliolo</b>	<b>-0.75</b>	-0.35
<b>*WWC</b>	<b>Contenido de agua en la madera</b>	<b>-0.84</b>	-0.10



**Figura 13.** Análisis de componentes principales (ACP) de los 14 atributos funcionales continuos (vectores) de 50 especies sucesionales (círculos). Atributos resumidos en el Componente Principal 1 (CP1): densidad de la madera (WD) y contenido de masa seca en la hoja (LDMC), los cuales se correlacionan positivamente entre sí; contenido de agua en la madera (WWC), tamaño del foliolo o de la hoja simple (dependiendo de si la especie presenta hojas compuestas o simples; LS-LL) y longitud del peciolo (PL), los cuales se correlacionan positivamente entre sí y negativamente con WD y LDMC. Atributos resumidos en el Componente Principal 2 (CP2): grosor de la hoja (LT) y fluorescencia instantánea de la clorofila (FT), los cuales se correlacionan positivamente entre sí. Atributos que no se correlacionaron con el CP1 ni con el CP2: estrechez de la hoja (SL), densidad de la hoja (LD), tamaño de la semilla (SS), área foliar específica (SLA), tamaño de la hoja completa (LS-DC), rendimiento cuántico (QY) y volumen de la semilla (SV).



**Figura 14.** ACP que muestra los atributos de 50 especies correlacionados con cada Componente Principal (CP) del primer ACP realizado (Fig. 13). Atributos representados por el CP1: contenido de agua en la madera (WWC), longitud del foliolo o de la hoja simple (LS-LL), longitud del peciolo (PL), densidad de la madera (WD), contenido de masa seca en la hoja (LDMC) y por el CP2: fluorescencia instantánea de la clorofila (FT) y grosor de la hoja (LT). La elipse engloba a cuatro de las ocho especies que sólo se encuentran en la vegetación secundaria.

### 4.3 Relación de los atributos funcionales de las especies con su desempeño sucesional

#### 4.3.1 Variación de los atributos funcionales de las especies y patrones de presencia en el gradiente sucesional

En general, las especies con valores similares de algún atributo mostraron poca consistencia en sus patrones de presencia a lo largo del gradiente sucesional (Figs. 5 y 14). Cuatro de las ocho especies que están ausentes en el bosque maduro (*Mimosa acantholoba*, *M. tenuiflora*, *Acacia farnesiana* y *A. cochliacantha*) compartieron un conjunto de atributos funcionales similares; por el contrario, los valores de los atributos de las otras cuatro especies fueron muy variables, y de hecho algunos de sus valores fueron similares a los de otras especies que sí forman parte del bosque maduro. Una excepción notable a estos resultados generales lo

constituye el caso de *Jatropha alamanii* y *Gyrocarpus mocinoi*, las cuales también comparten un conjunto de atributos similares (Fig. 14) y un patrón comparable de presencia (ambas se registraron en edades avanzadas y forman parte del bosque maduro; Fig. 5). *Manihot oaxacana* también comparte valores de ciertos atributos con estas dos especies; sin embargo, su presencia a lo largo del gradiente es muy distinta, ya que es una de las primeras especies en entrar al gradiente. Las especies restantes presentaron patrones muy variados en cuanto a la entrada y la permanencia durante la sucesión, y también en cuanto al conjunto de atributos funcionales de cada una de éstas (Figs. 5 y 14).

#### 4.3.2 Relación entre los atributos funcionales y el área basal de las especies en el gradiente sucesional

La relación entre los atributos funcionales de las especies de estudio y la edad de los sitios sucesionales sólo fue examinada para las especies cuya área basal estuvo significativamente influenciada por la edad sucesional. La variación en los atributos funcionales de dichas especies se muestra en la Fig. 15A. Ocho atributos funcionales estuvieron significativamente correlacionados con las puntuaciones del CP1 (6 atributos; Cuadro 4) o del CP2 (2 atributos). Las especies con valores altos de densidad de madera tuvieron también mayor contenido de materia seca en la hoja, así como un contenido bajo de agua en la madera, semillas poco voluminosas, hojas o folíolos pequeños y pecíolos cortos; a su vez, el CP2 indicó que las especies con mayor rendimiento cuántico tienen hojas más anchas. No se encontró una relación significativa entre el conjunto de atributos funcionales resumidos en el CP1 y la edad sucesional óptima de las especies (Fig. 15B). En contraste, los atributos resumidos en el CP2 sí se correlacionaron débil pero significativamente con la edad sucesional óptima de las especies (Fig. 15C). *Piptadenia flava*, *Thouinidium decandrum* y *Mimosa acantholoba* son especies con rendimientos cuánticos bajos y hojas muy estrechas, y ellas encuentran su óptimo ecológico, expresado en términos de su área basal, en edades sucesionales de entre -10 y 30 años. Con excepción de *Mimosa goldmanii*, el conjunto restante de especies tuvieron valores de rendimiento cuántico mayores y hojas más anchas que las tres especies mencionadas, y sus valores de área basal fueron mayores en edades sucesionales avanzadas.

La Figura 16 muestra los resultados de los análisis de regresión entre cada atributo funcional por separado ( $x_{af}$ ) y la edad óptima de las especies ( $y_{do}$ ). El desempeño óptimo de las especies sólo dependió significativamente de cuatro de los 14 atributos funcionales examinados. Las especies con menores contenidos de materia seca en la hoja tuvieron un

desempeño óptimo en edades avanzadas (Fig. 16A); otro conjunto de especies con hojas anchas, no necesariamente las mismas que en la relación anterior, presentan un desempeño óptimo en edades avanzadas (Fig. 16B); un tercer conjunto de especies con rendimiento cuántico bajo, aunque con valores alrededor de 0.5, presentan su óptimo en edades iniciales (Fig. 16C); y por último, un conjunto de especies con hojas delgadas también presentan su óptimo en edades iniciales, aunque esta relación fue débil (Fig. 16D).

Aunque solamente cuatro atributos funcionales estuvieron relacionados con fuerza variable y de manera significativa con el desempeño óptimo de las especies, se detectaron algunas peculiaridades en dos de los diez atributos restantes: la densidad de madera y el tamaño de la semilla. Respecto al primero de éstos, se encontró que *Gyrocarpus mocinoi*, *Bursera excelsa*, *Amphipterygium simplicifolium* y *Ceiba aesculifolia* tienen valores de densidad de madera similarmente bajos (Fig. 17A) y sus edades sucesionales óptimas se presentan más allá de los 60 años de abandono. Sólo al excluir a estas especies del análisis de regresión, se encontró que en el conjunto restante, las especies con las densidades de madera más altas, presentaron óptimos sucesionales de alrededor de 60 años (Fig. 17B). En cuanto al segundo atributo (tamaño de la semilla), aunque no se ninguna encontró relación destacaron cuatro especies con óptimos sucesionales en edades iniciales y tamaños intermedios de semillas (Fig. 17C).

**Cuadro 4.** Análisis de componentes principales (ACP) que incluye sólo a las 20 especies cuya área basal dependió de la edad sucesional y sus 14 atributos funcionales. Atributos correlacionados significativamente con cada CP.

Atributos		CP1	CP2
LDMC	Contenido de materia seca en la hoja	0.85	
WD	Densidad de la madera	0.79	
PL	Longitud del peciolo	-0.75	
LS-LL	Tamaño de la hoja simple o del foliolo	-0.84	
SV	Volumen de la semilla	-0.81	
WWC	Contenido de agua en la madera	-0.83	
QY	Rendimiento cuántico		0.65
SL	Estrechez de la hoja		-0.61



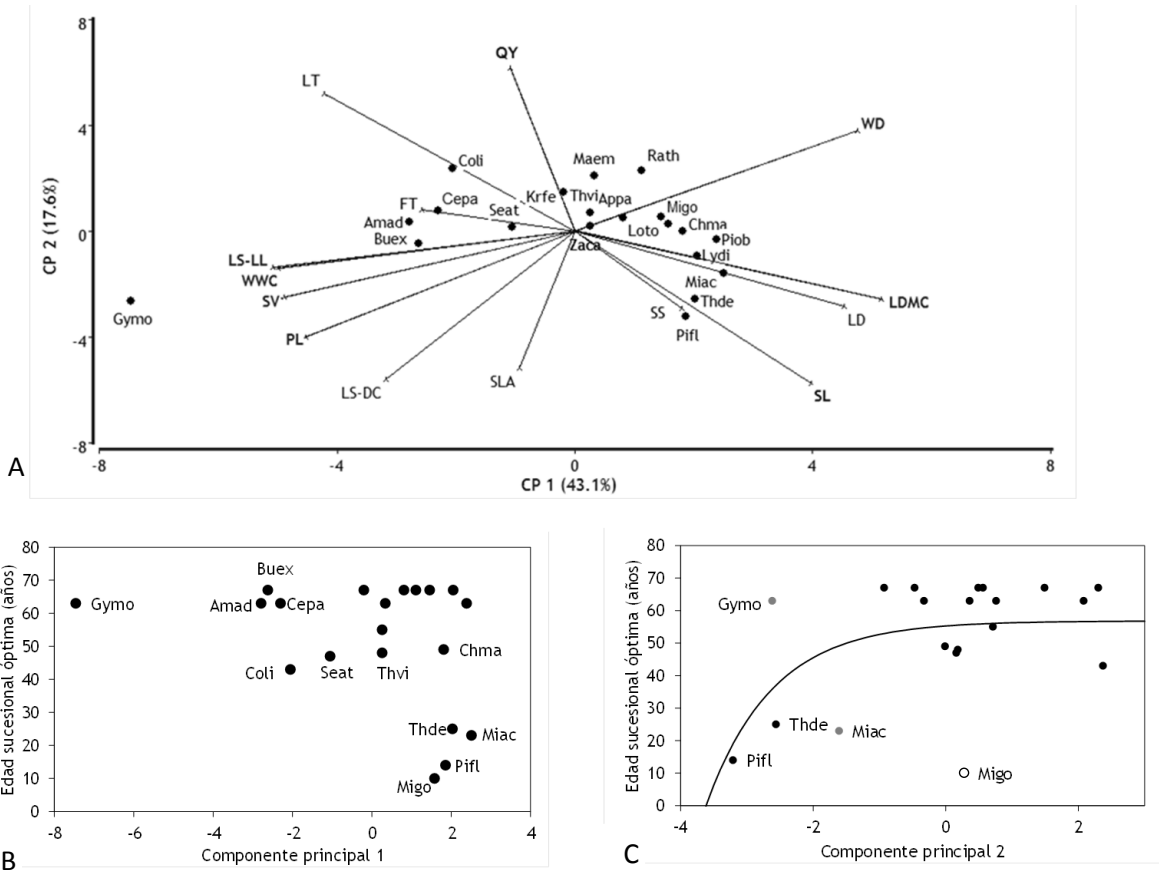


Figura 15. (A) Análisis de componentes principales (ACP) que incluye sólo a las 20 especies cuya área basal dependió de la edad sucesional y sus 14 atributos funcionales. (B) y (C) Análisis de regresión de cada componente principal del ACP ( $x_{CP}$ ) y la edad sucesional óptima de cada especie ( $y_{do}$ ); (B)  $P > 0.05$ ; (C)  $R^2 = 0.26$ ,  $P = 0.0209$ ; los puntos grises están a 2 DE del modelo, el círculo abierto está a  $\geq 3$  DE. Véase los nombres de las especies en el Anexo I.

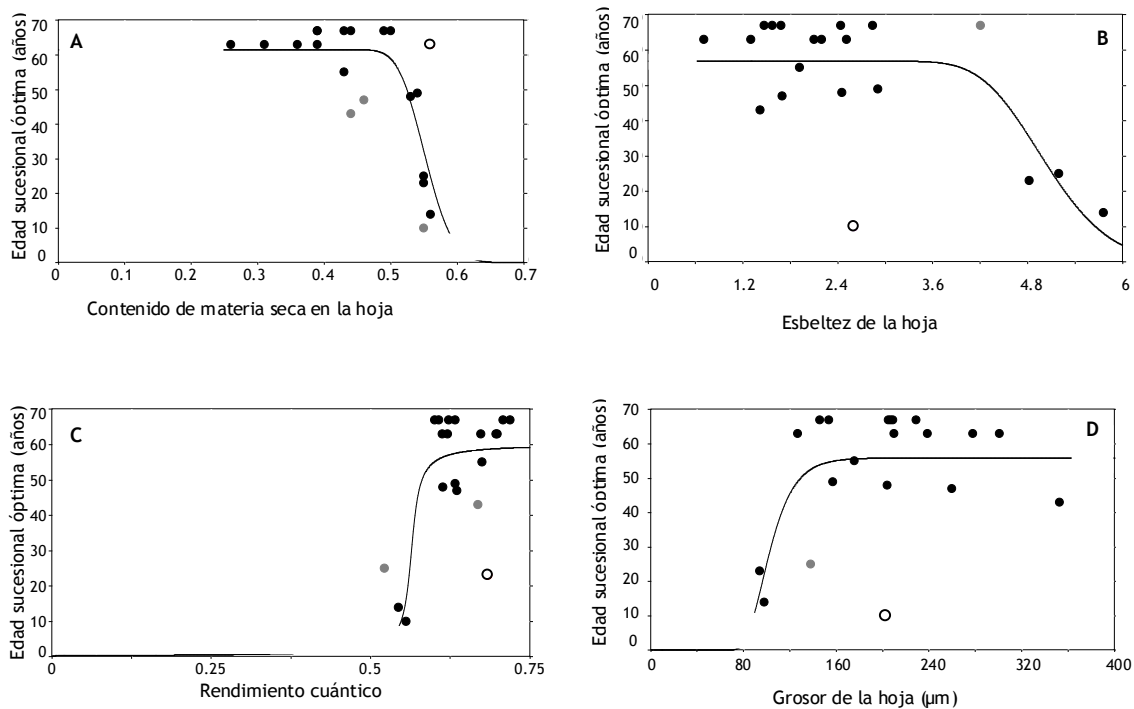


Figura 16. Regresiones no lineales: atributos funcionales ( $x_{af}$ ), edad sucesional óptima de dominancia de las especies con un patrón definido ( $y_{do}$ ). Los círculos negros están a 1 desviación estándar (DE) del modelo, los grises a 2 DE, y los abiertos a  $\geq 3$  DE. A)  $R^2 = 0.54$ ,  $F = 10.1$ ,  $P < 0.01$ , el círculo abierto es *Piptadenia obliqua*; B)  $R^2 = 0.45$ ,  $F = 7.1$ ,  $P < 0.01$ , el círculo abierto es *Mimosa goldmanii*, excluyendo esta especie:  $R^2 = 0.72$ ,  $F = 20.5$ ,  $P < 0.001$ ; C),  $R^2 = 0.55$ ,  $F = 10.3$ ,  $P < 0.01$ , el círculo abierto es *Mimosa acantholoba* var. *eurycarpa*. D)  $R^2 = 0.34$ ,  $F = 9.9$ ,  $P < 0.05$ , el círculo abierto es *Mimosa goldmanii*, al excluirla el ajuste fue:  $R^2 = 0.55$ ,  $F = 9.9$ ,  $P < 0.05$ .

#### 4.3.3 Especies con atributos y desempeño sucesional similares

El segundo ACP (Fig. 14; Anexo XI) permitió reconocer cuatro conjuntos de especies con atributos funcionales similares. El primero estuvo conformado por *Gyrocarpus mocinoi*, *Jatropha alamanii*, *Manihot oaxacana*, *Bursera simaruba*, *Amphipterygium simplicifolium*, *Ceiba aesculifolia*, *Heliocarpus pallidus* y *Bursera excelsa*; de las 50 especies sucesionales estudiadas, éstas son las que presentaron mayor contenido de agua en la madera, menor densidad de la madera, tamaño foliar (hojas simples o folíolos) más grande, pecíolos más largos, y contenido más bajo de masa seca en la hoja.

El segundo conjunto incluye a *Mimosa acantholoba* y *M. tenuiflora*, taxones que claramente dominan las fases tempranas de la sucesión en el sitio de estudio (Fig. 6A, B), junto con *Acacia farnesiana* y *Acacia cochliacantha*, todas con valores muy parecidos de los siete atributos arriba mencionados: bajo contenido de agua en la madera, densidad de madera alta, tamaño pequeño de las hojas simples o los folíolos, pecíolos cortos, contenido alto de masa seca en las hojas, hojas delgadas y valores bajos de fluorescencia instantánea de la clorofila (Fig. 14). El tercer conjunto está constituido por especies con los valores más altos de fluorescencia instantánea de la clorofila entre las 50 especies de estudio, así como las hojas más gruesas (*Jacquinia macrocarpa*, *Coccoloba liebmanii*, *Cascabela ovata*, *Stemmandenia obovata* y *Schoepfia schreberi*). El cuarto y último conjunto está conformado por la mayoría de las especies, las cuales tienen atributos muy parecidos al conjunto en el que se encuentran las especies restringidas a la vegetación secundaria, es decir, tienen contenidos bajos de agua en la madera, densidad de madera alta, tamaño pequeño de sus hojas simples o sus folíolos, pecíolos cortos, contenido alto de masa seca en sus hojas, hojas delgadas y valores bajos de fluorescencia instantánea de la clorofila.

