



# **UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO**

## **POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS**

**FACULTAD DE CIENCIAS**

**Ecología**

**Establecimiento diferencial de plántulas de árboles del bosque tropical  
caducifolio con diferentes atributos funcionales a lo largo de un gradiente  
sucesional**

# **TESIS**

**QUE PARA OPTAR POR EL GRADO DE:**

**MAESTRO(A) EN CIENCIAS BIOLÓGICAS**

**PRESENTA:**

**Alberto Echeverría Serur**

**TUTOR PRINCIPAL DE TESIS:**

**Dr. Jorge Arturo Meave del Castillo, Facultad de Ciencias**

**COMITÉ TUTOR:**

**Dr. Horacio Armando Paz Hernández, Centro de Investigaciones en Ecosistemas**

**Dra. Clara Leonor Tinoco Ojanguren, Instituto de Ecología**

**MÉXICO, D.F.**

**JUNIO, 2015**



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

**Establecimiento diferencial de plántulas de árboles del bosque tropical  
caducifolio con diferentes atributos funcionales a lo largo de un gradiente**

**sucesional**

# **TESIS**

QUE PARA OPTAR POR EL GRADO DE:

**MAESTRO(A) EN CIENCIAS BIOLÓGICAS**

PRESENTA:

**Alberto Echeverría Serur**

**TUTOR PRINCIPAL DE TESIS:**

**Dr. Jorge Arturo Meave del Castillo, Facultad de Ciencias**

**COMITÉ TUTOR:**

**Dr. Horacio Armando Paz Hernández, Centro de Investigaciones en Ecosistemas**

**Dra. Clara Leonor Tinoco Ojanguren, Instituto de Ecología**

**MÉXICO, D.F.**

**JUNIO, 2015**



UNIVERSIDAD NACIONAL  
AUTÓNOMA DE  
MÉXICO

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

OFICIO FCIE/DEP/292/15

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 **01 de diciembre de 2014** se aprobó el siguiente jurado para el examen de grado de **MAESTRO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS** en el campo de conocimiento **Ecología** del (la) alumno (a) **ECHEVERRÍA SERUR ALBERTO** con número de cuenta **301501932** con la tesis titulada **"Establecimiento diferencial de plántulas de árboles del bosque tropical caducifolio con diferentes atributos funcionales a lo largo de un gradiente sucesional"**, realizada bajo la dirección del (la) **DR. JORGE ARTURO MEAVE DEL CASTILLO**:

Presidente: DR. MARK EARL OLSON  
Vocal: DRA. ROSA IRMA TREJO VÁZQUEZ  
Secretario: DR. HORACIO ARMANDO PAZ HERNÁNDEZ  
Suplente: DRA. MARÍA DEL CONSUELO BONFIL SANDERS  
Suplente: DRA. CLARA LEONOR TINOCO OJANGUREN

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

**Atentamente**  
**"POR MI RAZA HABLARA EL ESPÍRITU"**  
Cd. Universitaria, D.F., a 13 de mayo de 2015

Dra. María del Coro Arizmendi Arriaga  
Coordinadora del Programa



DIVISION DE ESTUDIOS  
DE POSGRADO

## **Agradecimientos**

Agradezco a la Universidad Nacional Autónoma de México por formarme como científico y como persona a lo largo de mi carrera y de mi posgrado.

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

Al CONACyT por la beca otorgada (No. 25547) para cursar mis estudios de Maestría, y también por otorgar el financiamiento para realizar el proyecto de investigación (CB-2009-01-128136) dentro del cual realicé mi trabajo de tesis.

Este estudio recibió financiamiento de CONACYT a través del proyecto “Perspectiva paisajística de la diversidad, dinámica y regeneración de la vegetación en el trópico estacionalmente seco”, clave CB-2009-01-128136 (otorgado a Jorge A. Meave del Castillo), y también recibió apoyo de la Facultad de Ciencias (UNAM).

Agradezco a mi tutor Dr. Jorge Arturo Meave del Castillo por sus comentarios, sugerencias y su revisión detallada de esta tesis.

Le agradezco a los miembros de mi comité tutor: Dra. Clara Leonor Tinoco Ojanguren y Dr. Horacio Armando Paz Hernández, por sus valiosas asesorías, aportaciones en el diseño de los experimentos y comentarios a esta tesis. Sus aportes fueron cruciales para la realización de este estudio.

Agradezco los valiosos comentarios y las revisiones detalladas a esta tesis realizadas por la Dra. Clara Leonor Tinoco Ojanguren, el Dr. Horacio Armando Paz Hernández, el Dr. Mark Earl Olson, la Dra. Rosa Irma Trejo Vázquez y la Dra. María del Consuelo Bonfil Sanders.

## **Agradecimientos a título personal**

Quiero agradecer especialmente a mi mamá por la paciencia y el amor incondicional que me ha tenido durante todos estos años y por la inspiración que me ha dado para seguir adelante.

Gracias a mi hermano Carlos, que me enseñó que la vida es sólo un número finito (e indeterminable) de minutos que poseemos y que carecen de otra razón de ser aparte de ser vividos.

Gracias a Tonantzi por todo el cariño y por todo lo bueno que hemos vivido en estos años.

Gracias a Claudilina Manuel y a Bartolino Reyes por adoptarme durante cuatro meses y tratarme como a un miembro más de su familia. Siempre recordaré el tiempo que pasé con ustedes con como una de las mejores etapas de mi vida.

Gracias a Malaquías Reyes por enseñarme a reconocer los árboles, por enseñarme los caminos de Nizanda, y por enseñarme a caminar sin rumbo entre lo desconocido sin preocuparme de no encontrar el camino de regreso. También por todas las pláticas e historias y los buenos momentos que pasamos.

Gracias a Seferino Reyes por su apoyo en el campo y en la recolección de semillas.

Gracias a David, Cristina, Daniela y Humberto por el apoyo en la instalación de los experimentos y por haber hecho tan ameno el tiempo que pasamos en Nizanda.

Gracias a Axel por su ayuda en la recolección de semillas y por lo bien que lo pasamos en esas largas caminatas por la selva.

Gracias a Paty Reyes, Marcos Arango, Paco Arango, Emilio Arango, Baudel Arango, Eduardo Cartas, Yael Cartas, Cristian Carrasquedo y a todos mis amigos de Nizanda que me hicieron sentir como a un hermano en el tiempo que estuve allá.

Gracias a mi tutor Jorge Meave por todo lo que aprendí de él antes y durante la realización de esta tesis.

Gracias a Clara Tinoco y a Horacio Paz por la ayuda en el diseño de los experimentos y por sus comentarios y sugerencias que fueron muy importantes para la interpretación de mis resultados.

Gracias a Gerardo Cervantes y Eunice Romero por todas las largas pláticas, por la ayuda en el análisis de datos y por todos sus comentarios que ayudaron a enriquecer esta tesis.

Gracias a Eduardo Pérez García y a Marco Romero Romero por sus comentarios que me ayudaron a mejorar mis presentaciones de este trabajo.

Gracias a todos mis amigos del Laboratorio de Ecología y Diversidad vegetal y del Laboratorio de Ecología de ambientes limitantes por todos los buenos momentos que pasamos dentro y fuera del laboratorio.

*A la memoria de mi padre*

# Índice

Resumen.....	vi
Abstract.....	vii
1. Introducción .....	1
1.1 Presentación del estudio .....	1
1.2 Sucesión ecológica .....	1
1.2.1 Teorías sobre los mecanismos de cambio sucesional.....	2
1.2.2 Regeneración natural y sucesión en el bosque tropical caducifolio .....	4
1.3 Atributos funcionales .....	6
1.3.1 Atributos relacionados con el establecimiento .....	6
1.3.2 Atributos relacionados con la economía de luz, carbono y nutrientes .....	8
1.3.3 Atributos relacionados con la eficiencia de conducción de agua y la tolerancia a la sequía.....	9
1.3.4 Atributos relacionados con la herbivoría.....	11
1.4 Estrategias ecológicas y atributos funcionales .....	11
1.4.1 Atributos funcionales, grupos funcionales de plantas y redundancia ecológica .....	12
1.5 Planteamiento del problema.....	12
1.6 Objetivos .....	13
1.7 Hipótesis.....	13
2 Método .....	14
2.1 Descripción del sitio de estudio .....	14
2.2 Selección de los sitios sucesionales .....	15
2.3 Selección de especies de estudio.....	15
2.4 Recolección de semillas .....	16
2.5 Experimento de germinación .....	17
2.6 Experimento de establecimiento de <i>Cascabela ovata</i> a partir de semillas .....	19
2.6.1 Monitoreo del experimento .....	20
2.7 Análisis de datos.....	21
2.7.1 Experimento de germinación.....	21
2.7.2 Experimento de establecimiento de <i>Cascabela ovata</i> a partir de semillas.....	22
3 Resultados.....	23

3.1 Germinación .....	23
3.2 Experimento de establecimiento de <i>Cascabela ovata</i> a partir de semillas .....	30
3.2.1 Germinación .....	30
3.2.2 Crecimiento .....	30
3.2.3 Supervivencia .....	30
4 Discusión y conclusiones .....	36
4.1 Experimento de germinación .....	36
4.2 Experimento de establecimiento de <i>Cascabela ovata</i> a partir de semillas .....	39
4.3 Discusión general .....	43
4.4 Conclusiones .....	48
Literatura citada .....	49
Apéndice I. Cambios ambientales en el ambiente de regeneración (sotobosque) durante la sucesión.....	64
Apéndice II. Una reinterpretación del patrón de cambio de la densidad durante la sucesión y su relación con el reclutamiento de las especies del bosque primario. ....	65

## Resumen

El bosque tropical estacionalmente seco, el cual cubría originalmente 42 % de la región tropical del planeta, es el ecosistema tropical más amenazado. El estudio de fenómenos poblacionales críticos como el establecimiento, el crecimiento y la mortalidad es clave para el desarrollo de una teoría mecanística de la sucesión. Los atributos funcionales son características involucradas en el desempeño de las especies y reflejan estrategias ecológicas y disyuntivas en las historias de vida de las plantas; entre éstos hay atributos relacionados con el establecimiento, la economía de luz y carbono, la conducción de agua, la tolerancia a la sequía y la herbivoría. Durante la sucesión del bosque tropical caducifolio, las comunidades están dominadas inicialmente por especies de rápido crecimiento que paulatinamente son desplazadas por especies del bosque maduro. Paralelamente al desarrollo estructural de la vegetación se modifican las condiciones abióticas del ambiente de regeneración. La hipótesis central de esta investigación fue que la capacidad de las especies del bosque maduro pertenecientes a distintos grupos funcionales para establecerse difiere entre sitios con diferente grado de desarrollo sucesional. Se hizo un experimento de germinación con 10 especies del bosque primario en sitios con diferente grado de desarrollo sucesional. También se realizó un experimento para estudiar la germinación, el crecimiento temprano y la supervivencia a la época seca en *Cascabela ovata*, una especie típica del bosque maduro, en sitios con diferente desarrollo sucesional. La germinación de las especies del bosque maduro fue más similar entre especies de diferentes grupos funcionales que dentro de un mismo grupo funcional. Se encontraron tres tipos de respuestas germinativas al gradiente sucesional: (1) un aumento poco tiempo después de que los sitios fueron abandonados, (2) un aumento en las etapas tardías de la sucesión, y (3) un patrón constante a lo largo de la sucesión. La presencia de especies pioneras tuvo un efecto facilitador o neutro para las especies del bosque maduro durante esta etapa del ciclo de vida. La germinación de *Cascabela ovata* fue alta en todo el gradiente sucesional, incluyendo sitios sucesionales tempranos, siempre y cuando ya hubiera un dosel formado por las especies pioneras. Durante la primera temporada de lluvias el crecimiento fue mayor en los sitios tempranos e intermedios, pero en la segunda temporada de lluvias fue mayor en el sitio recién abandonado. La supervivencia de esta especie fue mayor en el sitio recién abandonado y en los sitios intermedios (20 a 40 años de abandono); la supervivencia se relacionó negativamente con la densidad de los sitios sucesionales. Durante la sucesión temprana, la densidad de las especies pioneras fue la variable más fuertemente y negativamente correlacionada con la supervivencia de esta especie. El balance entre el efecto facilitador durante la germinación y el efecto competitivo para el crecimiento y la supervivencia de las plántulas que ejercen las especies pioneras determina el éxito de establecimiento de las especies del bosque primario en los sitios con diferente grado de desarrollo sucesional.