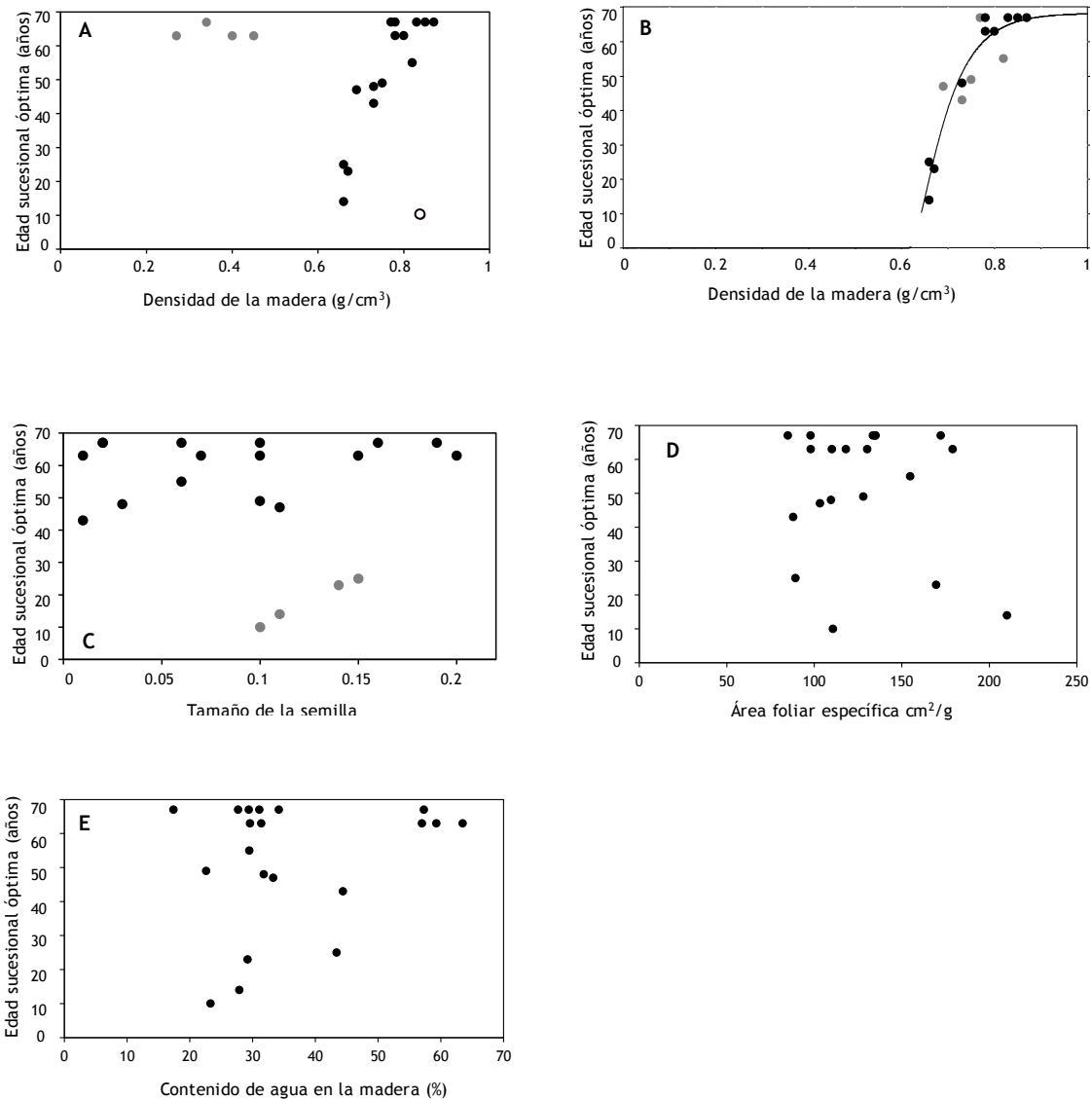
#### 4.3.4 Patrones de acumulación de área basal de las especies en cada edad sucesional

En términos de los patrones de cambio sucesional del área basal, de forma preliminar se puede dividir a las 50 especies que participan en la sucesión secundaria en dos conjuntos principales: el primero está conformado por las 20 especies con un patrón de dominancia dependiente de la edad sucesional, es decir, que en cierta etapa sucesional, ya sea inicial, intermedia o avanzada, presentan un máximo de área basal (Cuadro 1; Fig. 7; Anexos III, IV y V). En contraste, el segundo grupo está integrado por las especies cuya área basal varía a lo largo de la sucesión, pero sin que se pueda reconocer una edad óptima en la que el área basal alcance un máximo. La mayoría de las especies que participan en la sucesión se encuentran ubicadas en el segundo grupo (Cuadro 1; Anexo VI).

A su vez, es posible subdividir al el primer grupo del párrafo anterior utilizando dos criterios. El primero es la edad sucesional óptima de estas especies (Fig. 9): *Mimosa goldmanii*, *Piptadenia flava*, *M. acantholoba* y *Thouinidium decandrum* son más exitosas en edades sucesionales de entre 10 y 25 años, mientras que el resto lo son en edades sucesionales mucho más avanzadas, en general > 43 años. El segundo criterio se basa en el gradiente de variación de los atributos funcionales de estas 20 especies (Fig. 14). Por un lado, están las especies que tienen contenidos altos de agua en la madera, tamaños foliares grandes, pecíolos

largos y semillas de gran volumen, siendo el mejor representante de este grupo *Gyrocarpus mocinoi*, seguido de *Amphipterygium simplicifolium*, *Bursera excelsa*, *Ceiba aesculifolia*, *Coccoloba liebmannii* y *Senna atomaria*. Por el otro, la lista está encabezada por *Mimosa acantholoba*, la cual tuvo valores opuestos para dichos atributos funcionales, además de los valores más altos de contenido de masa seca en la hoja y densidad de madera; esta especie es seguida en orden de magnitud por *Piptadenia obliqua*, *Lysiloma divaricatum*, *Thounidium decandrum*, *Chloroleucon mangense*, *Piptadenia flava*, *Mimosa goldmanii*, *Lonchocarpus torresiorum*, *Senna holwayana*, *Randia thurberi*, *Apoplanesia paniculata*, *Malphigia emarginata*, *Thouinia* sp., *Zanthoxylum caribaeum* y *Krugiodendron ferreum*.

Cabe destacar que *Gyrocarpus mocinoi*, *Amphipterygium simplicifolium*, *Bursera excelsa* y *Ceiba aesculifolia* son especies muy parecidas entre sí con respecto a un conjunto de atributos funcionales (Figs. 13, 14, y 15A), su edad sucesional óptima (se ubican preferentemente en sitios con desarrollo avanzado; Fig. 8), y su patrón de dominancia (área basal respecto a la edad sucesional con forma de J).



**Figura 17.** Ejemplos de relaciones no significativas ( $P > 0.05$ ) entre cuatro atributos funcionales ( $x_{af}$ ) y la edad sucesional óptima de dominancia de las especies ( $y_{do}$ ) con un patrón definido. (A) Los puntos grises son *Gyrocarpus mocinoi*, *Bursera excelsa*, *Amphipterygium simplicifolium* y *Ceiba aesculifolia*, el círculo abierto es *Mimosa goldmanii*. (B) Regresión no lineal en la que se excluyeron las especies anteriores,  $R^2 = 0.89$ ,  $F = 47.8$ ,  $P < 0.001$ ; incluyendo a *Mimosa goldmanii*:  $R^2 = 0.49$ ,  $F = 6.2$ ,  $P < 0.05$ . (C) Atributo sin relación con la edad óptima; los puntos grises son *Mimosa goldmanii*, *Piptadenia flava*, *Mimosa acantholoba* var. *eurycarpa* y *Thouinidium decandrum*. (D) y (E) dos ejemplos más de atributos sin relación con la edad óptima.

## 5. DISCUSIÓN Y CONCLUSIONES

### 5.1 Desempeño sucesional de las especies

En el sistema de estudio (el BTC de Nizanda), la edad sucesional (años de abandono de un sitio) representa un indicador indirecto adecuado de los cambios en los factores ambientales (bióticos y abióticos) que suceden durante el proceso de sucesión secundaria (Lebrija-Trejos *et al.*, 2010b; 2011). Dichos factores ambientales son drásticamente distintos en los sitios cuya vegetación recién comienza a desarrollarse, comparados con los sitios de edad avanzada en los que el proceso sucesional lleva operando más de 70 años. La primera hipótesis de este estudio fue que el desempeño de las especies de plantas que forman parte de la vegetación en desarrollo varía en función de los cambios en los factores a lo largo del gradiente; por lo tanto, se esperaba que los componentes del desempeño medidos en cada especie estuvieran relacionados fuertemente con la edad sucesional. Dichos componentes fueron: presencia, área basal y densidad de individuos (las dos últimas utilizadas como variables indicadoras de la acumulación neta de biomasa), tasa relativa promedio de crecimiento (variable indicadora de la rapidez de acumulación de la biomasa), y por último, la tasa de mortalidad. Los resultados muestran que la forma en la que cada especie respondió al cambio en el conjunto de factores representados por la edad sucesional fue muy diferente y varió dependiendo del componente del desempeño y de la especie en cuestión. De hecho, a diferencia a lo que se esperaba, se encontró que en numerosas especies la edad sucesional no explicó la variación de algunos de los componentes de desempeño. A continuación se discuten los resultados encontrados para cada componente de desempeño.

#### 5.1.1 Presencia de las especies a lo largo de la sucesión

La mayoría de las especies (43 de 50) incluidas en el estudio típicamente forman parte de algún tipo de vegetación madura de la zona, principalmente del BTC (Pérez-García *et al.* 2010b; R. Muñoz, *en prep.*), y una vez que se incorporan a las comunidades sucesionales permanecen en ellas hasta las edades más avanzadas. Este resultado contrasta con los modelos sucesionales de florística de relevo y de florística inicial discutidos por Egler (1954), ya que en la vegetación secundaria de Nizanda se observó una entrada secuencial y continua de especies a la comunidad sucesional, siendo este proceso semejante al modelo clementsiano de florística inicial, pero sin que hubiera salidas secuenciales de especies de la comunidad,

con excepción de algunas especies colonizadoras tempranas, cuyo comportamiento sí está contemplado tanto en el modelo de florística de relevo como en el de florística inicial, la alternativa propuesta por el propio Egler. Este conjunto reducido de especies que dejaron de estar presentes en algún punto del gradiente sucesional entraron a la comunidad en distintos momentos; sin embargo, las más representativas de este grupo, *Mimosa acantholoba* y *M. tenuiflora*, continuaron presentes en los acahuales hasta edades muy avanzadas (63 y 45 años, respectivamente).

Es importante definir claramente los términos utilizados para describir a las especies en función de su presencia a lo largo del gradiente sucesional tomando en cuenta dos criterios: (1) si las especies se presentan exclusivamente en la vegetación secundaria o no, y (2) si son capaces de establecerse desde edades sucesionales muy tempranas (alrededor de los dos primeros años después del abandono). Respecto al primer criterio, tanto a *Mimosa acantholoba* como a *M. tenuiflora* se les ha denominado “especies pioneras” en estudios previos (e.g., Lebrija-Trejos *et al.*, 2010a; 2010b; Lohbeck *et al.*, 2013), mientras que al resto de las especies se les ha denominado con el término genérico de “especies no pioneras”. Estos dos términos también se han utilizado ampliamente para distinguir a las especies heliófitas que se establecen en los claros de las que no lo hacen (Bazzaz y Pickett, 1980; Whitmore, 1989; Gitay *et al.*, 1999; Kammesheidt, 2000; Markesteijn *et al.*, 2007; Easdale y Healey 2009). Sin embargo, en el BTC no se encontró una dinámica de claros similar a la del bosque tropical lluvioso (Dechnik-Vázquez, 2011), aunado al hecho de que en el BTC la luz no es un factor tan fuertemente limitante como en bosques más cerrados (Canham *et al.*, 1990; Markesteijn *et al.*, 2007; Lebrija-Trejos *et al.*, 2011).

De estas razones se desprende que es necesario proponer un nuevo término para definir a las ocho especies restringidas a la vegetación secundaria, incluidas *M. acantholoba* y *M. tenuiflora*. Aunque el término “especies nómadas” propuesto por van Steenis (1958) podría ser adecuado, éste tiene una fuerte connotación de bosque tropical húmedo y también ligado a la dinámica de claros en dichos bosques. Por lo tanto, se sugiere el término “especies oportunistas” para referirse a los taxones que sólo están presentes en sitios con disturbios antropogénicos fuertes y que no forman parte ni del bosque maduro de ningún tipo de vegetación de la zona (Pérez-García *et al.* 2010b; R. Muñoz, *en prep.*), ni de los claros formados en éste (Dechnik-Vázquez, 2011). Se han registrado especies con estas características en otras zonas de bosque tropical caducifolio en México; por ejemplo, en Chamela la principal especie oportunista es *Mimosa arenosa* (Romero-Duque *et al.*, 2007; Pineda-García *et al.*, 2013). Cabe aclarar que la pertenencia a este grupo ecológico no es un

generalizable para todo el género *Mimosa*, ya que en Nizanda *Mimosa goldmanii* forma parte tanto de la vegetación secundaria como del BTC, tal y como ocurre en Yucatán con *Mimosa bahamensis* (Flora Digital de la Península de Yucatán, 2010).

Respecto al segundo criterio, no parece ser razonable utilizar el término “especie pionera” para referirse a las especies presentes en las edades iniciales. Esto se debe a que en este sistema no todas las especies oportunistas restringidas a la vegetación secundaria (ocho especies) se establecieron en esas edades; *Indigofera lancifolia*, *Acacia picachensis*, *A. farnesiana* y *Leucaena lanceolata* se registraron a partir de los 10 años de abandono, mientras que otras especies que sí forman parte del bosque maduro (*Krugiodendron ferreum*, *Coccoloba liebmanii*, *Lonchocarpus lanceolatus* y *Manihot oaxacana*) se registraron desde edades tempranas ( $\geq$  dos años de abandono), al igual que algunas de las especies restringidas a la vegetación secundaria (*Mimosa acantholoba* y *M. tenuiflora*). Por lo tanto, una especie capaz de estar presente en edades jóvenes puede ser categorizada más adecuadamente como “sucesionalmente temprana” (e.g., Bazzaz y Pickett, 1980; Blatt *et al.*, 2003; Pineda-García *et al.*, 2013) en lugar de “especie pionera”. De hecho, existe la posibilidad de que tanto *Mimosa acantholoba* como *M. tenuiflora*, además de ser “especies oportunistas” de acuerdo con esta definición, también puedan ser consideradas como especies invasoras, dado que no están presentes en los bosques nativos de la región, aunque esta afirmación necesitaría ser corroborada con otros métodos enfocados sobre todo a dilucidar su origen.

Los términos propuestos para describir el comportamiento de cada especie no son mutuamente excluyentes, porque los criterios para designarlos son distintos. La presencia de las especies es un componente de desempeño que difiere de la densidad de individuos o de la acumulación de área basal, ya que responde a filtros ecológicos distintos (Cingolani *et al.*, 2007); si se denomina a una especie “sucesionalmente temprana”, “tardía” o “generalista”, es conveniente especificar con base en cuál de los componentes del desempeño se determinó la clasificación (e.g., Kammesheidt, 2000).

### 5.1.2. Acumulación de área basal

Para entender los factores implicados en la relación entre la edad sucesional y el área basal de las especies importantes del dosel, es importante conocer los filtros ambientales que operan durante el proceso sucesional a este nivel. Sin embargo, en Nizanda sólo se han medido los cambios en los factores abióticos durante la sucesión secundaria en la parte baja del sotobosque (ambiente de regeneración), lo cual permitió concluir que éstos representan



filtros ambientales muy fuertes para el establecimiento de nuevos individuos y por lo tanto para la vegetación en desarrollo (Lebrija-Trejos *et al.*, 2011). Las observaciones de campo sugieren que los factores abióticos en el dosel cambian conforme avanza el proceso sucesional de forma similar a lo descrito para el sotobosque, pero aún se requieren mediciones en este estrato del bosque en desarrollo para evaluar esta posibilidad.

En la mayoría de las especies del dosel (30 de 50), la variación en el área basal acumulada no estuvo relacionada con la edad sucesional y los cambios ambientales asociados a ésta. Esto significa que el área basal de esas especies podría variar en función de otros factores aún no estudiados, como por ejemplo la competencia. Sin embargo, el resto de las especies (20) sí fueron afectadas significativamente por los cambios a lo largo del gradiente sucesional. Cada una presentó una acumulación neta óptima (máxima) de área basal en una edad sucesional determinada; además, algunas especies coincidieron en alguna edad pero otras no lo hicieron. Dos especies sobresalieron por el área basal que acumularon: una fue *Mimosa acantholoba*, que fue, por mucho, la especie con más área basal en edades tempranas; la única especie comparable fue *Lysiloma divaricatum* (Leguminosae), la cual constituye un componente importante del bosque maduro (R. Muñoz, *en prep.*) y acumuló mucha área basal en edades avanzadas. Cabe mencionar que en la vegetación secundaria de Nizanda, *Pilosocereus colinsii* (Cactaceae) es una especie que, al igual que *Lysiloma divaricatum*, presenta un área basal considerable en sitios de edad avanzada, pero no fue incluida en este estudio porque aún no se han medido sus atributos funcionales. En el conjunto de 20 especies cuya acumulación de área basal fue sensible a la edad sucesional, se observó un gradiente que va de las especies muy sensibles a otras en las que una proporción considerable de su variación parece responder a otros factores independientes de la edad sucesional. En el bosque maduro de la región se ha observado una variación sustancial en el área basal total de algunas especies. Un ejemplo de ello es *Thouinia* sp., que es un componente estructural importante del BTC maduro y presenta un área basal muy variable entre distintos sitios, con un promedio de 1.5 m<sup>2</sup>/ha, pero con una desviación estándar muy alta (1.4 m<sup>2</sup>/ha; R. Muñoz, *en prep.*).

### 5.1.3. Tasa de acumulación de área basal

Sólo en una especie, *Lonchocarpus lanceolatus*, la tasa de acumulación de área basal durante la sucesión fue sensible a los cambios en los factores a lo largo del tiempo. En promedio, esta especie creció más rápido al inicio de la sucesión y más lento en etapas avanzadas; es probable que este patrón responda a la disminución de recursos a lo largo del gradiente

sucesional (Smith y Huston, 1987), idea según la cual la tasa máxima de crecimiento se alcanza cuando existen niveles altos de algún recurso, que en el caso de este sistema son el espacio y la luz, aunque la disponibilidad de agua sea baja. Esta especie también podría estar respondiendo a cambios en la disponibilidad de nutrientes; sin embargo, la fertilidad del suelo no ha sido evaluada en este sistema. Se ha observado que los cambios de este factor a lo largo del proceso sucesional son poco predecibles porque varían dependiendo del tipo de nutrientes y del tipo de vegetación en cuestión (Guariguata y Ostertag, 2001). *Mimosa acantholoba*, la especie oportunista más representativa de este sistema ecológico, sí reaccionó de forma significativa a la edad sucesional, aunque la variación explicada por ésta fue baja ( $R^2 = 0.32$ ).