**Palabras clave:** *Cascabela ovata*, germinación, grupos funcionales, establecimiento, sucesión ecológica, supervivencia.

## Abstract

Seasonally dry tropical forest (SDTF), which originally spanned through 42 % of the planet's tropical region, is at present the most threatened tropical ecosystem. The study of critical population processes like establishment, growth and mortality is key to the development of a mechanistic successional theory. Functional traits are characteristics involved in species' performances and reflect ecological strategies and trade-offs in plants' life histories; among them there are traits related to seedling establishment, light and carbon economy, hydraulic conductivity, and tolerance to drought and herbivory. During SDTF succession, communities are initially dominated by fast-growing species, which are gradually replaced by mature forest species. Parallel to the structural development of vegetation, abiotic conditions in the regeneration environment become modified. The hypothesis of this study stated that the establishment ability of mature forest species belonging to different functional groups differs among sites with different successional development. A germination experiment was conducted with 10 mature forest species at sites differing in successional development. Additionally, an experiment was performed to study germination, early growth and dry season survival of *Cascabela ovata*, a typical mature forest species, at sites with different successional development. Germination of mature forest species was more similar between species belonging to different functional groups than within a single functional group. Three types of germination responses to the successional gradient were observed: (1) an increase shortly after site abandonment, (2) an increase in later successional stages, and (3) a constant pattern along succession. The presence of pioneer species exerted either a facilitative or a neutral effect on mature forest species during this stage of the life cycle. Germination of *Cascabela ovata* was high along the entire successional gradient, including early successional sites as long as pioneers had already formed a continuous closed canopy. In the first rainy season growth was higher at early and intermediate successional sites, but in the second rainy season this process was higher at the recently abandoned site. Survival of this species was higher at the recently abandoned and intermediates sites (20-40 yr of age); survival was negatively related to density across successional sites. During early succession, density of pioneer species was the most strongly and negatively correlated variable with survival of this species. The balance between a facilitative effect during germination and a competitive effect for seedling growth and survival exerted by pioneer species determines the establishment success of mature forest species at sites exhibiting different degrees of successional development.

**Key words:** *Cascabela ovata*, germination, ecological succession, functional groups, seedling establishment, seedling survival.

# **1. Introducción**

## **1.1 Presentación del estudio**

A pesar de que el bosque tropical estacionalmente caducifolio (BTC) cubría originalmente alrededor del 42 % de las regiones tropicales del mundo (Murphy y Lugo, 1986), los estudios de la sucesión tropical se han centrado en los ecosistemas húmedos, y apenas recientemente se comenzó a estudiar la sucesión en el BTC (Quesada *et al.*, 2009). Los estudios sobre la sucesión y la regeneración natural del BTC han mostrado que estos procesos difieren en diversos aspectos de los descritos para el bosque tropical húmedo (Vieira y Scariot, 2006; Ewel, 1977; 1980; Lebrija-Trejos *et al.*, 2008; 2010a, b). En el momento actual, el BTC es el ecosistema tropical más amenazado y prácticamente cualquier remanente de BTC primario está sujeto a presiones antropogénicas (Janzen, 1988b; Miles *et al.*, 2006). Esta situación hace que sea urgente generar información respecto a la dinámica de regeneración natural y la sucesión en este ecosistema (Quesada *et al.*, 2009; Sanchez-Azofeifa *et al.*, 2005). La presente investigación contribuye a dilucidar algunos de los mecanismos involucrados en la incorporación de las especies del bosque primario a los sitios sucesionales derivados de las actividades humanas; lo hace a través del estudio de la germinación de algunas especies del bosque primario y de los procesos tempranos del ciclo de vida de una especie (germinación, crecimiento temprano y supervivencia) en sitios con diferentes edades de abandono.

## **1.2 Sucesión ecológica**

La sucesión ecológica puede definirse como los cambios no estacionales que se producen en la estructura y en la composición de una comunidad después de un disturbio (Drury y Nisbet, 1973; Finegan, 1984; McCook, 1994; Chazdon, 2008). Es un proceso de mediana o larga duración y por lo general en él acontecen reemplazos de especies que ocurren de forma direccional. La sucesión ha jugado un papel central en el desarrollo de la ecología como disciplina científica, y el entendimiento de este fenómeno ha estado ligado a la manera en que se concibe la organización de las comunidades ecológicas (Gleason, 1926; Clements, 1928; Drury y Nisbet, 1973; Finegan, 1984; Pickett, 1987).

El tipo de disturbio al que están sujetas las comunidades tiene consecuencias en la forma en la que ocurre la sucesión. La distinción entre la sucesión primaria y la sucesión secundaria puede

definirse como una diferencia en la intensidad del disturbio (McCook, 1994). Un disturbio suficientemente intenso como para eliminar tanto el material biológico como el sustrato de un sitio tiene como resultado la sucesión primaria, mientras que la sucesión secundaria ocurre a consecuencia de disturbios de nivel relativamente menor, como es el caso de los sitios abandonados previamente usados para la agricultura (Aweto, 2013).

### **1.2.1 Teorías sobre los mecanismos de cambio sucesional**

Según algunos autores, la distinción más gruesa entre las especies que participan en la sucesión ocurre entre especies pioneras o de sucesión temprana y especies de bosque o de sucesión tardía. Las especies pioneras comúnmente no están presentes en la vegetación primaria y su regeneración se asocia con el disturbio, mientras que las especies del bosque o de sucesión tardía se caracterizan por poder establecerse, sobrevivir y crecer en el bosque primario (Finegan, 1984).