Los términos “especies de rápido crecimiento” o “especies de lento crecimiento” han sido utilizados para distinguir especies presentes en distintos sistemas vegetales que tienen desempeños diferentes (Sterck *et al.*, 2006; Baraloto *et al.*, 2010; Poorter *et al.*, 2010). Para las especies sucesionales de este BTC, estos términos no son aplicables debido a que una misma especie podría entrar en ambas categorías, dependiendo de su desempeño en un sitio particular. Si la tasa con la que cada especie incrementó su área basal no responde a los cambios ambientales propios del gradiente sucesional, entonces dichas diferencias podrían deberse a otros factores que aún no han sido estudiados, tales como: (1) la competencia entre especies; (2) el microambiente de cada sitio donde se encuentra una especie (por ejemplo, Huante *et al.* [1995] demostraron experimentalmente que la tasa relativa de crecimiento en varias especies leñosas del BTC está afectada por la cantidad de nutrientes); y (3) las condiciones ambientales particulares en un cierto año (Kupers [2013] encontró que la precipitación anual en este sistema de estudio es muy variable).

#### 5.1.4. Tasas de mortalidad

Independientemente de la edad sucesional, los individuos de una determinada especie que logran establecerse como parte del dosel (*i.e.*, individuos con DAP  $\geq 1$  cm) tuvieron una tasa de mortalidad en general notablemente baja. Puede haber dos explicaciones para este hallazgo que no son mutuamente excluyentes. La primera consiste en que en este estudio se analizó la mortalidad de individuos completos, por lo cual es posible que si se analizara por separado la mortalidad de los tallos de un mismo individuo, el resultado podría ser distinto (aunque en este caso se estaría analizado más bien el vigor y no la mortalidad de los individuos). Las observaciones en campo indican que es común que un mismo individuo presente un gran número de tallos, y que la mortalidad de éstos parece ser alta, sobre todo en

las edades iniciales, cuando se acentúa la falta de agua. Se ha reportado que algunas especies que habitan zonas áridas presentan numerosos tallos que suelen morir fácilmente en época de sequía, debido al efecto que tiene la falta de agua en el xilema, aunque dicha pérdida no pone en riesgo la supervivencia del tronco principal y por lo tanto del individuo (Martínez y López-Portillo, 2003; Warren *et al.*, 2005). La segunda explicación está relacionada con el tamaño de los individuos, el cual podría afectar diferencialmente su supervivencia (Peet, 1992; King *et al.*, 2006; Iida *et al.*, 2014). Si se analizara la mortalidad de los individuos del sotobosque, no sorprendería encontrar que fueran más sensibles a la variabilidad ambiental sucesional que los adultos, y en última instancia esto podría resultar en una mortalidad diferencial dependiente de la especie, del tamaño del individuo y de la edad sucesional ya que es muy probable que los individuos pequeños sean mucho más sensibles a los filtros ambientales.

#### 5.1.5. Desempeño de la especie oportunista principal

Tomando en cuenta a todos los componentes de desempeño en conjunto, una característica distintiva del desempeño de *Mimosa acantholoba*, una vez que ha alcanzado el dosel, es la gran asignación de recursos que hace al crecimiento en etapas sucesionales tempranas. Esta especie domina la vegetación al inicio de la sucesión, cuando se establece, debido a su capacidad para acumular una gran cantidad de biomasa a través de una densidad muy alta de individuos que colectivamente tienen un área basal muy alta, además de la capacidad de los individuos de crecer rápidamente, aunque este último componente de desempeño contribuyó en menor medida que los otros. Conforme cambian los factores durante la sucesión, esta especie no logra seguir siendo dominante frente a otras que también son capaces de crecer rápido, aunque la densidad de individuos de estas últimas no haya sido tan alta inicialmente. *M. acantholoba* es capaz de permanecer en la comunidad hasta edades sucesionales avanzadas debido a que, a pesar de la disminución drástica en su densidad de individuos, su tasa de mortalidad permanece constante a lo largo del tiempo: aunque haya un número alto de individuos en las edades iniciales y muy pocos en las edades avanzadas, en promedio mueren anualmente 0.06 % de los individuos que hay en un sitio, aunque con una gran variación en dicho promedio (DE = 0.07 %) que no se debe a los cambios en los factores abióticos durante el proceso sucesional.

## 5.2. ¿Hay una relación entre los atributos funcionales de las especies y su desempeño sucesional?

Sólo se analizó la relación entre los atributos funcionales y el incremento de área basal a lo largo del gradiente sucesional (la cual es una buena medida indirecta de la biomasa de un individuo o de una especie). No se analizó esta relación para los otros componentes del desempeño por razones inherentes a cada uno de ellos; la tasa relativa de crecimiento resultó ser variable respecto a factores aún desconocidos en este sistema, aunado a que es el resultado de la influencia de numerosos atributos fisiológicos, morfológicos, anatómicos y bioquímicos (Poorter y Garnier, 2007). Por su parte, la variación en la tasa de mortalidad — analizada a los niveles utilizados en este estudio, es decir, individuos completos y no tallos, así como individuos con  $DAP \geq 1$  cm y no los más pequeños (sotobosque) — no estuvo relacionada con la edad sucesional.

Idealmente, los factores que favorecen la acumulación de biomasa en una planta que forma parte de la vegetación son los siguientes: (1) buena disponibilidad de recursos, es decir, hay espacio libre, la luz capturada es suficiente para capturar carbono eficientemente a través de la fotosíntesis, pero sin ser excesiva como para dañar el funcionamiento del aparato fotosintético, el agua es suficiente para poder llevar a cabo los procesos fisiológicos y no es tan escasa como para provocar daños anatómicos por embolismo o por cavitación (Smith y Huston, 1989); (2) condiciones adecuadas del medio, en particular, la temperatura no es tan alta como para reducir la cantidad de agua disponible y afectar los procesos fisiológicos o para dañar los tejidos por sobrecalentamiento, (3) las plantas no sufren herbivoría ni depredación excesivas, y (3) la competencia intra e interespecífica son reducidas, dadas las densidades bajas de individuos. A pesar de que estos factores ideales no siempre se presentan a lo largo de todo el gradiente sucesional, los resultados indican que muchas especies que forman parte de la vegetación en desarrollo tienen picos de área basal en determinadas edades. Teóricamente dichas especies pueden tener estrategias adquisitivas o conservadoras de recursos, o pueden tolerar o evadir las condiciones extremas. La segunda hipótesis de este estudio fue que esas capacidades están dadas por los atributos funcionales de cada especie; por lo tanto, se esperaba que los valores de un cierto atributo funcional para cada especie estuvieran relacionados con la edad a la que cada especie encontró su óptimo ecológico (en términos de su área basal máxima).

Del conjunto de atributos analizados en este estudio, la mayoría no fue relevante para el desempeño sucesional de las 20 especies cuya área basal dependió de la edad sucesional. De

hecho, sólo cuatro de doce atributos, notablemente todos ellos foliares, se relacionaron significativamente con la edad de área basal óptima para cada especie. Estos atributos fueron el contenido de materia seca en la hoja (LDMC), el grosor de la hoja (LT), la estrechez de la hoja (SL) y el rendimiento cuántico (QY). El hecho de que el resto de los atributos foliares no se haya relacionado con el desempeño sucesional de las especies podría indicar que el crecimiento no sólo depende del aporte de las hojas al proceso fotosintético (el cual varía dependiendo de sus características), sino que también depende de factores que corresponden con otros niveles de organización, desde el número total de hojas, la geometría de la copa, la forma en que se distribuye la energía capturada por cada hoja en los distintos órganos de la planta, hasta la disponibilidad de nutrientes en un micrositio (Givnish, 1988; Huante *et al.* 1995; Iida *et al.*, 2013).

Las especies que tuvieron más área basal en edades sucesionales tempranas presentaron los valores más altos de LDMC y de SL, y los más bajos de QY y LT, mientras que las especies con mayor acumulación de área basal en edades avanzadas presentaron los valores inversos de estos cuatro atributos. Por cierto, *Mimosa goldmanii* no se ajustó a estos patrones, lo cual podría deberse a que presenta otro tipo de atributos que promueven el incremento de su área basal temprano en la sucesión, a la vez que le permiten estar presente tanto en la vegetación secundaria como en el bosque maduro.

### 5.2.1. Las funciones teóricas de los atributos relevantes

El contenido de materia seca en la hoja representa la cantidad de masa seca invertida por cada unidad de masa fresca (Poorter y Markesteijn, 2008) y teóricamente influye en la tolerancia a la desecación (Lavorel y Garnier 2002; Bartlett *et al.*, 2012). Se considera que este atributo es un indicador de la cantidad de carbono invertida en la producción de los tejidos que conforman las hojas (Cornelissen *et al.*, 2003; Poorter y Markesteijn, 2008). Además, también es una medida de la resistencia física de la hoja, de modo que los valores más altos se traducen indirectamente en hojas más resistentes a los daños provocados por la falta de agua (Bartlett *et al.*, 2012), a los daños por herbivoría, así como a los daños provocados por factores abióticos como el viento (Cornelissen *et al.*, 2003). Por otro lado, se ha reportado que las hojas estrechas reducen el sobrecalentamiento al reducir la superficie de contacto con los rayos solares (Markesteijn, 2008; Pineda-García *et al.*, 2013) y mejoran la transpiración en la época de sequía (Warren *et al.*, 2005). Al tomar en cuenta las funciones que en teoría tienen estos atributos, se puede inferir que algunas especies son capaces de

alcanzar valores mayores de área basal en los sitios jóvenes donde el agua es un recurso limitante, debido a que sus hojas presentan una mayor resistencia a un encogimiento y una deshidratación excesivos (Bartlett *et al.*, 2012), aunado a que evitan la desecación a través de una superficie de contacto reducida en cada hoja (Fig. 18).

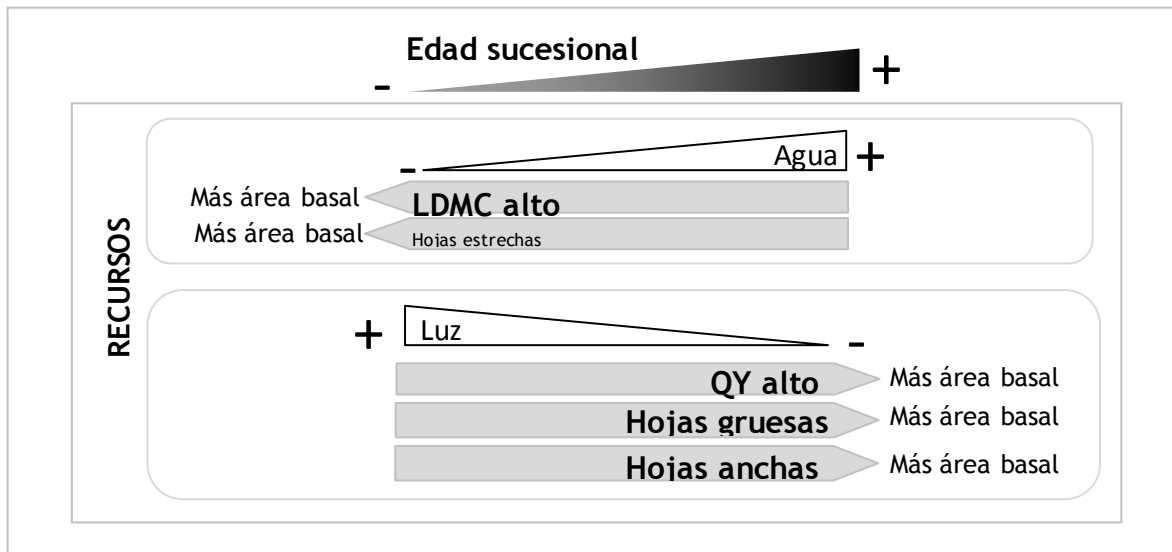


Figura 18. Dirección de los cambios en los factores ambientales a lo largo del gradiente sucesional y los cuatro atributos que se relacionaron con la cantidad de área basal acumulada de 20 especies sucesionales. LDMC: contenido de masa seca en la hoja; QY: rendimiento cuántico.

A diferencia de los bosques tropicales lluviosos, la cantidad de luz que llega a las partes bajas del dosel en el BTC no es un recurso extremadamente escaso en las etapas avanzadas de la sucesión. Sin embargo, hay evidencia de que ésta disminuye conforme se desarrolla la vegetación del BTC (Lebrija-Trejos *et al.*, 2011), por lo que sí debe considerarse como un recurso relativamente más limitante en las edades avanzadas en comparación con las edades tempranas. Al parecer, las especies que alcanzan valores mayores de área basal en edades avanzadas tienen una estrategia relacionada con un buen desempeño fotosintético en condiciones de poca luz, ya que presentan hojas más gruesas y un mayor rendimiento cuántico que las especies con más área basal en las edades tempranas (Fig. 18). Pearcy, 2007 encontró que las hojas gruesas tienen una capacidad fotosintética alta por unidad de área porque poseen una mayor cantidad de tejido fotosintético (Kamaluddin y Grace, 1992). Si la densidad

de flujo de fotones es baja, las plantas maximizan el desempeño fotosintético capturando la mayor cantidad de luz posible, a la vez que minimizan su pérdida de energía por respiración y maximizan el rendimiento cuántico de los fotones capturados (Pearcy, 2007).

No es posible determinar con precisión el mecanismo responsable del efecto que presentaron ciertos atributos foliares sobre la edad a la cual una especie presenta su área basal óptima, debido a que dichos atributos están determinados por una serie de características anatómicas y fisiológicas particulares, las cuales pueden o no estar relacionadas directamente con la eficiencia fotosintética (Lee *et al.*, 1990; Smith *et al.*, 1997; Niinemets *et al.*, 1998; Smith *et al.*, 1998; Niinemets, 1999) y con la capacidad de tolerar o evadir el estrés hídrico (Hinckley y Ceulemans, 1989; Méndez-Alonzo *et al.*, 2012). El área basal se obtuvo a partir de las mediciones del tronco de los árboles y arbustos el cual está constituido de madera. En este estudio se incluyeron dos atributos medidos directamente en la madera, (densidad y cantidad de agua), y se ha reportado que ambos atributos afectan el crecimiento de los árboles (Poorter *et al.*, 2008; 2010) ya que determinan los costos de construcción de la madera (Hacke *et al.*, 2001). Dicho lo anterior, se esperaba que la densidad y cantidad de agua de la madera tuvieran una relación directa con el incremento de área basal. A pesar de esta expectativa, no se observó ninguna relación. Sólo al excluir a un grupo peculiar de especies con baja densidad de madera (que forman parte del bosque maduro) fue posible observar una relación entre la densidad de la madera y el incremento en el área basal; dicho patrón consistió en que algunas especies con densidad de madera baja presentaron su área basal óptima en edades sucesionales tardías. Una excepción notable en esta relación entre la densidad de la madera y el área basal fue *Mimosa tenuiflora*, especie no incluida en el conjunto en el que se analizó la relación atributos-desempeño debido a la independencia de su área basal respecto al gradiente sucesional. Esta especie fue la segunda más dominante en las edades iniciales, sin embargo, a pesar de tener la densidad de la madera más alta entre las 50 especies sucesionales estudiadas, mostró una capacidad de crecer rápidamente, en coincidencia con los hallazgos de Huante *et al.* (1995) para la misma especie en otro BTC.

Estos resultados conducen a la conclusión de que la densidad de la madera y su contenido de agua no son buenos indicadores de la acumulación de área basal en cada edad sucesional. Esto puede deberse a que ambos atributos están determinados por una variación amplia de las características anatómicas de la madera, las cuales sí podrían estar estrechamente relacionadas de manera individual con el incremento de área basal (Poorter *et al.*, 2010; Ze-Xin *et al.*, 2012).

Ninguno de los dos atributos medidos en las semillas —tamaño y volumen— tuvieron un

impacto significativo en el incremento de área basal. Este resultado indica que los conocidos efectos de estos atributos sobre el desempeño de las plántulas (Foster y Janson, 1985; Paz *et al.*, 2005) no se mantienen una vez que las plantas han alcanzado el dosel. Asimismo, aunque es razonable pensar que las especies oportunistas tendrían las semillas más pequeñas en comparación con el resto de las especies sucesionales, lo cual facilitaría su dispersión, se encontró que tienen tamaños intermedios.

### 5.2.2. *Relación entre los atributos funcionales de la especie oportunista principal y su desempeño sucesional*

La densidad de individuos de *Mimosa acantholoba* fue la más alta de todas; ninguna otra especie presentó una densidad similar en ninguna etapa sucesional. Por esta simple pero fuerte razón, se esperaba que tuviera algún atributo sobresaliente relacionado con su éxito incomparable en las etapas iniciales. Sin embargo, en contra de esta predicción, presentó un conjunto de atributos muy similares a los del resto de las especies, cuyo desempeño difirió notablemente de esta especie oportunista.

### 5.2.3. *¿Por qué la mayoría de los atributos no se relacionaron con el desempeño sucesional?*

A pesar de que en este estudio se intentó incluir una gama amplia de atributos con funciones potenciales diversas, seguramente hay otros (o combinaciones de éstos), no incluidos en el estudio que favorecen el incremento de área basal de las especies en ciertas etapas sucesionales, o que son relevantes para los otros componentes del desempeño que no estuvieron relacionados con el gradiente sucesional. Podrían ser atributos relacionados con la fisiología y la anatomía de tallos, hojas y raíces a distintos niveles de organización (Larcher, 2003; Poorter *et al.*, 2010; Pineda-García *et al.*, 2013; Pinzón-Pérez, 2013). Por ejemplo, Gei y Powers (2013) encontraron que la capacidad de fijar nitrógeno y sus particularidades, como el tipo de nódulos bacterianos en las raíces (determinados o indeterminados) afectan las tasas de crecimiento de algunas especies de leguminosas. Asimismo, es muy probable que la capacidad que tienen algunas especies para sobrevivir y rebrotar, después de que el tronco principal es removido, también afecte su desempeño, ya que cuentan con la ventaja de tener un sistema radical desarrollado previamente (Reich *et al.*, 1992; Weiher *et al.*, 1999).