Las primeras teorías sobre la sucesión diferían respecto a la magnitud del efecto que tienen las especies pioneras sobre las especies del bosque primario, y por lo tanto respecto al momento en el que las últimas se incorporan a las comunidades sucesionales. Clements (1928) propuso que las especies pioneras modifican las condiciones del sitio en el que crecen, volviéndolas menos favorables para su propio desarrollo, pero más favorables para un siguiente grupo de especies colonizadoras, que colonizan los sitios después de ellas. En contraposición, Egler (1954) propuso que la sucesión procede a través del desarrollo de los propágulos y las estructuras presentes en un sitio al momento que inicia la sucesión, de forma que la colonización inicial no está restringida a las especies pioneras sino a cualquier especie que pueda vivir como adulto en el sitio. De acuerdo con esta concepción, las especies que se establecen al comienzo del proceso sucesional pueden dominar la comunidad por periodos prolongados de tiempo (Fike y Niering, 1999; Niering y Egler, 1955; Niering *et al.*, 1986).

La controversia respecto al papel de las especies pioneras como facilitadoras de la entrada de las especies del bosque maduro llevó a Connell y Slatyer (1977) a proponer diferentes trayectorias sucesionales en relación con este efecto. Estos autores propusieron tres mecanismos que pueden dar lugar al recambio de especies durante la sucesión. El primero es precisamente la facilitación, la cual ocurre cuando el establecimiento y el crecimiento de las especies de sucesión tardía necesitan de (facilitación obligada), o se ven beneficiadas por, la modificación del ambiente causada por las especies pioneras para poder establecerse. El segundo mecanismo es el de

tolerancia, la cual ocurre cuando las modificaciones al ambiente que trae consigo la colonización de las especies pioneras no impiden ni promueven el establecimiento ni el crecimiento de las especies de sucesión tardía; sin embargo, éstas son capaces de crecer con niveles menores de recursos y por lo tanto, en presencia de especies de sucesión temprana, incluso cuando éstas se encuentran sanas. El tercer mecanismo es el de inhibición, el cual consiste en que el establecimiento y el crecimiento de las especies de sucesión tardía están impedidos o frenados por la presencia de las especies pioneras, de modo que su reclutamiento ocurre únicamente cuando los individuos de las especies pioneras se dañan o mueren y los recursos que ocupan son liberados.

En contraste con la propuesta original de Connell y Slatyer, se ha mostrado que estos mecanismos no ocurren de forma aislada, sino que pueden combinarse y actuar simultáneamente para dar lugar al recambio de especies que se observa en diferentes estados serales (Pickett, 1987; Walker y Chapin, 1987; Christensen y Peet, 1981). Por otra parte, diferentes mecanismos de reemplazo pueden actuar en un mismo estado seral y una misma especie puede participar en varios mecanismos, dependiendo del estado seral que se examine (Pickett, 1987).

La sucesión puede concebirse como un gradiente en el tiempo, en el que especies con atributos fisiológicos y de historia de vida contrastantes están adaptadas a diferentes porciones del mismo (Pickett, 1976; Tilman, 1990). Peet y Christensen (1980, 1987) propusieron que la sucesión se debe analizar a través de los procesos poblacionales que la subyacen. Desde esta perspectiva, las diferentes especies que participan en la sucesión responden al gradiente sucesional mediante la variación de sus tasas de establecimiento y mortalidad, como resultado de sus características fisiológicas y de historia de vida (Peet y Christensen, 1980, 1987; Peet, 1992)

La conceptualización de la sucesión como un resultado de procesos poblacionales (cambios secuenciales en las abundancias de las especies) sugiere que el estudio de procesos poblacionales críticos es crucial para el desarrollo de una teoría mecanística de la sucesión (Peet y Christensen, 1980). Estos procesos incluyen el establecimiento de nuevos individuos, su crecimiento subsecuente, su reproducción y su muerte. A su vez, el entendimiento de los procesos poblacionales como consecuencia de las características fisiológicas y de historia de vida de los organismos apunta a que el análisis de los atributos de las especies juega un papel igualmente importante para el desarrollo de esta teoría (Drury y Nisbet, 1973; Noble y Slatyer, 1980; Huston

y Smith, 1987). El uso de atributos funcionales de las plantas para entender el proceso sucesional es una aproximación relativamente reciente que, al enfocarse en características de las especies, es capaz de representar la sucesión de forma independiente a las especies que participan en ella; así mismo, puede reflejar las diferentes estrategias fisiológicas y las disyuntivas en la historia de vida de las plantas de forma cuantitativa (Westoby, 1998; Reich *et al.*, 2003; Kitajima y Poorter, 2008). Además, este enfoque permite al investigador integrar diferentes niveles de organización, ya que estas características influyen directamente en los procesos que tienen lugar a nivel del ecosistema (Díaz y Cabido, 2001; Díaz *et al.*, 2004a, b).

### **1.2.2 Regeneración natural y sucesión en el bosque tropical caducifolio**

Para que se lleve a cabo la regeneración de un bosque es necesario que las plántulas de los árboles del dosel se establezcan en el mismo ambiente (o en uno similar a aquel) en el que crecen los padres (Grubb, 1977; Medina, 1998). El conjunto de factores bióticos y abióticos que evitan o entorpecen el establecimiento de una plántula se conocen como filtros ambientales, y estos filtros varían temporal y espacialmente. Por otra parte, un sitio seguro para el establecimiento se define como aquel que posee todos los recursos y condiciones necesarios para permitir la supervivencia de las plántulas. Las características de los sitios seguros son de carácter multidimensional y varían entre especies y genotipos. Aunque éstos pueden ser construcciones sutiles en el espacio y en el tiempo, las condiciones deben ser favorables por un tiempo suficientemente largo como para asegurar el establecimiento (Leck *et al.*, 2008; Leck y Outred, 2008).

En el caso del BTC, se ha observado que el banco de semillas juega un papel modesto en su dinámica de regeneración, dado que las semillas de la mayor parte de las especies no permanecen viables por largo tiempo en el suelo (Ray y Brown, 1994; Ceccon *et al.*, 2006). En los bancos de semillas de estos bosques predominan las especies herbáceas, mientras que las especies arbóreas suelen estar mal representadas (Rico-Gray y García-Franco, 1992; Ray y Brown, 1994; Mena-Gallardo, 2009; Maza-Villalobos *et al.*, 2011b; Meave *et al.*, 2012a), aunque parece que la composición del banco de semillas y la importancia relativa de las especies arbóreas aumenta en etapas intermedias de la sucesión (Maza-Villalobos *et al.*, 2011b). Por otra parte, se ha propuesto que los bancos de semillas en los BTC son transitorios, ya que en la mayor parte de las especies las semillas germinan rápidamente en presencia de condiciones favorables (Ceccon *et al.*, 2006), y que la formación de un banco de plántulas en el sotobosque es más importante para las

especies que conforman los bosques maduros (Teketay, 1997; Lieberman y Li, 1992). A partir del desarrollo de modelos ontogenéticos de crecimiento se ha propuesto que las plántulas de algunas especies pueden pasar hasta 30 años en una talla pequeña (McLaren *et al.*, 2011). Esto coincide con el hecho de que las especies que forman bancos de semillas transitorios suelen formar bancos de plántulas persistentes capaces de tolerar la limitación de recursos (Parker *et al.*, 2008).

Las plántulas de algunos árboles del BTC crecen más rápido en condiciones de mayor exposición a la luz (Gerhardt, 1996; Huante y Rincón, 1998). Sin embargo, su supervivencia es mayor bajo la sombra que cuando están expuestas a la insolación en sitios abiertos (Gerhardt, 1996). En experimentos donde se ha eliminado parte de la cobertura vegetal para aumentar la disponibilidad de luz, las plántulas sobreviven mejor en las condiciones sombreadas del sotobosque. Por otra parte, entre las plántulas del BTC la competencia por agua y nutrientes parece ser mayor que la competencia por la luz (Gerhardt, 1996).

Muchas especies de árboles del BTC son capaces de rebrotar después de la tala o de disturbios naturales que causan la pérdida de parte de la cobertura vegetal (Kennard, 2002; McLaren y McDonnald, 2003a; Lévesque *et al.*, 2011,) y este fenómeno puede jugar un papel importante durante las primeras etapas de la sucesión en el bosque tropical caducifolio (Ewel, 1977; Murphy y Lugo, 1986). Sin embargo, su importancia depende del uso previo que se le haya dado a la tierra (Kennard *et al.*, 2002), sobre todo si se ha permitido la persistencia de raíces, troncos y tocones en el suelo (Murphy y Lugo, 1986). En estos casos, la diversidad y la composición florística alcanzan rápidamente los valores del bosque maduro (Kennard, 2002), e incluso se ha sugerido que, estrictamente, la sucesión secundaria no ocurre (Lévesque *et al.*, 2011). Por otra parte, cuando se elimina el bosque para la agricultura o para la ganadería, incluyendo las raíces y los troncos del suelo, la regeneración mediante semillas, la formación de un dosel por especies pioneras y la lluvia de semillas son más importantes para dirigir la sucesión (Ceccon *et al.*, 2006; Lebrija-Trejos *et al.*, 2008; Maza-Villalobos *et al.*, 2011a).

En el caso de la sucesión secundaria que ocurre después de un disturbio antropogénico, el tipo y la intensidad del disturbio, la fertilidad del suelo y las características del paisaje en el que se encuentra el sitio, son factores que influyen en la velocidad a la que ocurre la sucesión en un sitio dado (Finegan, 1996; Chazdon *et al.*, 2007; Álvarez-Yépez *et al.*, 2008). En algunos sitios

derivados de la agricultura y la ganadería, las comunidades sucesionales comienzan estando dominadas por especies de rápido crecimiento, muchas veces leguminosas, que forman bosques casi monoespecíficos (Álvarez-Yépiz *et al.*, 2008; Lebrija-Trejos *et al.*, 2008, Romero-Duque *et al.*, 2009). En lugares donde se han perdido los bosques primarios, este tipo de bosques secundarios empobrecidos se han convertido en un elemento dominante del paisaje (Roth, 1999). El reclutamiento de las especies de bosque maduro comienza bajo el dosel formado por estas especies pioneras. Durante esta etapa, la lluvia de semillas y la formación de un banco de semillas transitorio son más importantes como factores controladores de la sucesión (Ceccon *et al.*, 2006; Álvarez-Yépiz *et al.*, 2008). El estado seral monoespecífico dura aproximadamente lo mismo que la longevidad de las especies pioneras (alrededor de 40 años en el caso de los bosques secundarios de especies de *Mimosa*) y es substituido paulatinamente por una asociación multiespecífica a medida que se van incorporando las especies del bosque maduro (cuyo reclutamiento alcanza su máximo alrededor de 25 años después del abandono en los bosques secundarios de *Mimosa*) (Álvarez-Yépiz *et al.*, 2008, Lebrija-Trejos *et al.*, 2008, 2010b).

### **1.3 Atributos funcionales**

Los atributos funcionales de las plantas son propiedades bien definidas y cuantificables que tienen una influencia decisiva en su desempeño (McGill *et al.*, 2006; Violle *et al.*, 2007). Éstos tienen efectos en el establecimiento, el crecimiento, la supervivencia o la reproducción, y en última instancia se reflejan en la adecuación (Poorter, 2007). Los atributos funcionales parecen estar también involucrados en el ensamblaje de las comunidades (Díaz *et al.*, 2004; McGill *et al.*, 2006; Lebrija-Trejos *et al.*, 2010b). Se ha propuesto que el concepto de atributo funcional debe limitarse a características morfológicas, fisiológicas o fenológicas de las plantas que son medibles a nivel individual y cuya interpretación no requiere de información adicional del ambiente o de otros niveles de organización (Violle *et al.*, 2007).

#### **1.3.1 Atributos relacionados con el establecimiento**

La germinación es la transición de semilla a plántula y constituye uno de los procesos en los que las plantas son más vulnerables (Kitajima, 2007), por lo que es un cuello de botella importante en el ciclo de vida de los organismos (Leck *et al.*, 2008). La germinación ocurre cuando las semillas se encuentran en condiciones favorables (de luz, temperatura y humedad). La latencia consiste en un conjunto de mecanismos responsables de impedir la germinación cuando hay condiciones

viables para la que se lleve a cabo este proceso (Baskin y Baskin, 2014). En las plantas han evolucionado diversos tipos de latencia, pero generalmente las condiciones desfavorables son responsables del rompimiento de la latencia; así, esta característica permite a las semillas germinar únicamente en el momento en que su probabilidad de establecerse con éxito es mayor (Baskin y Baskin, 2014).