El hecho de que muy pocos de los atributos funcionales incluidos en este estudio hayan contribuido significativamente al incremento del área basal de algunas especies podría



deberse a que los atributos incluidos en este estudio podrían ser más importantes para los componentes del desempeño de los individuos más pequeños, como los del sotobosque (Easdale y Healey, 2009). Además, aquí se utilizaron los valores promedio por especie, por lo que cabe la posibilidad de que no se cumpla el supuesto de que los valores de un atributo varían menos dentro de una especie que entre distintas especies (*e.g.*, McGill *et al.*, 2006), es decir, los valores de cada atributo podrían variar entre los individuos de una misma especie en condiciones distintas dependiendo de la magnitud de la plasticidad de cada especie (*e.g.*, Markesteijn *et al.*, 2007; Paine *et al.*, 2011). Para conocer dicha magnitud se requeriría medir los atributos directamente en los individuos de cada especie presentes en cada sitio sucesional.

### **5.3. ¿Grupos funcionales o sólo conjuntos de especies morfológicamente parecidas?**

Gitay y Noble (1997) afirmaron que las clasificaciones funcionales suponen que la naturaleza tiene una estructura inherente y que los grupos funcionales la revelan, por lo que los datos deberían reflejar la función de los organismos en el ecosistema o sus respuestas al disturbio. Al intentar hacer una clasificación funcional, las especies que integran un grupo funcional deben tener un desempeño ecológico similar y los atributos funcionales de esas especies no sólo deben ser similares, sino que deben tener un efecto parecido sobre su desempeño (Lavorel y Garnier, 2002; Pillar y Sosinski, 2003; Lavorel *et al.*, 2007; Violle *et al.*, 2007). En la realidad, es muy difícil encontrar a los atributos responsables de tales efectos, aunque teóricamente existan. Si se agrupan a las especies sólo por tener atributos morfológicos similares, sin saber si éstos son relevantes o no para el desempeño, entonces dicha agrupación podría ser el resultado de una similitud debida al arrastre filogenético, y ese grupo de especies no necesariamente tendría funciones o respuestas similares durante el proceso sucesional.

Las especies sucesionales, es decir, las que en algún momento forman parte de la vegetación en desarrollo en Nizanda, presentan atributos muy diversos (Lebrija-Trejos *et al.*, 2010b; van den Elzen, 2010). Por lo tanto, no parece haber conjuntos discretos de especies con atributos similares, sino un amplio gradiente de variación en el que unas especies se parecen más a otras. Aun así, es posible agrupar a las especies con desempeño similar, aunque no necesariamente los atributos compartidos entre esas especies hayan sido los responsables de dicho desempeño, como ocurrió con la mayoría de los atributos funcionales incluidos en este estudio. Por ejemplo, se encontró un grupo de cuatro especies con atributos foliares y de

la madera muy parecidos entre sí, que también ha sobresalido en otros estudios por su similitud en cuanto a sus atributos fenológicos (Maldonado-Romo, 2014) y a sus atributos y desempeño a un nivel ontogénico distinto, como por ejemplo su estrategia de almacenamiento de agua (Pinzón-Pérez, 2013) o a sus tasas de crecimiento (A. Echeverría-Serur, *en prep.*). En este estudio algunas especies (*Gyrocarpus mocinnoi*, *Bursera excelsa*, *Amphipterygium simplicifolium* y *Ceiba aesculifolia*) presentaron un patrón de incremento de área basal muy similar (incremento del área basal, conforme avanza la edad sucesional, en forma de J, y área basal óptima en edades sucesionales tardías) y se encontró que tienen valores de densidad de madera muy parecidos (bajos), pero ese atributo no explicó dicho patrón, por lo cual teóricamente algún otro atributo o conjunto de atributos lo podría estar influenciando.

Dado que la variación en los atributos foliares de las especies y su efecto sobre sus edades de desempeño óptimo fueron más bien un continuo, no se recomienda clasificar a estas 20 especies en grupos funcionales discretos. Si por alguna razón en alguna investigación futura en esta misma región fuera necesario distinguir grupos funcionales de especies sucesionales, a partir de los resultados de este estudio se puede recomendar la distinción de dos grupos de especies (Cuadro 1): un conjunto de especies que muestran incrementos importantes de área basal en edades tempranas, mientras que por el contrario, el otro conjunto incluye especies con incrementos más grandes de esta variable en edades avanzadas; la distinción de estos dos grupos se ve reforzada por el hecho de que sus respectivas especies presentaron valores similares de cuatro atributos foliares que influyen en sus respectivos patrones de incremento de área basal (Figs. 16 y 18).

#### **5.4. Conclusiones finales**

El análisis por separado de cada una de las especies que componen a la comunidad vegetal en desarrollo sucesional reveló una diversidad inesperada en las formas en las que éstas se desempeñan, en sus atributos morfológicos y en la magnitud en la que ciertos atributos funcionales contribuyen al éxito en su desempeño a lo largo de la sucesión. Un hallazgo muy interesante de este estudio fue que las tasas de crecimiento y de mortalidad no están relacionadas con la edad sucesional, y aunque en este momento es difícil adjudicar este resultado a algún factor específico, es probable que factores aún desconocidos estén involucrados como la competencia y el tamaño y la edad de los individuos.

Pocos atributos foliares confirieron ventajas obvias a un número limitado de especies; éstas alcanzaron sus valores máximos de área basal en diferentes edades sucesionales, en las

que prevalecen ambientes diferentes. Estos resultados permiten concluir que las diferentes especies que participan en el proceso de recuperación del bosque tropical caducifolio de Nizanda responden con magnitudes distintas a los filtros ambientales del gradiente sucesional, y que un mismo valor de un atributo no es igualmente importante para todos los componentes del desempeño de todas las especies sucesionales.

En primera instancia, puede parecer atractivo utilizar atributos funcionales foliares, de la madera y de las semillas— que son relativamente fáciles de medir, para tratar de inferir los procesos fisiológicos complejos que se llevan a cabo en las plantas, en lugar de medir directamente dichos procesos. Asimismo, parece sencillo y conveniente tratar de establecer la relación existente entre un atributo funcional y el desempeño de las plantas para comprender cómo las plantas enfrentan y logran pasar a través de filtros ambientales severos, los cuales además van cambiando conforme avanza el proceso sucesional. La diversidad de formas en las que se desempeñan las especies sucesionales y de la amplia variación en sus características morfológicas es verdaderamente impresionante. Por lo tanto, parece inadecuado intentar simplificar la relación entre las características morfológicas (y algunas fisiológicas) y el desempeño de las especies (establecimiento, la abundancia, el crecimiento y la mortalidad), sobre todo si se trata de variables de desempeño medidas en un sistema tan complejo como la vegetación secundaria. En lugar de tratar de simplificar dichos procesos ecológicos, es preferible resaltar el hecho sorprendente de que las distintas especies de plantas, que por su tamaño forman parte del dosel de la vegetación secundaria, no presentan una única forma de enfrentar los cambios inherentes al proceso sucesional.

## LITERATURA CITADA

- Ackerly, D.D., Dudley, S.A., Sultan, S.E., Schmitt, J., Coleman, J.S., Linder, C.R., Sandquist, D.R., Geber, M.A., Evans, A.S., Dawson, T.E. y Lechowicz, M.J. 2000. The evolution of plant ecophysiological traits: recent advances and future directions. *BioScience*, **50**: 979-995.
- Ackerly, D.D. 2003. Community assembly, niche conservatism, and adaptive evolution in changing environments. *International Journal of Plant Science*, **164**: S165-S184.
- Álvarez-Yépiz, J.C., Martínez-Yrizar, A., Búrquez, A. y Lindquist, C. 2008. Variation in vegetation structure and soil properties related to land use history of old-growth and secondary tropical dry forests in northwestern Mexico. *Forest Ecology and Management*, **256**: 355-366.
- Baker, N.R y Rosenqvist, E. 2004. Applications of chlorophyll fluorescence can improve crop production strategies: an examination of future possibilities. *Journal of Experimental Botany* **55**: 1607-1621.
- Baraloto, C., Marcon, E., Morneau, F., Pavoine, S. y Roggy, J.-C. 2010. Integrating functional diversity into tropical forest plantation designs to study ecosystem processes. *Annals of Forest Science*, **67**: 303-303.
- Bartlett, M.K., Scoffoni, C. y Sack, L. 2012. The determinants of leaf turgor loss point and prediction of drought tolerance of species and biomes: a global meta-analysis. *Ecology Letters*, **15**: 393-405.
- Bazzaz, F.A. 1979. The physiological ecology of plant succession. *Annual Review of Ecology and Systematics*, **10**: 351-371.
- Bazzaz, E.A. y Pickett, S.T.A. 1980. Physiological ecology of tropical succession: a comparative review. *Annual Review of Ecology and Systematics*, **11**: 287-310.
- Blatt, S.E., Janmaat, J.A. y Harmsen, R. 2003. Quantifying secondary succession: a method for all sites? *Community Ecology*, **4**: 141-156.
- Bond, W.J. 1997. Functional groups for predicting changes in biodiversity: a case of study in Cape Fynbos. En Smith, T.M., Shugart, H.H. y Woodward, F.I. eds. *Plant functional types, their relevance to ecosystem properties and global change*. Pp. 174-194, Cambridge University Press, Cambridge.
- Brienen, R.J.W., Lebrija-Trejos, E., van Breugel, M., Pérez-García, E.A., Bongers, F., Meave, J.A. y Martínez-Ramos, M. 2009. The potential of tree rings for the study of forest succession in southern Mexico. *Biotropica*, **41**:186-195.

- Canham, C.D., Denslow, J.S., Platt, W.J., Runkle, J.R., Spies, T.A. y White, P.S. 1990. Light regimes beneath closed canopies and tree-fall gaps in temperate and tropical forests. *Canadian Journal of Forest Research*, **20**: 620-631.
- Castro, G., Nygård, R., Gonzales, B. y Christer, P. 2005. Stand dynamics and basal area change in a tropical dry forest reserve in Nicaragua. *Forest Ecology and Management*, **208**: 63-75.
- Ceccon, E., Huante, P. y Rincón, E. 2006. Abiotic factors influencing tropical dry forests regeneration. *Brazilian Archives of Biology and Technology*, **49**: 305-312.
- Cingolani, A.M., Cabido, M., Gurvich, D.E., Renison, D. y Díaz, S. 2007. Filtering processes in the assembly of plant communities: are species presence and abundance driven by the same traits? *Journal of Vegetation Science*, **18**: 911-920.
- Clapier, C. 2007. Agricultural practices and tropical dry forest regeneration in southern Mexico Tesis de Maestría en Ciencias, Wageningen University, Wageningen, Holanda.
- Connell, J.H. y Slatyer, R.O. 1977. Mechanisms of succession in natural communities and their role in community stability and organization. *American Naturalist*, **111**: 1119-1144.
- Cornelissen, J.H.C., Lavorel, S., Garnier, E., Díaz, S., Buchmann, N., Gurvich, D.E., Reich, P.B., ter Steege, H., Morgan, H.D., van der Heijden, M.G.A., Pausas, J.G. y Poorter, L. 2003. A handbook of protocols for standardised and easy measurement of plant functional traits worldwide. *Australian Journal of Botany*, **51**: 335-380.
- Dechnik-Vázquez, Y.A. 2011. Efectos de la apertura de claros sobre la regeneración de la vegetación en un bosque tropical caducifolio. Tesis de Licenciatura (Biología), Universidad Nacional Autónoma de México, México, D.F., México.
- Di Rienzo, J.A., Casanoves, F., Balzarini, M.G., Gonzalez, L., Tablada, M. y Robledo, C.W. InfoStat versión 2013. Grupo InfoStat, FCA, Universidad Nacional de Córdoba, Córdoba, Argentina. Disponible en: <http://www.infostat.com.ar>
- Easdale, T.A. y Healey, J.R. 2009. Resource-use-related traits correlate with population turnover rates, but not stem diameter growth rates, in 29 subtropical montane tree species. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics*, **11**: 203-218.
- Echeverría-Serur, A. *en prep.* Establecimiento diferencial de plántulas de árboles del bosque tropical caducifolio con diferentes atributos funcionales a lo largo de un gradiente sucesional. Tesis de Maestría (Ciencias Biológicas), Universidad Nacional Autónoma de México, México, D.F., México.

- Egler, F.E. 1954. Vegetation science concepts I. Initial floristic composition, a factor in old-field vegetation development. *Vegetatio*, **4**: 412-417.
- Elliot, D., Schwartz, M., Scott, G., Haymes, S., Heimiller, D. y George, R. 2004. *Atlas de Recursos Eólicos del Estado de Oaxaca*. Laboratorio Nacional de Energía Renovable, Secretaría de Desarrollo Industrial y Comercial del Gobierno del Estado de Oaxaca. Golden, Colorado.
- Escamilla-Zerón, J.G., Meave, J.A. y Pérez-García, E.A. 2013. Comparación de la estructura y la diversidad del bosque tropical caducifolio en dos sustratos diferentes en la región de Nizanda, Oaxaca, México. XIX Congreso Mexicano de Botánica, Universidad de Ciencias y Artes de Chiapas, Tuxtla Gutiérrez, Chiapas, México.
- Finegan, B. 1984. Forest succession. *Nature*, **312**: 109-114.
- Flora digital de la península de Yucatán. 2010. Herbario CICY, Unidad de Recursos Naturales. Disponible en: [www.cicy.mx/sitios/flora%20digital/ficha\\_virtual.php?especie=1536](http://www.cicy.mx/sitios/flora%20digital/ficha_virtual.php?especie=1536)
- Foster, S.A. y Janson, C.H. 1985. The relationship between seed size and establishment conditions in tropical woody plants. *Ecology*, **66**: 773-780.
- Gallardo-Cruz, J.A., Pérez-García, E.A. y Meave, J.A. 2005. Estructura, composición y diversidad de la selva baja caducifolia del Cerro Verde, Nizanda, (Oaxaca) México. *Boletín de la Sociedad Botánica de México*, **76**: 19-35.
- Gallardo-Cruz, J.A., Meave, J.A., Pérez-García, E.A. y Hernández-Stefanoni J.L. 2010. Spatial structure of plant communities in a complex tropical landscape: implications for  $\beta$ -diversity. *Community Ecology*, **11**: 202-210.
- García, E. 1988. *Modificaciones al Sistema de Clasificación Climática de Köppen*. Edición de la autora, México, D.F.
- Garnier, E., Cortez, J., Billès, G., Navas, M.L., Roumet, C., Debussche, M., Laurent, G., Blanchard, A., Aubry, D., Bellmann, A., Neill, C. y Toussaint, J.P. 2004. Plant functional markers capture ecosystem properties during secondary succession. *Ecology*, **85**: 2630-2637.
- Gej, M.G. y Powers, J.S. 2013. What controls biological nitrogen fixation in the dry forests of Costa Rica? Proceedings of the 2013 Annual Meeting, Association for Tropical Biology and Conservation and Organization for Tropical Studies, San José, Costa Rica, junio de 2013.
- Gerhardt, K. y Hytteborn, H. 1992. Natural dynamics and regeneration methods in tropical dry forests - an introduction. *Journal of Vegetation Science*, **3**: 361-364.

- Gitay, H. y Noble, I.R. 1997. What are functional types and how we should seek them? *En* Smith, T.M., Shugart, H.H. y Woodward, F.I. eds. *Plant functional types, their relevance to ecosystem properties and global change*. Pp. 3-19, Cambridge University Press, Cambridge.
- Gitay, H., Noble, I.R. y Connell, J.H. 1999. Deriving functional types for rain-forest trees. *Journal of Vegetation Science*, **10**: 641-650.
- Gleason, H.A. 1927. Further views on the succession-concept. *Ecology*, **8**: 299-326.
- Guariguata, M.R. y Ostertag, R. 2001. Neotropical secondary forest succession: changes in structural and functional characteristics. *Forest Ecology and Management*, **148**: 185-206.
- Hacke, U.G., Sperry, J.S., Pockman, W.T., Davis, S.D. y McCulloh, K.A. 2001. Trends in wood density and structure are linked to prevention of xylem implosion by negative pressure. *Oecologia* **126**: 457-461.
- Hanley, M.E., Lamont, B.B., Fairbanks, M.M. y Rafferty, C.M. 2007. Plant structural traits and their role in anti-herbivore defense. *Perspectives in Plant Ecology Evolution and Systematics* **8**: 157-178.
- Hinckley, T.M. y Ceulemans, R. 1989. Current focuses in woody plant water relations and drought resistance. *Annals of Forest Science*, **46**: 317s-324s.
- Hérault, B., Bachelot, B., Poorter, L., Rossi, V., Bongers, F., Chave, J., Paine, C.E.T., Wagner, F. y Baraloto, C. 2012. Functional traits shape ontogenetic growth trajectories of rain forest tree species. *Journal of Ecology*, **99**: 1431-1440.
- Hodgson, J.G., Montserrat-Martí, G., Charles, M., Jones, G., Wilson, P., Shipley, B., Sharafi, M., Cerabolini, B.E.L., Cornelissen, J.H.C., Band, S.R., Bogard, A., Castro-Díez, P., Guerrero-Campo, J., Palmer, C., Pérez-Rantomé, M.C., Carter, G., Hynd, A., Romo-Díez, A., de Torres Espuny, L. y Royo Pla, F. 2011. Is leaf dry matter content a better predictor of soil fertility than specific leaf area? *Annals of Botany*, **108**: 1337-1345.
- Holbrook, N.M., Whitebeck, J.L. y Mooney, H.A. 1995. Drought responses of neotropical dry forest trees. *En* Bullock, S.H., Mooney, H.A. y Medina, E. eds. *Seasonally dry tropical forests*. Pp. 243-253. Cambridge University Press, Cambridge.
- Huante, P., Rincón, E. y Acosta, I. 1995. Nutrient availability and growth rate of 34 woody species from a tropical deciduous forest in Mexico. *Functional Ecology*, **9**: 849-858.
- Hunt, R. 1990. *Basic growth analysis*. Unwin Hyman, Londres.

- lida, Y., Poorter, L., Sterck, F.J., Kassim, A.R., Potts, M.D., Kubo, T. y Kohyama, T. 2013. Linking size-dependent growth and mortality with architectural traits across 145 co-occurring tropical tree species. *Ecology*, **95**: 353-363.
- lida, Y., Kohyama, T.S., Swenson, N.G., Su, S.H., Chen, C.T., Chiang, J.M. y Sun, I. 2014. Linking functional traits and demographic rates in a subtropical tree community: the importance of size dependency. *Journal of Ecology*, **102**: 641-650.
- INEGI [Instituto Nacional de Estadística Geografía e Informática]. 2010. Censo General de Población y Vivienda 2010. INEGI, Aguascalientes, Aguascalientes, México.
- Joner, F., Specht, G., Müller, S.C. y Pillar, V.D. 2011. Functional redundancy in a clipping experiment on grassland plant communities. *Oikos* **120**: 1420-1426.
- Kalacska, M., Sanchez-Azofeifa, G.A., Calvo-Alvarado, J.C., Quesada, M., Rivarda, B. y Janzen, D.H. 2004. Species composition, similarity and diversity in three successional stages of a seasonally dry tropical forest. *Forest Ecology and Management*, **200**: 227-247.
- Kalacska, M., Sanchez-Azofeifa, G.A., Rivard, B., Caelli, T., White, H.P. y Calvo-Alvarado, J.C. 2007. Ecological fingerprinting of ecosystem succession: estimating secondary tropical dry forest structure and diversity using imaging spectroscopy. *Remote Sensing of the Environment*, **108**: 82-96.
- Kamaluddin, M. y Grace, J. 1992. Photoinhibition and light acclimation in seedlings of *Bischofia javanica*, a tropical forest tree from Asia. *Annals of Botany* **69**: 47-52.
- Kammesheidt, L. 2000. Some autecological characteristics of early to late successional tree species in Venezuela. *Acta Oecologica*, **21**: 37-48.
- King, D.A., Davies, S.J. y Noor, N.S.M. 2006. Growth and mortality are related to adult tree size in a Malaysian mixed Dipterocarp forest. *Forest Ecology and Management*, **223**: 152-158.
- Kupers, E. 2013. The effect of climate variability on secondary succession of a tropical dry forest in Nizanda, Southern Mexico. Internship Project Report P213-21, Wageningen University, Wageningen, Holanda, y Universidad Nacional Autónoma de México, México, D.F., México.
- Larcher W. 2003. *Physiological plant ecology*. Springer, Berlín.
- Lavorel, S., McIntyre, S., Landsberg, J. y Forbes, T.D.A. 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. y Garnier, E. 2002. Predicting changes in community composition and ecosystem functioning from plant traits: revisiting the Holy Grail. *Functional Ecology*, **16**: 545-556.
- Lavorel, S., Díaz, S., Cornelissen, J.H.C., Garnier, E., Harrison, S.P., McIntyre, S., Pausas, J. G., Pérez-Harguindeguy, N., Roumet, C. y Urcelay, C. 2007. Plant functional types: are we getting any closer to the Holy Grail? *En Canadell, J.G., Pataki, D. y Pitelka, L. eds. Terrestrial ecosystems in a changing world*. Pp. 149-164. Springer-Verlag, Berlín.
- Lebrija-Trejos, E. 2004. Secondary succession in a tropical dry forest of southern Mexico. Tesis de Maestría en Ciencias, Wageningen University, Wageningen, Holanda.
- Lebrija-Trejos, E., Bongers, F., Pérez-García, E.A. y Meave, J.A. 2008. Successional change and resilience of a very dry tropical deciduous forest following shifting agriculture. *Biotropica*, **40**: 422-431.
- Lebrija-Trejos, E. 2009. Tropical dry forest recovery: processes and causes of change. Tesis de Doctorado, Wageningen University, Wageningen, Holanda.
- Lebrija-Trejos, E., Meave, J.A., Poorter, L., Pérez-García, E.A. y Bongers, F. 2010a. Pathways, mechanisms and variability of tropical dry forest succession. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics*, **12**: 267-275.
- Lebrija-Trejos, E., Pérez-García, E.A., Meave, J.A., Bongers, F. y Poorter, L. 2010b. Functional traits and environmental filtering drive community assembly species-rich tropical system. *Ecology*, **91**: 386-398.
- Lebrija-Trejos, E., Pérez-García, E.A., Meave, J.A., Poorter, L. y Bongers, F. 2011. Environmental changes during secondary succession in a tropical dry forest in southern Mexico. *Journal of Tropical Ecology*, **27**: 477-489.
- Lee, D. W., Bone, R.A., Tarsis, S.L. y Storch, D. 1990. Correlates of leaf optical properties in tropical forest sun and extreme-shade plants. *American Journal of Botany*, **77**: 370-380.
- Lohbeck, M., Poorter, L., Lebrija-Trejos, E., Martínez-Ramos, M., Meave, J.A., Paz, H., Pérez-García, E.A., Romero-Pérez, I.E., Tauro, A. y Bongers, F. 2013. Successional changes in functional composition contrast for dry and wet tropical forest. *Ecology*, **94**: 1211-1216.
- Maldonado-Romo, A.F. 2014. Fenología foliar y reproductiva de la comunidad arbórea del bosque tropical caducifolio en Nizanda, Oaxaca, México. Tesis de Licenciatura, Universidad Nacional Autónoma de México, México, D.F., México.

- Markesteyn, L., Poorter, L. y Bongers, F. 2007. Light-dependent leaf trait variation in 43 tropical dry forest tree species. *American Journal of Botany*, **94**: 515-525.
- Martínez, A.J. y López-Portillo, J. 2003. Allometry of *Prosopis glandulosa* var. *torreyana* along a topographic gradient in the Chihuahuan Desert. *Journal of Vegetation Science*, **14**: 111-120.
- Margalef, R. 1963. On certain unifying principles in ecology. *American Naturalist*, **97**: 357-374.
- Maxwell, K. y Johnson, G.N. 2000. Chlorophyll fluorescence-a practical guide. *Journal of Experimental Botany*, **51**: 659-668.
- Maza-Villalobos, S., Balvanera, P. y Martínez-Ramos, M. 2011. Early regeneration of tropical dry forest from abandoned pastures: contrasting chronosequence and dynamic approaches. *Biotropica*, **43**: 666-675.
- McGill, B.J., Enquist, B.J., Weiher, E. y Westoby, M. 2006. Rebuilding community ecology from functional traits. *Trends in Ecology and Evolution*, **21**: 178-185.
- Paine, C.E.T., Baraloto, C., Chave, J. y Herault, B. 2011. Functional traits of individual trees reveal ecological constraints on community assembly in tropical rain forests. *Oikos*, **120**: 720-727.
- McIntyre, S., Lavorel, S., Landsberg, J. y Forbes, T.D.A. 1999. Disturbance response in vegetation – towards a global perspective on functional traits. *Journal of Vegetation Science*, **10**: 621-630.
- Méndez-Alonzo, R., Paz, H., Zuluaga, R.C., Rosell, J.A. y Olson, M.E. 2012. Coordinated evolution of leaf and stem economics in tropical dry forest trees. *Ecology*, **93**: 2397-2406.
- Mooney, H.A., Bullock, S.H. y Medina, E. 1995. Introduction. *En*: Bullock, S.H., Mooney, H.A. y Medina, E. eds. *Seasonally dry tropical forests*. Pp. 1-8. Cambridge University Press, Cambridge.
- Muñoz Avilés, R. *en prep.* Dinámica de un bosque tropical caducifolio primario en Nizanda, Oaxaca, México. Tesis de Licenciatura, Universidad Nacional Autónoma de México, México, D.F., México.
- Murphy, P.G. y Lugo, A.E. 1986. Ecology of tropical dry forest. *Annual Review of Ecology and Systematics*, **17**: 67-88.
- Niinemets, Ü., Kull, O. y Tenhunen, J.D. 1998. An analysis of light effects on foliar morphology, physiology, and light interception in temperate deciduous woody species of contrasting shade tolerance. *Tree Physiology*, **18**: 681-696.

- Niinemets, Ü. 1999. Research review. Components of leaf dry mass per area – thickness and density alter leaf photosynthetic capacity in reverse directions in woody plants. *New Phytologist*, **144**: 35-47.
- Paz, H., Mazer, S.J. y Martínez-Ramos, M. 2005. Comparative ecology of seed mass in *Psychotria* (Rubiaceae): within- and between-species effects of seed mass on early performance. *Functional Ecology*, **19**: 707-718.
- Pearcy, R.W. 2007. Responses of plants to heterogeneous light environments. En: Pugnaire, F. I. y Valladares, F. eds. *Functional plant ecology*. CRC Press, Nueva York, 213-246.
- Peet, R.K. 1992. Community structure and ecosystem function. En: Glenn-Lewin, D.C., Peet, R.K. y Veblen, T.T. eds. *Plant succession. Theory and prediction*. Pp. 103-151, Chapman and Hall, Londres.
- Pérez-García, E.A. y Meave, J.A. 2004. Heterogeneity of xerophytic vegetation of limestone outcrops in a tropical deciduous forest region in southern México. *Plant Ecology*, **175**: 147-163.
- Pérez-García, E.A., Meave, J.A. y Gallardo, C. 2001. Vegetación y flora de la región de Nizanda, Istmo de Tehuantepec, Oaxaca, México. *Acta Botanica Mexicana*, **56**:19-88.
- Pérez-García, E. A. y Romero-Romero, M.A. 2006. Plan de manejo de las áreas de protección ejidal en Mena-Nizanda, Asunción Ixtaltepec, Oaxaca. Comisión Nacional de Áreas Naturales Protegidas (documento inédito). México, D.F., México.
- Pérez-García, E.A., Meave, J.A. y Salas, S. 2010a. Nizanda, Oaxaca. En: Ceballos, G., Martínez, L., García, A., Espinoza, E., Bezaury, J. y Dirzo, R. eds. *Diversidad, amenazas y áreas prioritarias para la conservación de las selvas secas del Pacífico de México*. Pp. 538-542, Fondo de Cultura Económica y Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad. México, D.F.
- Pérez-García, E.A., Meave, J.A., Villaseñor, J.L., Gallardo-Cruz, J.A. y Lebrija-Trejos, E. 2010b. Vegetation heterogeneity and life-strategy diversity in the flora of the heterogeneous landscape of Nizanda, Oaxaca, México. *Folia Geobotanica*, **45**: 143-161.
- Pérez-Gutiérrez, R., Solari, L.A., Gómez-Tuena, A. y Valencia, V.A. 2009. El terreno cuicateco: ¿cuenca oceánica con influencia de subducción del Cretácico Superior en el sur de México? Nuevos datos estructurales, geoquímicos y geocronológicos. *Revista Mexicana de Ciencias Geológicas*, **26**: 222-242.
- Pickett, S.T.A. 1976. Succession: an evolutionary interpretation. *American Naturalist*, **110**: 107-119.

- Pineda-García, F., Paz, H. y Meinzer, F.C. 2013. Drought resistance in early and late secondary successional species from a tropical dry forest: the interplay between xylem resistance to embolism, sapwood water storage and leaf shedding. *Plant, Cell & Environment*: **36**: 405-18.
- Pinzón-Pérez, L.F. 2013. Análisis morfo-funcional de plántulas para la selección de especies útiles en la restauración de bosques secos tropicales secundarios. Tesis de Maestría (Ciencias Biológicas), Universidad Nacional Autónoma de México, Morelia, Michoacán, México.
- Poorter, H. y Garnier, E. 2007. Ecological significance of inherent variation in relative growth rate and its components. En Pugnaire, F.I. y Valladares, F. eds. *Functional plant ecology*. Pp. 67-100. CRC Press, Nueva York.
- Poorter, L. y Markesteijn, L. 2008. Seedling traits determine drought tolerance of tropical tree species. *Biotropica*, **40**: 321-331.
- Poorter, L., McDonald, I., Alarcón, A., Fichtler, E., Licona, J.-C., Peña-Claros, M., Sterck, F., Villegas, Z. y Sass-Klaassen, U. 2010. The importance of wood traits and hydraulic conductance for the performance and life history strategies of 42 rainforest tree species. *New Phytologist*, **185**: 481-492.
- Poorter, L., Wright, S.J., Paz, H., Ackerly, D.D., Condit, R., Ibarra-Manríquez, G., Harms, K. E., Licona, J.C., Martínez-Ramos, M., Mazer, S.J., Muller-Landau, H.C., Peña-Claros, M., Webb, C.O. y Wright, I.J. 2008. Are functional traits good predictors of demographic rates? Evidence from five neotropical forests. *Ecology*, **89**: 1908-1920.
- Quesada, M., Sanchez-Azofeifa, G. A., Alvarez-Añorve, M.Y., Stoner, K.E., Ávila-Cabadilla, L., Calvo-Alvarado, J., Castillo, A., Espírito-Santo, M.M., Fagundes, M., Fernandes, G.W., Gamon, J.A., Lopezaraiza-Mikel, M., Lawrence, D., Morellato, L.P.C., Powers, J.S., Neves, F. d. S., Rosas-Guerrero, V., Sayago, R. y Sánchez-Montoya, G. 2009. Succession and management of tropical dry forests in the Americas: review and new perspectives. *Forest Ecology and Management*, **258**: 1014-1024.
- Reich, P.B., Walters, M.B. y Ellsworth, D.S. 1992. Leaf life-span in relation to leaf, plant, and stand characteristics among diverse ecosystems. *Ecological Monographs*, **62**: 365-392.
- Romero-Duque, L.P., Jaramillo, V.J. y Pérez-Jiménez, A. 2007. Structure and diversity of secondary tropical dry forests in Mexico, differing in their prior land-use history. *Forest Ecology and Management*, **253**: 38-47.

- Romero-Pérez, I.E. 2011. Sucesión secundaria en un bosque tropical caducifolio: Evaluación al quinto año del establecimiento de una cronosecuencia. Tesis de Licenciatura (Biología), Universidad Nacional Autónoma de México, México, D.F., México.
- Rykiel, E.J. 1985. Towards a definition of ecological disturbance. *Australian Journal of Ecology*, **10**: 361-365.
- Rzedowski, J. 1978. *Vegetación de México*. Limusa, México, D.F.
- Sala O.E., Lauenroth, W.K. y Golluscio R.A. 1997. Plant functional types in temperate semi-arid regions. En Smith, T.M., Shugart, H.H. y Woodward, F.I. eds. *Plant functional types, their relevance to ecosystem properties and global change*. Pp. 217-233, Cambridge University Press, Cambridge.
- Scholes, R.F., Pickett, G., Ellery, W.N. y Blackmore, A.C. 1997. Plant functional types in African savannas and grasslands. En Smith, T.M., Shugart, H.H. y Woodward, F.I. eds. *Plant functional types, their relevance to ecosystem properties and global change*. Pp. 255-270. Cambridge University Press, Cambridge.
- Sheil, D., Burslem, D.F.R.P. y Alder, D. 1995. The interpretation and misinterpretation of mortality rate measures. *Journal of Ecology*, **83**: 331-333.
- Shipley, B. 2006. Net assimilation rate, specific leaf area and leaf mass ratio: which is most closely correlated with relative growth rate? A meta-analysis. *Functional Ecology*, **20**: 565-574.
- Simberloff, D. y Dayan, T. 1991. The guild concept and the structure of ecological communities. *Annual Review of Ecology and Systematics* **22**:115-143.
- Smith, T. y Huston, M. 1987. Plant succession: life history and competition. *The American Naturalist*, **130**: 168-198.
- Smith, T.M., Shugart, H.H. y Woodward, F.I. 1997. *Plant functional types, their relevance to ecosystem properties and global change*, Cambridge University Press, Cambridge.
- Smith, W.K., Vogelmann, T.C., DeLucia, E.H., Bell, D.T. y Shepherd, K.A. 1997. Leaf form and photosynthesis. *BioScience*, **47**: 785-793.
- Smith, W., Bell, D. y Shepherd, K. 1998. Associations between leaf structure, orientation, and sunlight exposure in five western Australian communities. *American Journal of Botany*, **85**: 56.
- SPP [Secretaría de Programación y Presupuesto]. 1981. *Atlas Nacional del Medio Físico*. México, D.F.
- Sterck, F.J., Poorter, L. y Schieving, F. 2006. Leaf traits determine the growth and survival trade-off across rain forest tree species. *The American Naturalist*, **167**: 758-765.

- TableCurve 2D Software v.5.01. 2002. Jandel Scientific Software SPSS Science, Chicago.
- Takenaka, A. 1994. Effects of leaf blade narrowness and petiole length on the light capture efficiency of a shoot. *Ecological Research*, **9**: 109-114.
- Trejo, I. y Dirzo, R. 2000. Deforestation of seasonally dry tropical forest: a national and local analysis in Mexico. *Biological Conservation*, **94**: 133-142.
- Trejo Vázquez, I. 1999. El clima de la selva baja caducifolia en México. *Investigaciones Geográficas*, **39**: 40-52.
- van den Elzen, E. 2010. Functional ecology of dry secondary succession. How functional traits of trees relate to secondary succession of a dry tropical forest in Oaxaca, Mexico. Tesis de Maestría en Ciencias, Wagenigen University, Wagenigen, Holanda.
- van Steenis, C.G.G.J. 1958 Rejuvenation as a factor for judging the status of vegetation types: the biological nomad theory. *Study of Tropical Vegetation: Proceedings of the Kandy Symposium*. (ed. anon.), pp. 212-215. UNESCO, París.
- Violle, C., Navas, M.L., Vile, D., Kazakou, E., Fortunel, C., Hummel, I. y Garnier, E. 2007. Let the concept of trait be functional! *Oikos*, **116**: 882-892.
- Walker, B.H. 1997. Functional types in non-equilibrium ecosystems, En Smith, T.M., Shugart, H.H. y Woodward, F.I. eds. *Plant functional types, their relevance to ecosystem properties and global change*. Pp. 91-103, Cambridge University Press. Cambridge.
- Warren, C.R., Tausz, M. y Adams, M.A. 2005. Does rainfall explain variation in leaf morphology and physiology among populations of red ironbark (*Eucalyptus sideroxylon* subsp. *tricarpa*) grown in a common garden? *Tree Physiology*, **25**: 1369-1378.
- Weiher, E., van der Werf, A., Thompson, K., Roderick, M., Garnier, E. y Eriksson, O. 1999. Challenging Theophrastus: a common core list of plant traits for functional ecology. *Journal of Vegetation Science*, **10**: 609-620.
- Westbrook, J.W., Kitajima, K., Burleigh, J.G., Kress, W.J., Erickson, D.L. y Wright, S.J. 2011. What makes a leaf tough? Patterns of correlated evolution between leaf toughness traits and demographic rates among 197 shade-tolerant woody species in a neotropical forest. *American Naturalist*, **177**: 800-811.
- Whittaker, R.H. 1953. A consideration of climax theory: the climax as a population and pattern. *Ecological Monographs*, **23**: 41-78.
- Whitmore, T.C. 1989. Canopy gaps and the two major groups of forest trees. *Ecology*, **70**: 536-538.
- WRB [IUSS Working Group]. 2007. World Reference Base for Soil Resources 2006, 1a actualización 2007. World Soil Resources Reports No. 103. FAO, Roma.