El tamaño de las semillas es un atributo que proporciona ventajas a las plantas ante diversos tipos de riesgos durante el establecimiento, entre los que se incluyen la competencia con la vegetación establecida, la competencia con otras plántulas, la supervivencia en la sombra, y la resistencia a la defoliación, a la escasez de nutrientes minerales y a la sequía (Harms y Dalling, 1997; Bonfil, 1998; Leishman *et al.*, 2000; Westoby *et al.*, 2002; Engelbrecht *et al.*, 2006). El tamaño inicial de las plántulas está relacionado con el tamaño de las semillas y las plántulas provenientes de semillas grandes suelen poseer más reservas en relación con las partes autótrofas de la planta. Por esta razón, las plántulas provenientes de semillas grandes son capaces de mantener la respiración por periodos más largos de déficit de carbono (Leishman *et al.*, 2000).

Las condiciones en las que se establecen los árboles de bosques tropicales y templados se han asociado con el tamaño de las semillas (Foster y Janson, 1985; Grubb y Metcalfe, 1996; Hewitt, 1998). Si bien se ha encontrado que árboles que producen semillas más grandes se establecen en lugares más sombreados, esta relación no parece ser causal ya que existen árboles con semillas muy pequeñas que se establecen en la sombra (Grubb y Metcalfe, 1996; Metcalfe y Grubb, 1997; Coomes y Grubb, 2003), y entre especies demandantes de luz del bosque tropical húmedo, las que poseen semillas más grandes se establecen en claros de mayor tamaño (Dalling *et al.*, 1998; Pearson *et al.*, 2002). La relación entre el establecimiento en la sombra y el tamaño de las semillas puede derivarse del hecho de que esta característica está asociada a diversas otras que confieren a las plantas tolerancia a la sombra (Leishman, 2000). Se ha encontrado una relación negativa entre el tamaño de las semillas y el área foliar específica, y con la tasa relativa de crecimiento potencial (características asociadas a la tolerancia a la sombra que se discuten más adelante) (Leishman, 2000).

Mientras que una cantidad de reservas mayor ofrece ventajas para el crecimiento de las plántulas en la sombra, en sitios abiertos una mayor tasa relativa de crecimiento potencial en las plantas con semillas chicas les permite crecer y alcanzar tallas mayores que las de las plantas con

semillas grandes en periodos cortos de tiempo (Paz *et al.*, 2005). Esto concuerda con la conclusión de que el efecto de una cantidad mayor de reservas maternas brinda solo una ventaja temporal. Una vez agotadas las reservas maternas, la supervivencia y el crecimiento subsecuente de las plántulas a largo plazo dependen de su morfología y fisiología para el mantenimiento de un balance positivo de carbono (Grubb y Metcalfe, 1996; Metcalfe y Grubb, 1997; Leishman *et al.*, 2000; Kitajima, 2007).

El número de semillas que produce una planta está relacionado negativamente con el tamaño de éstas (Leishman, 2001). Por esta razón, se ha propuesto que el tamaño de las semillas no confiere de tolerancia a la sombra a las plantas, sino que más bien refleja una disyuntiva entre la producción de pocas semillas bien aprovisionadas y “seguras” vs. muchas semillas poco aprovisionadas y “riesgosas”, la cual opera tanto en especies demandantes de luz como tolerantes a la sombra (Grubb, 1996; Grubb y Metcalfe, 1996).

El tamaño de las semillas está también asociado con el síndrome de dispersión de las plantas. Las plantas dispersadas por animales suelen tener semillas más grandes que las plantas dispersadas por viento o con dispersión no asistida (Hughes *et al.*, 1994; Westoby *et al.*, 1996). Entre las especies dispersadas por animales, las especies dispersadas por vertebrados suelen tener semillas de mayor tamaño que las semillas dispersadas por hormigas, y aquellas dispersadas por mamíferos suelen tener tallas mayores que las que son dispersadas por aves (Kelly, 1995; Kelly y Purvis, 1998). A pesar de esto, las semillas con tamaños intermedios pueden presentar prácticamente cualquier modo de dispersión (Hughes *et al.*, 1994; Westoby *et al.*, 1996).

### **1.3.2 Atributos relacionados con la economía de luz, carbono y nutrientes**

La tolerancia a la sombra depende de la capacidad de maximizar la ganancia neta de carbono en condiciones de baja iluminación, así como de la capacidad de sobrevivir al estrés biótico y abiótico en el sotobosque (Valladares y Niinemets, 2008). Esta característica se ha asociado con diferentes atributos funcionales de las plantas. La cantidad de carbohidratos no estructurales asimilados en los tallos y raíces de las plántulas están relacionados con la supervivencia en la sombra del sotobosque durante el primer año a partir de la germinación, particularmente cuando la sombra se presenta en combinación con otros tipos de estrés, como la defoliación. Las plántulas de árboles tolerantes a la sombra dependen de carbohidratos no estructurales para

sobrevivir durante periodos cortos de balance negativo de carbono, ya que sólo así pueden mantener una tasa de crecimiento positiva a largo plazo (Myers y Kitajima, 2007; Poorter y Kitajima, 2007).

El contenido de masa por área que posee una hoja (LMA) está relacionado con su longevidad (LL) en diversos ambientes (Westoby *et al.*, 2002). Los costos de construcción de las hojas se mantienen relativamente constantes entre especies (Westoby *et al.*, 2000, 2002). En las hojas con menor longevidad (y menor LMA) la tasa potencial de recuperación de carbono es rápida, mientras que en las hojas más longevas (y con una LMA mayor) la duración de esta recuperación es mayor (Westoby *et al.*, 2000).

En los BTC existen diferencias entre las hojas de las especies caducifolias y perennifolias. Las especies caducifolias invierten una cantidad considerable de nitrógeno en sus hojas (que se destina a la maquinaria fotosintética) intensificando la asimilación de carbono durante la temporada de lluvias, mientras que las especies perennifolias invierten una cantidad menor de nitrógeno pero fijan carbono durante todo el año y son capaces de aprovechar los periodos en los que el dosel tiene pocas hojas para fotosintetizar (Eamus, 1999; Valladares y Niinemets, 2008).