- Wright, I.J., Reich, P.B., Westoby, M., Ackerly, D.D., Baruch, Z., Bongers, F., Cavender-Bares, J., Chapin, T., Cornelissen, J.H.C., Diemer, M., Flexas, J., Garnier, E., Groom, P.K., Gulias, J., Hikosaka, K., Lamont, B.B., Lee, T., Lee, W., Lusk, C., Midgley, J.J., Navas, M.L., Niinemets, U., Oleksyn, J., Osada, N., Poorter, H., Poot, P., Prior, L., Pyankov, V.I., Roumet, C., Thomas, S.C., Tjoelker, M. G., Veneklaas, E.J. y Villar, R. 2004. The worldwide leaf economics spectrum. *Nature*, **428**: 821-827.
- Wright, S.J., Kitajima, K., Kraft, N.J.B., Reich, P.B., Wright, I.J., Bunker, D.E., Condit, R., Dalling, J.W., Davies, S.J., Díaz, S., Engelbrecht, B.M.J., Harms, K.E., Hubbell, S.P., Marks, C.O., Ruiz-Jaen, M.C., Salvador, C.M. y Zanne, A.E. 2010. Functional traits and the growth-mortality trade-off in tropical trees. *Ecology*, **91**: 3664-3674.
- Ze-Xin, F., Shi-Bao, Z., Guang-You, H., Slik, J.W.F. y Kun-Fang, C. 2012. Hydraulic conductivity traits predict growth rates and adult stature of 40 Asian tropical tree species better than wood density. *Journal of Ecology*, **100**: 732-741.

## ANEXOS

### Anexo I. Principales especies (con su autoridad taxonómica) que participan en la sucesión secundaria

Símbolo	Especie	Familia
Acco	<i>Acacia cochliacantha</i> Humb. & Bonpl. ex Willd.	Fabaceae
Acfa	<i>Acacia farnesiana</i> (L.) Willd.	Fabaceae
Acpi	<i>Acacia picachensis</i> Brandegee	Fabaceae
Aeco	<i>Aeschynomene compacta</i> Rose	Fabaceae
Amad	<i>Amphipterygium adstringens</i> (Schltdl.) Standl.	Anacardiaceae
Appa	<i>Apoplanesia paniculata</i> C. Presl	Fabaceae
Arco	<i>Arrabidaea</i> aff. <i>pubescens</i> L.H.Gentry	Bignoniaceae
Buex	<i>Bursera excelsa</i> (Kunth) Engl.	Burseraceae
Busi	<i>Bursera simaruba</i> (L.) Sarg.	Burseraceae
Capl	<i>Caesalpinia platyloba</i> S. Watson	Fabaceae
Cain	<i>Quadrella incana</i> (Kunth) Iltis y Cornejo	Capparaceae
Caov	<i>Cascabela ovata</i> (Cav.) Lippold	Apocynaceae
Catr	<i>Casearia tremula</i> (Griseb.) Griseb. ex C. Wright	Salicaceae
Cepa	<i>Ceiba aesculifolia</i> subsp. <i>parvifolia</i> (Rose) P.E. Gibbs & Semir	Malvaceae
Chma	<i>Chloroleucon mangense</i> (Jacq.) Britton & Rose	Fabaceae
Cnme	<i>Cnidoscolus megacanthus</i> Breckon	Euphorbiaceae
Coli	<i>Coccoloba liebmannii</i> Lindau	Polygonaceae
Code	<i>Cordia dentata</i> Poir.	Boraginaceae
Crni	<i>Croton niveus</i> Jacq.	Euphorbiaceae
Eusc	<i>Euphorbia schlechtendalii</i> Boiss.	Euphorbiaceae
Exca	<i>Exostemma caribaeum</i> (Jacq.) Schult.	Rubiaceae
Fopa	<i>Forchammeria pallida</i> Liebm.	Capparaceae



## Anexo I. Continuación.

Símbolo	Especie	Familia
Gymo	<i>Gyrocarpus mocinoi</i> Espejo	Hernandiaceae
Haca	<i>Havardia campylacantha</i> (L. Rico & M. Sousa) Barneby & J.W. Grimes	Fabaceae
Hepa	<i>Heliocarpus pallidus</i> Rose	Malvaceae
Inth	<i>Indigofera lancifolia</i> Rydb.	Fabaceae
Jama	<i>Jacquinia macrocarpa</i> Cav.	Primulaceae
Jaal	<i>Jatropha alamanii</i> Müll. Arg.	Euphorbiaceae
Krfe	<i>Krugiodendron ferreum</i> (Vahl) Urb.	Rhamnaceae
Lela	<i>Leucaena lanceolata</i> S. Watson	Fabaceae
Lola	<i>Lonchocarpus lanceolatus</i> Benth.	Fabaceae
Loto	<i>Lonchocarpus torresiorum</i> M. Sousa	Fabaceae
Lydi	<i>Lysiloma divaricatum</i> (Jacq.) J.F. Macbr.	Fabaceae
Maem	<i>Malpighia emarginata</i> DC.	Malpighiaceae
Maoa	<i>Manihot oaxacana</i> D.J. Rogers & Appan	Euphorbiaceae
Miac	<i>Mimosa acantholoba</i> var. <i>eurycarpa</i> (B.L. Rob.) Barneby	Fabaceae
Migo	<i>Mimosa goldmanii</i> B.L. Rob.	Fabaceae
Mite	<i>Mimosa tenuiflora</i> (Willd.) Poir.	Fabaceae
Myfr	<i>Myrospermum frutescens</i> Jacq.	Fabaceae
Pifl	<i>Piptadenia flava</i> (Spreng. ex DC.) Benth.	Fabaceae
Piob	<i>Piptadenia obliqua</i> (Pers.) J.F. Macbr.	Fabaceae
Rath	<i>Randia thurberi</i> S. Watson	Rubiaceae
Scsc	<i>Schoepfia schreberi</i> J.F. Gmel.	Schoepfiaceae
Seat	<i>Senna atomaria</i> (L.) H.S. Irwin & Barneby	Fabaceae
Seho	<i>Senna holwayana</i> (Rose) H.S. Irwin & Barneby	Fabaceae
Stob	<i>Stemmadenia obovata</i> K. Schum.	Apocynaceae
Taim	<i>Handroanthus impetiginosus</i> (Mart. ex DC.) Standl.	Bignoniaceae
Thvi	<i>Thouinia</i> sp. DC.	Sapindaceae
Thde	<i>Thouinidium decandrum</i> (Bonpl. Radlk.)	Sapindaceae
Zaca	<i>Zanthoxylum caribaeum</i> Lam.	Rutaceae

**Anexo II.** Modificado de Lebrija-Trejos *et al.* (2010b) y van den Elzen (2010). Atributos funcionales y su respectiva contribución al ciclo de vida de las especies (Maxwell y Johnson, 2000; Baker y Rosenqvist, 2004; Garnier *et al.*, 2004; Hanley *et al.*, 2007; Poorter *et al.*, 2008; Wright *et al.*, 2004; Lebrija-Trejos *et al.*, 2010; Pineda-García *et al.*, 2013). \* Atributos que contribuyen a más de una función.

Categoría	Atributo medido	Función	Unidades
<b>Establecimiento</b>			
<i>Dispersión y germinación</i>	SS. Forma de la semilla	Longevidad y persistencia de la semilla en el suelo.	Índice
	SV. Volumen de la semilla*	Dispersión espacial, longevidad y persistencia de la semilla en el suelo.	mm <sup>3</sup>
<b>Persistencia</b>			
<i>Resistencia al estrés</i>	LD. Densidad de la hoja*	Estructura de la hoja. Balance hídrico.	g/cm <sup>3</sup>
	LDMC. Contenido seco de materia en la hoja*	Elasticidad del módulo. Resistencia biomecánica y protección física.	g/g
	LS-DC. Tamaño de la hoja completa*	Enfriamiento de la hoja, eficiencia en la captura de luz, posición espacial e intercambio gaseoso.	cm <sup>2</sup>
	LS-LL. Tamaño del foliolo*	Enfriamiento de la hoja, eficiencia en la captura de luz, posición espacial e intercambio gaseoso.	cm <sup>2</sup>
	PL. Longitud del peciolo*	Posición espacial de la hoja, eficiencia en la captura de luz.	cm
	LT. Grosor de la hoja*	Intercambio gaseoso, pérdida de calor.	µm
	SV. Volumen de la semilla*	Aportación de recursos a la plántula.	cm <sup>3</sup>
	QY. Rendimiento cuántico*	Eficiencia en la fotosíntesis.	
	FT. Fluorescencia instantánea de la clorofila*	Soportar el exceso de luz. Estimación de la densidad de los cloroplastos.	

## Anexo II. Continuación.

<b>Categoría</b>	<b>Atributo medido</b>	<b>Función</b>	<b>Unidades</b>
<i>Resistencia al estrés</i>	<b>WWC.</b> Contenido de agua en la madera*	Conductividad hidráulica.	%
	<b>WD.</b> Densidad de la madera*	Resistencia contra la cavitación del xilema.	g/cm <sup>3</sup>
	<b>SLA.</b> Área foliar específica*	Desempeño fotosintético.	cm <sup>2</sup> /g
	<b>SL.</b> Esbeltez de la hoja	Enfriamiento de la hoja, eficiencia en la captura de luz (autosombreado).	cm largo/cm ancho
<i>Defensa</i>	<b>LDMC.</b> Contenido de masa seca en la hoja*	Resistencia al daño mecánico y por herbívoros	
	<b>LT.</b> Grosor de la hoja*	Resistencia al daño mecánico y por herbívoros	
	<b>WD.</b> Densidad de la madera*	Resistencia contra patógenos	
	<b>LD.</b> Densidad de la hoja*	Estructura de la hoja	

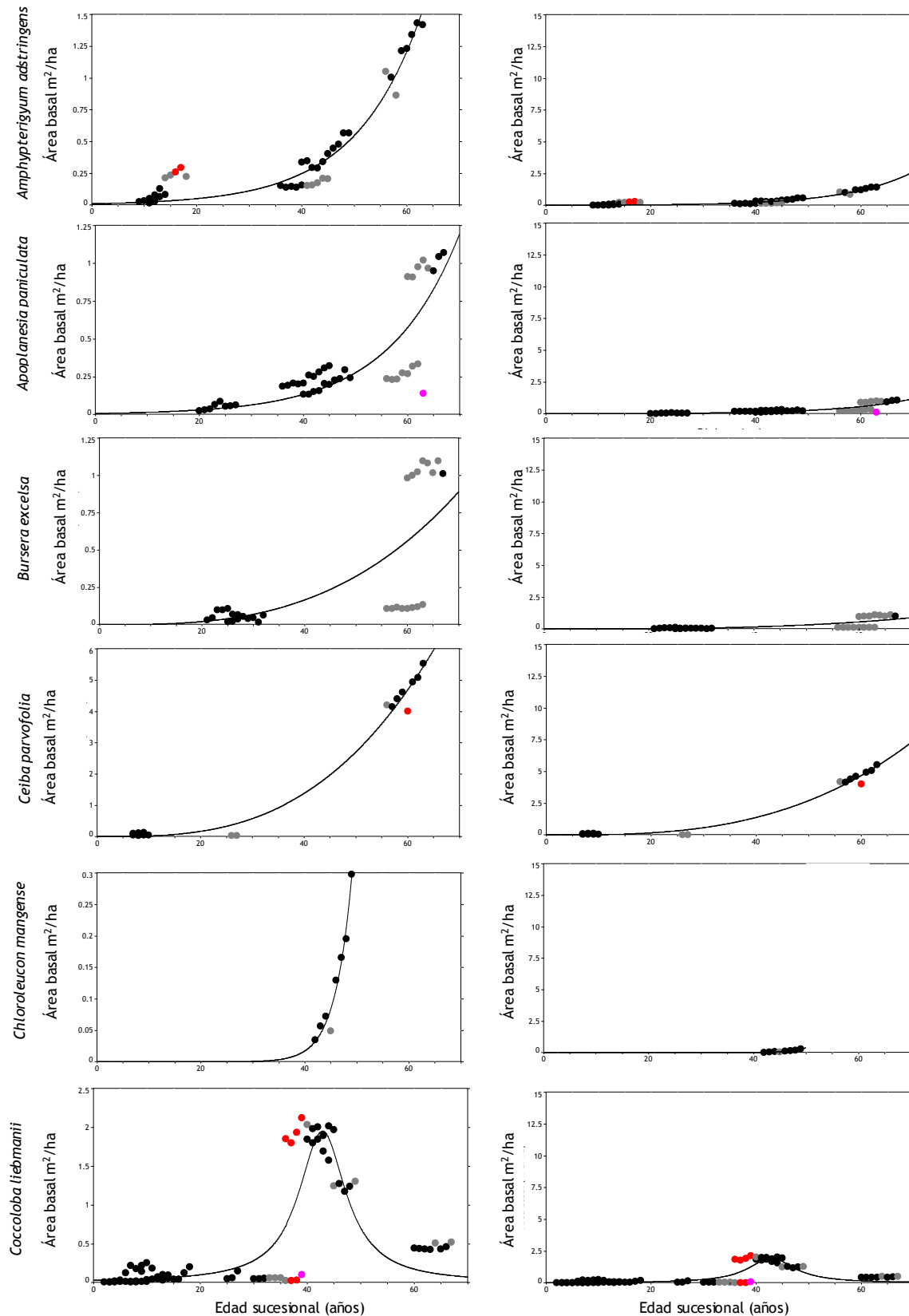
Anexo II. Continuación.

Categoría	Atributo medido	Función	Unidades
<b>Crecimiento adulto</b>	<b>LD.</b> Densidad de la hoja*		
	<b>LDMC.</b> Contenido seco de materia en la hoja*		
	<b>LS-DC.</b> Tamaño de la hoja completa*		
	<b>LS-LL.</b> Tamaño del foliolo*		
	<b>PL.</b> Longitud del peciolo*		
	<b>LT.</b> Grosor de la hoja*		
	<b>QY.</b> Rendimiento cuántico*		
	<b>FT.</b> Fluorescencia instantánea de la clorofila*		
	<b>WWC.</b> Contenido de agua en la madera*		
	<b>WD.</b> Densidad de la madera*		
	<b>SLA.</b> Área foliar específica*		

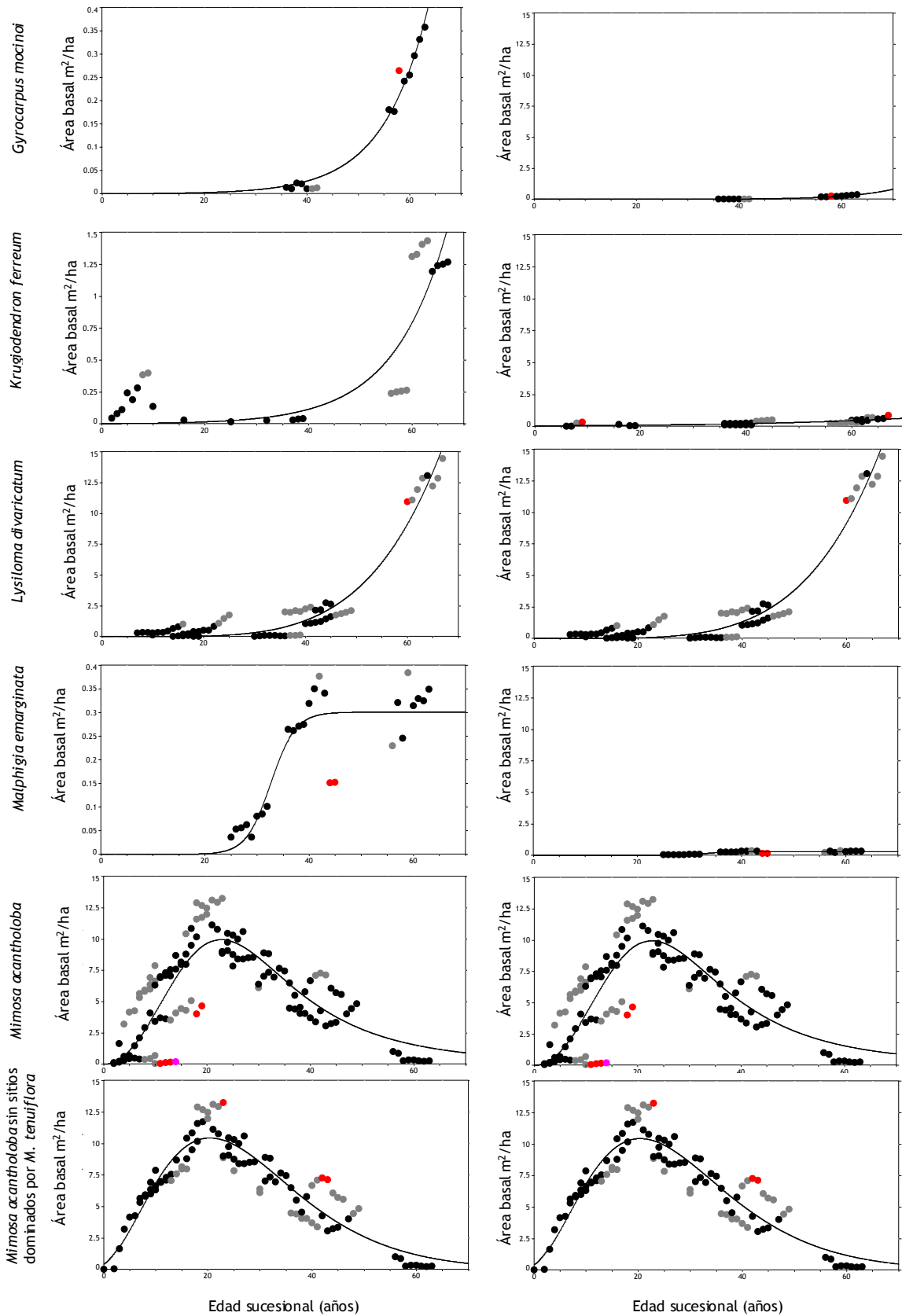
**Anexo III.** Descripción del cambio en el área basal de las especies con respecto a la edad de abandono (sitio-edad).  $y$ : área basal de cada especie ( $m^2/ha$ );  $x$ : edad sucesional;  $a$ ,  $b$ ,  $c$  y  $d$ : parámetros de cada modelo. BM: bosque maduro. NP: especies que no presentan edad de salida ya que su área basal no decrece conforme pasa la edad sucesional.