### **1.3.3 Atributos relacionados con la eficiencia de conducción de agua y la tolerancia a la sequía**

La densidad de la madera es un atributo asociado con la eficiencia de conducción de agua y la tolerancia a la sequía. Esta característica incide en el transporte de agua, la capacidad de almacenamiento y el soporte mecánico de los tallos (Chave *et al.*, 2009). Los vasos más estrechos son menos eficientes para conducir agua que los vasos grandes, pero proporcionan al árbol una manera de evitar la disfunción del xilema causada por embolismos que impiden el flujo de agua en ciertos vasos. De esta forma, en los árboles del BTC puede que se presente una disyuntiva entre la eficiencia de transporte de agua y la seguridad de mantener intacta la columna de agua en el xilema (Holbrook *et al.*, 1995). El diámetro de los vasos se relaciona también estrechamente con la distancia de la ruta de conducción de agua, de forma que la relación entre la seguridad y la conductividad hidráulica ocurre a través de la talla de la planta (Olson y Rosell, 2013; Olson *et al.*, 2014)

Entre los atributos de las hojas, el tamaño foliar es un rasgo relacionado con la resistencia a la

sequía. Las especies con hojas pequeñas son más resistentes a este factor ya que poseen una menor resistencia en la capa límite. Esto favorece el enfriamiento por convección y el mantenimiento de temperaturas óptimas para la fotosíntesis con menor gasto de agua por transpiración (Poorter y Markesteijn, 2008). Muchas especies presentes en el BTC poseen hojas compuestas, lo cual permite un ajuste más fino de la superficie de la hoja mediante la pérdida de folíolos individuales, ajustando la intercepción de luz y la pérdida de agua (Poorter y Markesteijn, 2008; Markesteijn *et al.*, 2011). El contenido de peso seco de las hojas (LDMC) es otro atributo asociado con la resistencia a la sequía. Las hojas con mayor LDMC poseen paredes celulares más gruesas y rígidas que permiten mantener la turgencia con un potencial hídrico menor (Markesteijn *et al.*, 2011).

En comparación con las especies del bosque húmedo, las plántulas de las especies del BTC aumentan la absorción de agua mediante una mayor fracción de masa en las raíces, una mayor longitud radicular por unidad de área foliar y una mayor densidad radicular (Markesteijn y Poorter, 2009). Las plántulas de especies caducifolias poseen una raíz primaria engrosada donde aparentemente almacenan agua y nutrientes suficientes para mantener los procesos metabólicos durante la época seca y producir hojas nuevamente en la temporada de lluvias. En las plántulas perennifolias, la densidad del tallo es un atributo predictor de la supervivencia ante la sequía (Poorter y Markesteijn, 2008).

También se ha observado una correlación negativa entre la densidad del tallo y su capacidad de almacenar agua (Baraloto *et al.*, 2010), lo que sugiere que existe una disyuntiva entre la capacidad de tolerar la sequía y la capacidad de retrasar el estrés hídrico. Por otra parte, la retención de las hojas está relacionada con el almacenamiento de agua, lo que indica que las reservas de agua pueden usarse para retener las hojas por más tiempo durante periodos de sequía (Pineda-García *et al.*, 2011). Entre los microhábitats húmedos y secos del BTC no se ha encontrado una diferenciación funcional clara entre especies, i.e., parece que hay diversas estrategias de uso de agua exitosas en ambos microhábitats, así como numerosas disyuntivas entre pares de atributos. Además de la estrategia conservativa de uso de recursos, en los microhábitats secos una estrategia de uso de recursos adquisitiva, con mayores capacidades fotosintéticas y una mayor adquisición y pérdida de agua, parecen ser otra estrategia exitosa en estos hábitats (Pineda-García *et al.*, 2011).

#### **1.3.4 Atributos relacionados con la herbivoría**

Los atributos de las de especies caducifolias y perennifolias discutidos arriba también están relacionados con la resistencia a la herbivoría. Las hojas de las especies perennifolias, con un contenido de nitrógeno bajo y una LMA alta generalmente sufren de poca herbivoría, mientras que las hojas de las especies caducifolias presentan tasas de herbivoría mayores. Esto implica que la selección que ocurre sobre la fisiología de las hojas tiene consecuencias también en su resistencia a la herbivoría y viceversa (Pringle *et al.*, 2011).

#### **1.4 Estrategias ecológicas y atributos funcionales**

Se han propuesto diversas formas de clasificar a las plantas por su estrategia ecológica (Grime, 1977; Grubb, 1998). Recientemente se han desarrollado propuestas que definen a las estrategias ecológicas de las plantas de acuerdo con los atributos funcionales que poseen.

Los atributos funcionales de las plantas pueden estar relacionados entre sí (Méndez-Alonzo *et al.*, 2012). En particular, en el caso de las hojas existe un conjunto de atributos funcionales interrelacionados que definen un espectro económico de las hojas (Wright *et al.*, 2004). Estos atributos están asociados con las funciones fotosintéticas de las hojas y con sus costos de construcción (Reich *et al.*, 2003). Se ha propuesto que existe un espectro económico similar en los tallos (Chave *et al.*, 2009), el cual incluye una disyuntiva entre la eficiencia de conducción hidráulica y la seguridad hidráulica (Méndez-Alonzo *et al.*, 2012), pero puede incluir también a la cantidad de agua que ésta puede almacenar (Baraloto *et al.*, 2010).

Se ha discutido la forma en que se relaciona el espectro económico de las hojas con el de los tallos, y de hecho se ha propuesto que son ortogonales entre sí, es decir que las estrategias de la dinámica de las hojas y de los tallos varían de forma independiente (Baraloto *et al.*, 2010). Sin embargo, también se ha propuesto que dichas estrategias varían de forma coordinada y están asociadas a un eje de variación en la velocidad de adquisición de recursos (Méndez-Alonzo *et al.*, 2012). En relación con esta última idea se ha propuesto, por medio de modelos matemáticos, que diferentes combinaciones de valores de atributos funcionales pueden llevar a diseños alternativos con una adecuación similar en un mismo ambiente (Marks y Lechowicz, 2006), o con ganancias netas de carbono similares a un nivel dado de recursos (Sterck *et al.*, 2011).