Especie	Modelo	Edad de entrada	Edad de salida	Presente en el BM	Edad óptima
<i>Amphipterygium simplicifolium</i>	$y = a \exp(-x/b)$	9	NP	✓	63
<i>Apoplanesia paniculata</i>	$y = a \exp(-x/b)$	20	NP	✓	67
<i>Bursera excelsa</i>	$y = a + bx^3$	21	NP	✓	67
<i>Ceiba aesculifolia</i>	$y = a + bx^3$	7	NP	✓	63
<i>Chloroleucon mangense</i>	$y = a \exp(-x/b)$	42	NP	✓	49
<i>Coccoloba liebmannii</i>	$y = a / (1 + ((x-b)/c)^2)$	2	60	✓	43
<i>Gyrocarpus mocinnoi</i>	$y = a \exp(-x/b)$	36	NP	✓	63
<i>Krugiodendron ferreum</i>	$y = a \exp(-x/b)$	2	NP	✓	67
<i>Lonchocarpus torresiorum</i>	$y = ax^b$	6	NP	✓	67
<i>Lysiloma divaricatum</i>	$y = ax^b$	7	NP	✓	67
<i>Malphigia emarginata</i>	$y = a / (1 + \exp(-(x-b)/c))$	25	NP	✓	63
<i>Mimosa acantholoba</i>	$y = 4a * x^{-c-1} * b^{c+1} * c^2 / (c-1 + x^{-c} * b^c * (c+1))^2$	2	63		23
M. acantholoba sin sitios donde domina M. tenuiflora:	$y = a \exp(-(x-b)/c) * (((x-b)/c) + d - 1) / (d - 1) d - 1$	2	63		20
<i>Mimosa goldmanii</i>	$y = a + b/x^{1.5} + c/x^2$	7	67	✓	10
<i>Piptadenia flava</i>	$y = a + b \ln x / x^2 + c/x^2$	9	65	✓	14
<i>Piptadenia obliqua</i>	$y = a(\tan((x-b)/c) + p/2) / p$	36	NP	✓	63
<i>Randia thurberi</i>	$\ln y = a + b/x$	48	NP	✓	67
<i>Senna atomaria</i>	$y = a / (1 + ((x-b)/c)^2)$	9	51		47
<i>Thouinia sp.</i>	$y = a / (1 + ((x-b)/c)^2)$	11	52	✓	55
<i>Thounidium decandrum</i>	$y^{0.5} = a + bx^2 \ln x$	14	NP	✓	25
<i>Zanthoxylum caribaeum</i>	$y = 4an / (1+n)^2$ $n = \exp(-(x-b)/c)$	13	56	✓	48

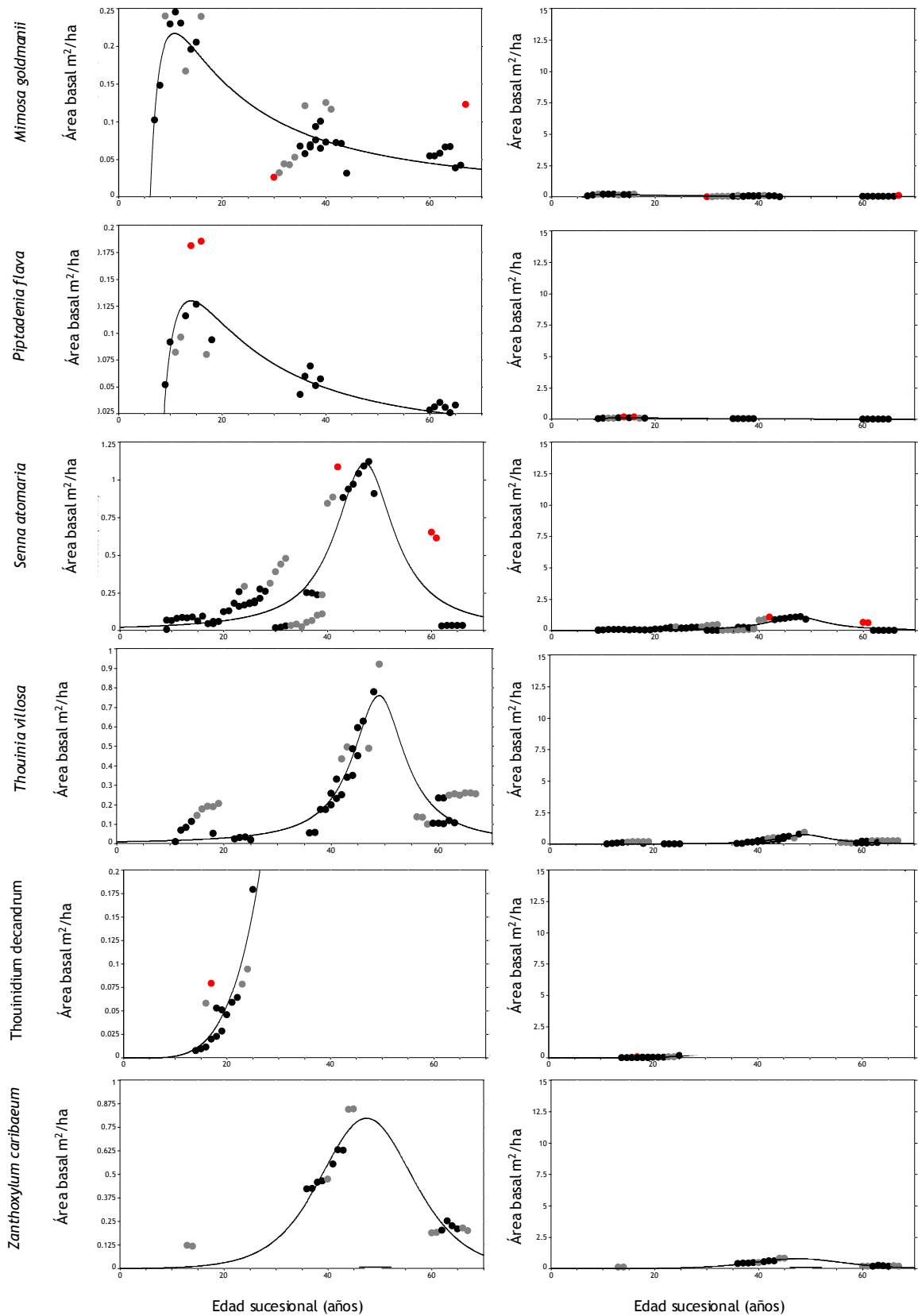
**Anexo IV.** Gráficas de las 20 especies que tienen una relación fuerte entre su área basal y la edad sucesional. Columna de la izquierda: la escala del eje del área basal varía dependiendo de cada especie. Columna de la derecha: el eje del área basal está representado en la escala del área basal de *Mimosa acantholoba* (0 a 15 m<sup>2</sup>/ha).



Anexo IV. Continuación.

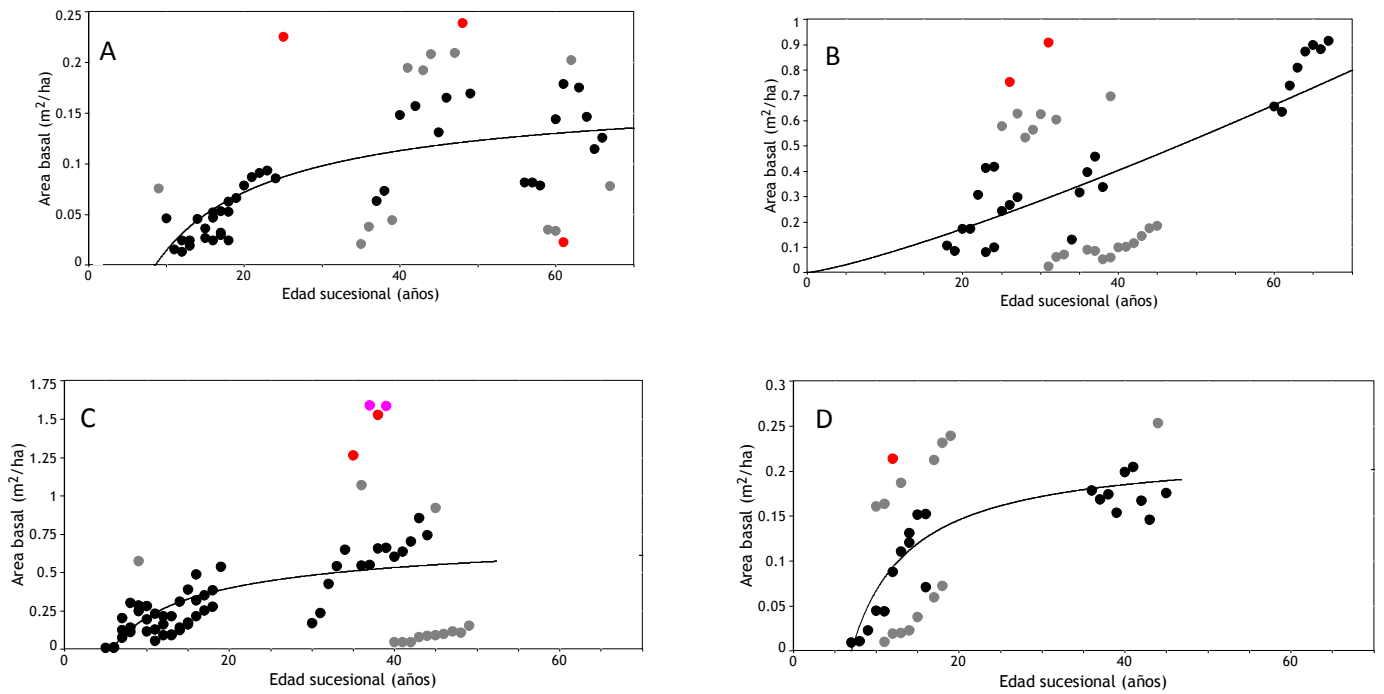


Anexo IV. Continuación.

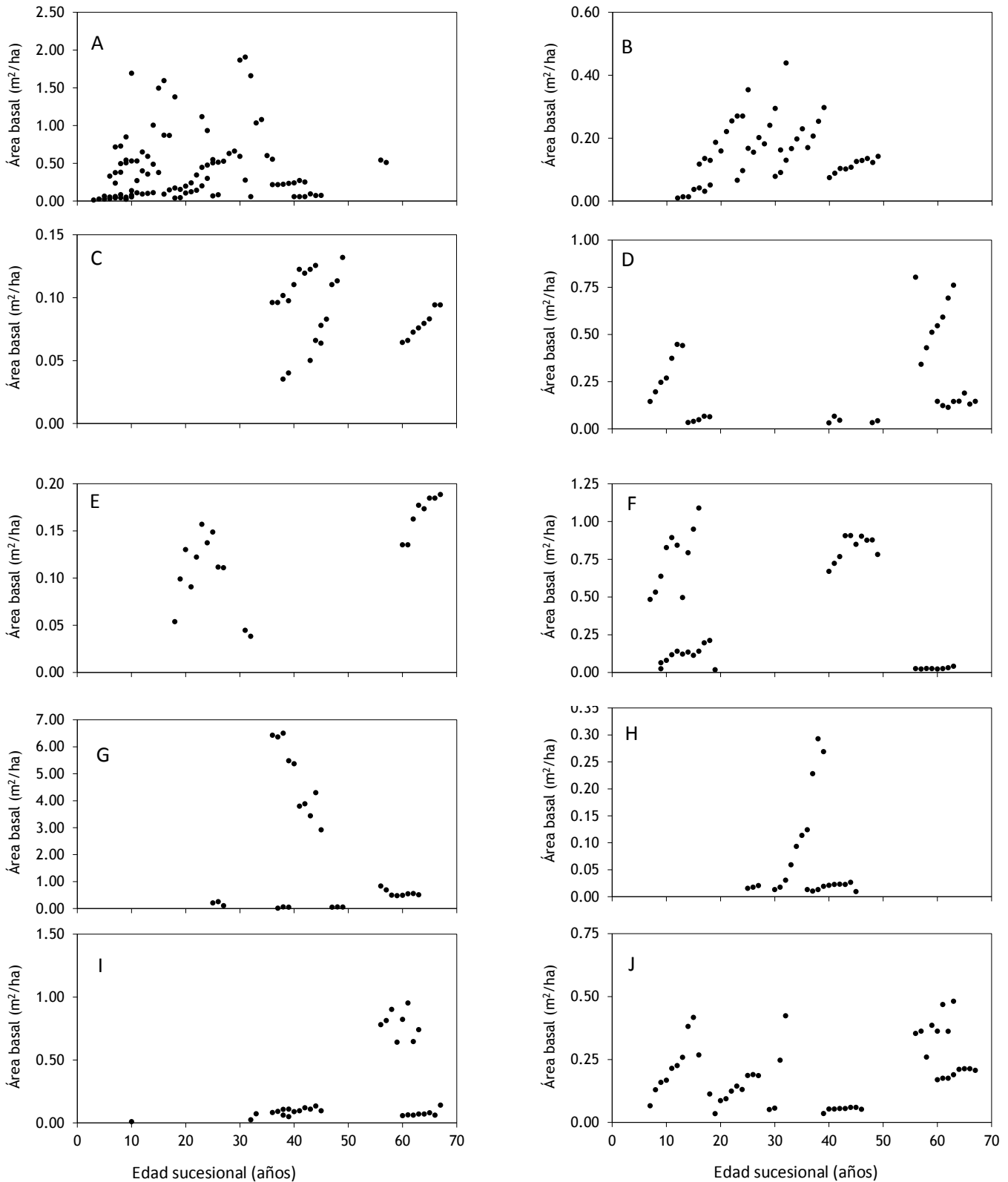




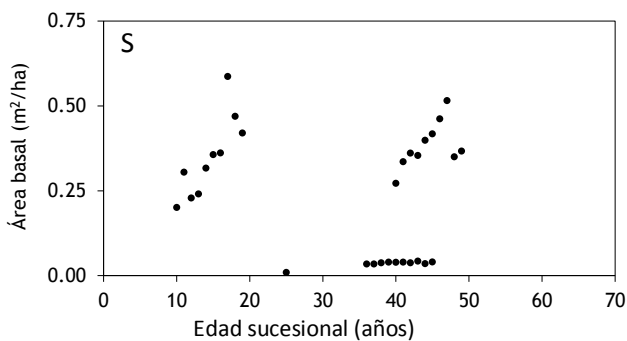
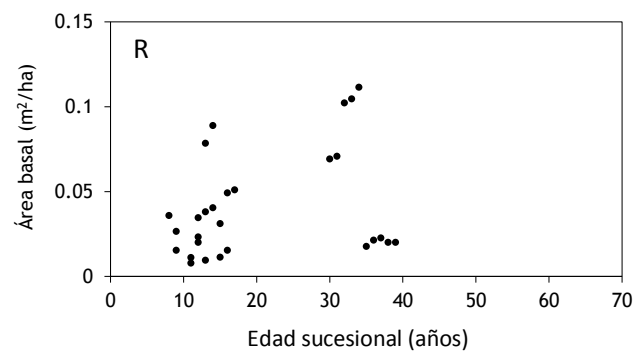
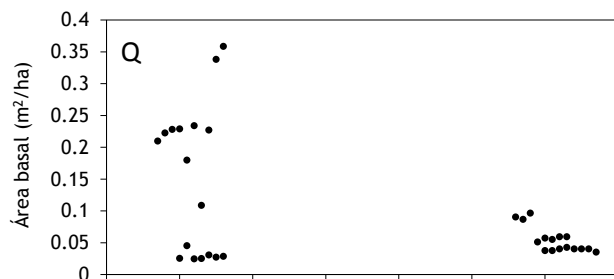
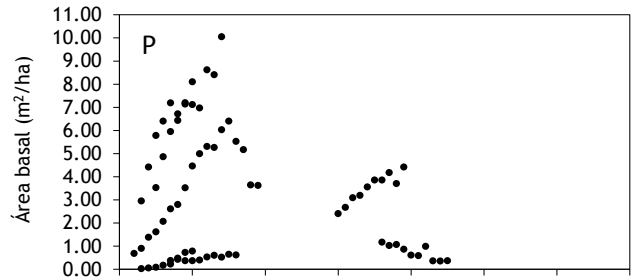
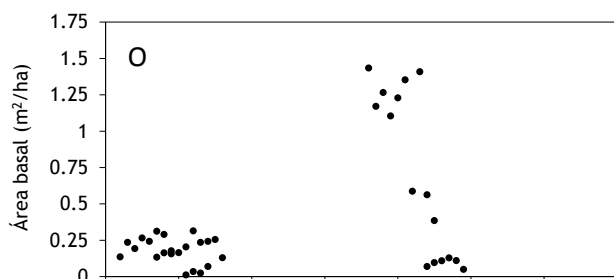
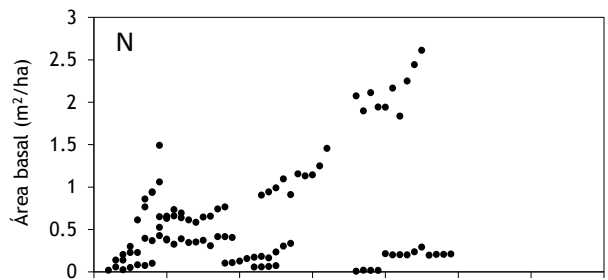
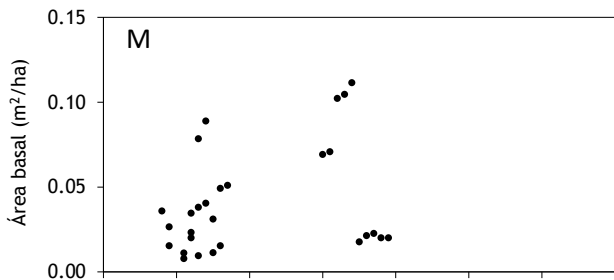
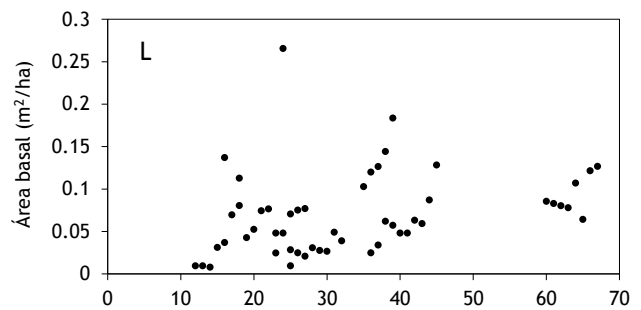
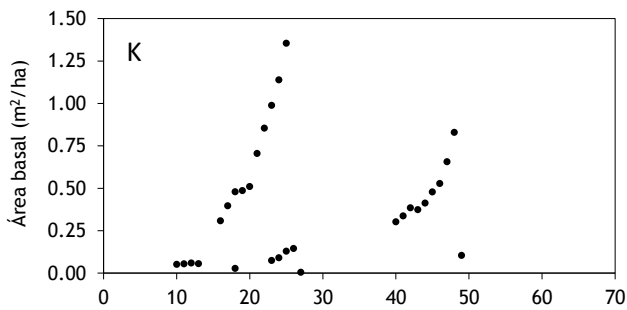
**Anexo V.** Gráficas de las 4 especies con una relación débil entre la edad sucesional y el área basal de cada una. A) *Aeschynomene compacta*, B) *Bursera simaruba*, C) *Quadrella incana*, D) *Handroanthus impetiginosus*.



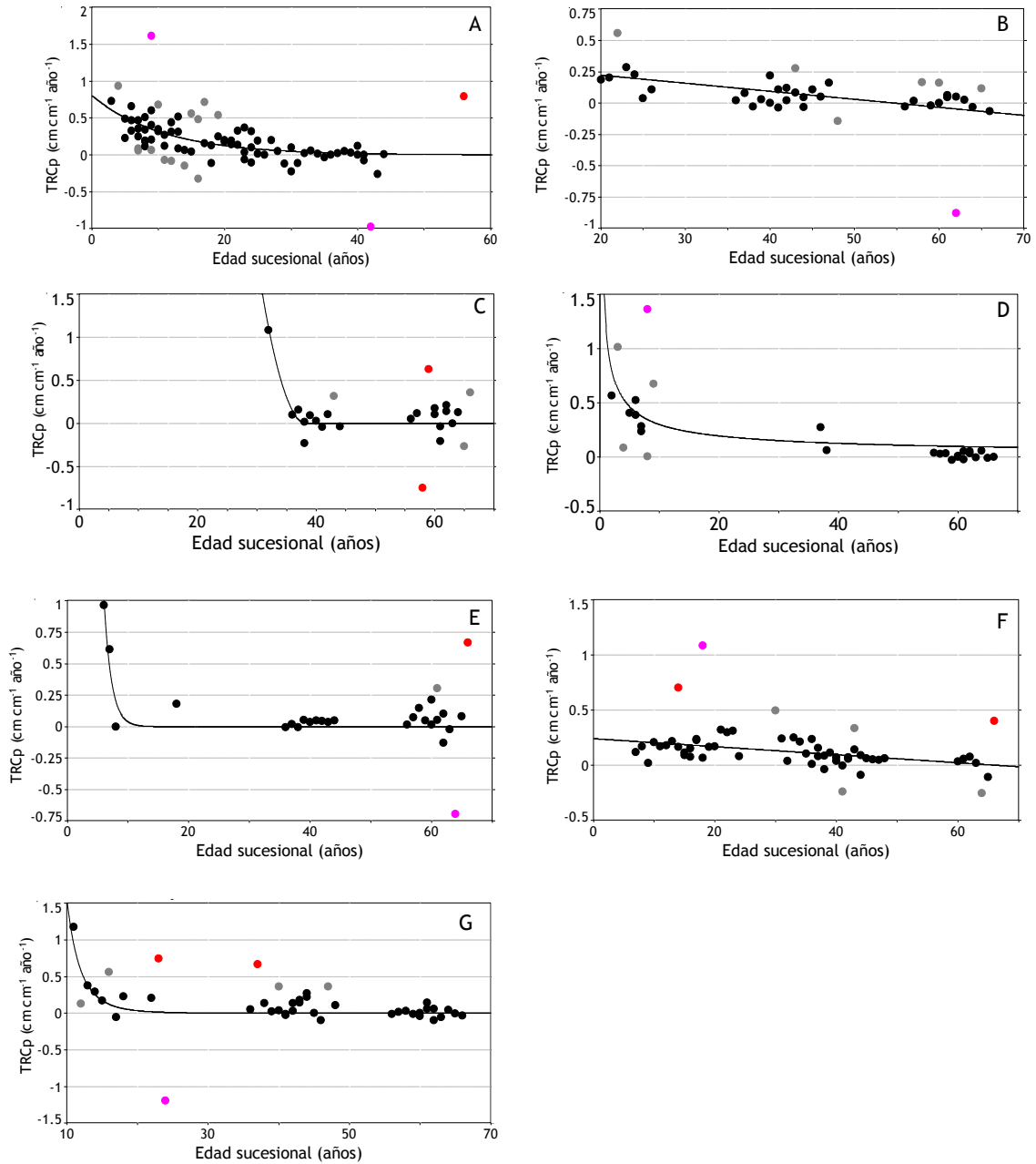
**Anexo VI.** Gráficas de las especies sin una relación significativa entre la edad sucesional y el área basal de cada una. A) *Acacia cochliacantha*, B) *Acacia picachensis*, C) *Caesalpinia platyloba*, D) *Cnidocolus megacanthus*, E) *Cordia dentata*, F) *Croton niveus*, G) *Euphorbia schlechtendalii*, H) *Exostema caribaeum*, I) *Forchammeria pallida*, J) *Havardia campylacantha*.



**Anexo VI. Continuación. K) *Heliocarpus pallidus*, L) *Jacquinia macrocarpa*, M) *Leucaena lanceolata*, N) *Lonchocarpus lanceolatus*, O) *Manihot oaxacana*, P) *Mimosa tenuiflora*, Q) *Myrospermum frutescens*, R) *Senna holwayana*, S) *Stemmadenia obovata*.**



Anexo VII. Gráficas de algunas especies que tienen un patrón débil de TRCp relacionado con la edad sucesional. (A) *Acacia cochliacantha*, (B) *Apoplanesia paniculata*, (C) *Forchammeria pallida*, (D) *Krugiodendron ferreum*, (E) *Lonchocarpus torresiorum*, (F) *Lysiloma divaricatum*, (G) *Thouinia* sp.



Anexo IX. Lista de 17 especies sin datos suficientes (<16) para calcular la tasa de mortalidad.

---

**Especie**

---

*Acacia farnesiana*

*Arrabidaea aff. pubescens*

*Randia thurberi*

*Leucaena lanceolata*

*Casearia tremula*

*Cordia curassavica*

*Cordia dentata*

*Gyrocarpus mocinoi*

*Indigofera lancifolia*

*Jatropha alamanii*

*Schoepfia schreberi*

*Chloroleucon mangense*

*Thouinidium decandrum*

*Ceiba aesculifolia*

*Cascabela ovata*

*Piptadenia obliqua*

*Zanthoxylum caribaeum*

---

Anexo X. Matrices de correlación de los atributos funcionales entre sí. (A) coeficientes y (B) probabilidades.

A)

	LS-DC	LS-LL	PL	FT	QY	SL	LD	LDMC	LT	SLA	WD	WWC	SV	SS
LS-DC	1													
LS-LL	0.42	1												
PL	<b>0.54</b>	<b>0.81</b>	1											
FT	-0.14	0.03	-0.22	1										
QY	0.19	0.3	0.33	-0.27	1									
SL	-0.13	-0.46	-0.42	-0.19	-0.44	1								
LD	-0.06	-0.22	-0.21	-0.38	-0.30	0.47	1							
LDMC	-0.17	<b>-0.61</b>	-0.47	-0.34	-0.44	0.55	0.58	1						
LT	0.03	0.13	0.06	0.37	0.21	-0.41	-0.64	-0.38	1					
SLA	-0.03	0.13	0.15	-0.06	0.06	0.00	-0.25	-0.30	-0.45	1				
WD	-0.26	<b>-0.58</b>	-0.66	-0.09	-0.23	0.43	0.50	0.69	-0.24	-0.39	1			
WWC	0.19	<b>0.62</b>	0.65	0.11	0.16	-0.50	-0.43	-0.67	0.27	0.26	-0.88	1		
SV	-0.02	0.14	0.02	0.27	-0.02	0.06	-0.10	-0.28	0.23	-0.11	-0.14	0.12	1	
SS	0.14	-0.15	-0.07	-0.12	-0.11	0.30	0.43	0.31	-0.37	-0.12	0.32	-0.33	-0.18	1

B)

	LS-DC	LS-LL	PL	FT	QY	SL	LD	LDMC	LT	SLA	WD	WWC	SV
LS-LL	<0.01												
PL	< <b>0.01</b>	< <b>0.01</b>											
FT	0.32	0.82	0.13										
QY	0.18	<b>0.04</b>	<b>0.02</b>	0.06									
SL	0.37	< <b>0.01</b>	< <b>0.01</b>	0.19	< <b>0.01</b>								
LD	0.69	0.12	0.13	<b>0.01</b>	<b>0.03</b>	< <b>0.01</b>							
LDMC	0.23	< <b>0.01</b>	< <b>0.01</b>	<b>0.01</b>	< <b>0.01</b>	< <b>0.01</b>	< <b>0.01</b>						
LT	0.84	0.38	0.67	<b>0.01</b>	0.14	< <b>0.01</b>	< <b>0.01</b>	<b>0.01</b>					
SLA	0.83	0.36	0.31	0.66	0.67	0.98	0.09	<b>0.03</b>	< <b>0.01</b>				
WD	0.07	< <b>0.01</b>	< <b>0.01</b>	0.52	0.12	< <b>0.01</b>	< <b>0.01</b>	< <b>0.01</b>	0.09	<b>0.01</b>			
WWC	0.19	< <b>0.01</b>	< <b>0.01</b>	0.45	0.28	< <b>0.01</b>	< <b>0.01</b>	< <b>0.01</b>	0.06	<b>0.07</b>	< <b>0.01</b>		
SV	0.89	0.33	0.90	0.06	0.87	0.69	0.49	<b>0.05</b>	0.12	0.45	0.34	0.41	
SS	0.35	0.29	0.63	0.41	0.46	<b>0.03</b>	< <b>0.01</b>	<b>0.03</b>	<b>0.01</b>	0.39	<b>0.02</b>	<b>0.02</b>	0.22

**Anexo XI.** Especies sucesionales y sus puntuaciones asignadas por el análisis de componentes principales de los atributos funcionales significativamente correlacionados.

<i>Especie</i>	Componente principal 1	<i>Especie</i>	Componente principal 2
<i>Aeschynomene compacta</i>	-2.1	<i>Cnidoscolus megacanthus</i>	-3.81
<i>Acacia farnesiana</i>	-1.94	<i>Acacia cochliacantha</i>	-2.02
<i>Acacia cochliacantha</i>	-1.88	<i>Acacia farnesiana</i>	-1.63
<i>Acacia picachensis</i>	-1.71	<i>Mimosa acantholoba</i>	-1.63
<i>Mimosa tenuiflora</i>	-1.67	<i>Mimosa tenuiflora</i>	-1.38
<i>Piptadenia obliqua</i>	-1.59	<i>Handroanthus impetiginosus</i>	-1.25
<i>Chloroleucon mangense</i>	-1.56	<i>Thouinia</i> sp.	-0.99
<i>Apoplanesia paniculata</i>	-1.55	<i>Jatropha alamanii</i>	-0.98
<i>Myrospermum frutescens</i>	-1.51	<i>Indigofera lancifolia</i>	-0.95
<i>Mimosa acantholoba</i>	-1.43	<i>Senna holwayana</i>	-0.85
<i>Mimosa goldmanii</i>	-1.4	<i>Havardia campylacantha</i>	-0.75
<i>Havardia campylacantha</i>	-1.37	<i>Manihot oaxacana</i>	-0.73
<i>Lysiloma divaricatum</i>	-1.35	<i>Lysiloma divaricatum</i>	-0.72
<i>Piptadenia flava</i>	-1.28	<i>Aeschynomene compacta</i>	-0.66
<i>Leucaena lanceolata</i>	-1.18	<i>Chloroleucon mangense</i>	-0.64
<i>Lonchocarpus lanceolatus</i>	-1.18	<i>Piptadenia flava</i>	-0.63
<i>Indigofera lancifolia</i>	-1.17	<i>Acacia picachensis</i>	-0.55
<i>Lonchocarpus torresiorum</i>	-0.96	<i>Thounidium decandrum</i>	-0.42
<i>Arrabidaea aff. pubescens</i>	-0.91	<i>Piptadenia obliqua</i>	-0.39
<i>Cascabela ovata</i>	-0.9	<i>Lonchocarpus torresiorum</i>	-0.31
<i>Randia thurberi</i>	-0.89	<i>Myrospermum frutescens</i>	-0.28
<i>Senna holwayana</i>	-0.83	<i>Coccoloba liebmannii</i>	-0.2
<i>Coccoloba liebmannii</i>	-0.82	<i>Apoplanesia paniculata</i>	-0.13
<i>Caesalpinia platyloba</i>	-0.81	<i>Leucaena lanceolata</i>	-0.06
<i>Thounidium decandrum</i>	-0.7	<i>Ceiba aesculifolia</i>	-0.06
<i>Handroanthus impetiginosus</i>	-0.69	<i>Mimosa goldmanii</i>	-0.05
<i>Zanthoxylum caribaeum</i>	-0.67	<i>Arrabidaea aff. pubescens</i>	-0.03
<i>Malpighia emarginata</i>	-0.63	<i>Gyrocarpus mocinoi</i>	-0.01
<i>Krugiodendron ferreum</i>	-0.53	<i>Cascabela ovata</i>	0.11
<i>Thouinia villosa</i>	-0.48	<i>Heliocarpus pallidus</i>	0.13
<i>Exostemma caribaeum</i>	-0.34	<i>Zanthoxylum caribaeum</i>	0.22
<i>Croton niveus</i>	-0.14	<i>Amphipterygium simplicifoli</i>	0.33
<i>Casearia tremula</i>	-0.13	<i>Euphorbia schlechtendalii</i>	0.41
<i>Senna atomaria</i>	0.14	<i>Casearia tremula</i>	0.42
<i>Forchammeria pallida</i>	0.16	<i>Lonchocarpus lanceolatus</i>	0.43
<i>Jacquinia macrocarpa</i>	0.19	<i>Randia thurberi</i>	0.43
<i>Cordia dentata</i>	0.68	<i>Croton niveus</i>	0.59
<i>Schoepfia schreberi</i>	0.71	<i>Caesalpinia platyloba</i>	0.62
<i>Quadrella incana</i>	0.78	<i>Bursera excelsa</i>	0.68
<i>Euphorbia schlechtendalii</i>	1.43	<i>Malpighia emarginata</i>	0.73
<i>Stemmadenia obovata</i>	1.58	<i>Senna atomaria</i>	0.73

Anexo XI. Continuación.

<i>Especie</i>	Componente principal 1	<i>Especie</i>	Componente principal 2
<i>Bursera excelsa</i>	1.8	<i>Bursera simaruba</i>	0.83
<i>Heliocarpus pallidus</i>	1.87	<i>Krugiodendron ferreum</i>	0.95
<i>Ceiba aesculifolia</i>	1.94	<i>Exostemma caribaeum</i>	0.96
<i>Amphipterygium simplicifolium</i>	2.51	<i>Forchammeria pallida</i>	1.02
<i>Bursera simaruba</i>	2.7	<i>Cordia dentata</i>	1.81
<i>Manihot oaxacana</i>	3.76	<i>Stemmadenia obovata</i>	2.11
<i>Jatropha alamanii</i>	4.17	<i>Quadrella incana</i>	2.56
<i>Gyrocarpus mocinoi</i>	4.58	<i>Jacquinia macrocarpa</i>	2.7
<i>Cnidocolus megacanthus</i>	7.3	<i>Schoepfia schreberi</i>	3.36



**Anexo XII.** Relaciones no significativas ( $P > 0.05$ ) entre seis de los 14 atributos funcionales estudiados ( $x_{af}$ ) y la edad sucesional óptima de dominancia de las especies ( $y_{do}$ ) con un patrón definido.