Como se hace patente en la sección anterior, un cierto atributo puede estar relacionado con la

respuesta de las plantas ante diversos factores bióticos y abióticos, de manera que es razonable pensar que especies con valores similares en atributos importantes son similares ecológicamente. Westoby (1998) desarrolló un modelo para ubicar a las especies en diferentes estrategias de acuerdo con los valores de tres atributos funcionales (tamaño de la semilla, altura máxima y LMA), que varían de forma independiente entre sí y que reflejan diferentes disyuntivas en la historia de vida de las plantas. Este tipo de aproximación se ha aplicado para distinguir diferentes grupos funcionales de plantas en las comunidades vegetales, aunque por lo general se intenta incluir un mayor número de atributos funcionales importantes (Lebrija-Trejos *et al.*, 2010b; van den Elzen, 2010; Saldaña-Acosta *et al.*, 2008).

#### **1.4.1 Atributos funcionales, grupos funcionales de plantas y redundancia ecológica**

El enfoque de grupos funcionales de plantas está basado en el supuesto de que existe una cierta similitud o incluso redundancia funcional entre las especies. La redundancia ecológica se refiere al grado en el que los organismos han evolucionado desarrollando funciones similares en las comunidades, y está relacionada con la organización de los organismos en gremios (o grupos funcionales), con la competencia interespecífica y con los límites en la similitud de las especies (Rosenfeld, 2002). El hecho de que no haya una relación entre la composición de especies en diferentes ambientes y la asociación entre los atributos de la madera y el ambiente en un bosque subtropical se ha interpretado como evidencia de que existe una equivalencia funcional entre las especies (Böhnke *et al.*, 2012). En el bosque tropical húmedo, la riqueza y la diversidad funcional aumentan durante las primeras etapas de la sucesión (Lohbeck *et al.*, 2012) y los bosques maduros ocupan una porción mayor del espacio funcional de la que ocupan los bosques secundarios (Whitfield *et al.*, 2014).

#### **1.5 Planteamiento del problema**

Durante el desarrollo sucesional del bosque tropical caducifolio, la riqueza y la diversidad de especies de árboles del dosel aumentan progresivamente y el estado seral monoespecífico es substituido por una asociación multiespecífica a medida que se van incorporando las especies del bosque maduro (Álvarez-Yépiz *et al.*, 2008, Lebrija-Trejos *et al.*, 2008, 2010a). Durante la sucesión ocurre un cambio direccional y predecible en las principales variables estructurales del bosque: cobertura, área basal y densidad (Lebrija-Trejos *et al.*, 2010a). A su vez, esto induce cambios en las condiciones abióticas del suelo del bosque: pasa de ser soleado, caluroso y seco, a

ser sombreado, fresco y relativamente húmedo (Lebrija-Trejos *et al.*, 2011). En sitios con distintas edades sucesionales crecen árboles jóvenes con distintos atributos funcionales (Lebrija-Trejos *et al.*, 2010b). El enriquecimiento de los sitios sucesionales sólo puede explicarse mediante el establecimiento de nuevos individuos a partir de semillas. Sin embargo, no se sabe con precisión en qué momentos o etapas de la sucesión se pueden establecer las numerosas especies que forman parte de los bosques maduros y, en caso de hacerlo en etapas diferentes, qué factor o factores pueden determinar este establecimiento diferencial en el tiempo.

## **1.6 Objetivos**

Los objetivos de este estudio fueron comparar experimentalmente las respuestas germinativas de distintos grupos funcionales de especies del bosque maduro en sitios sucesionales con diferente grado de desarrollo y que poseen diferentes ambientes para la regeneración, y comparar experimentalmente el desempeño inicial de las plántulas de una especie del bosque maduro en doce sitios con diferentes grados de desarrollo sucesional. De estos objetivos generales derivan los siguientes objetivos particulares: (1) determinar la respuesta germinativa de 10 especies del bosque primario a lo largo de un gradiente sucesional; (2) determinar si especies pertenecientes a distintos grupos funcionales tienen respuestas germinativas similares entre sí; (3) comparar la germinación, el crecimiento temprano y el establecimiento de las plántulas de una especie del bosque primario en 12 sitios con diferente grado de desarrollo sucesional; y (4) comparar la supervivencia durante la temporada seca y el crecimiento de las plantas de dicha especie establecidas en 12 sitios con diferente grado de desarrollo sucesional.

## **1.7 Hipótesis**

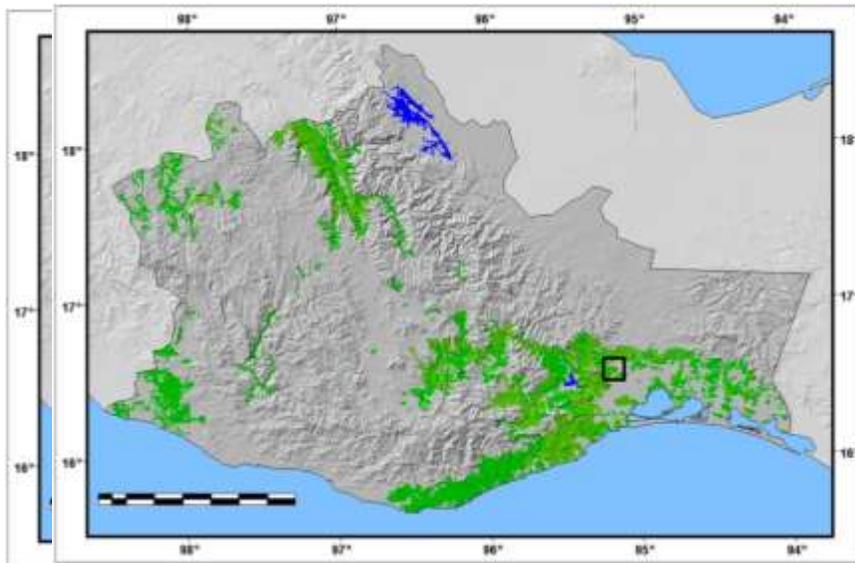
La hipótesis central de esta investigación es que el establecimiento de las especies del bosque primario es influenciado por el microambiente generado debido al desarrollo de la vegetación que existe en sitios con distintas edades sucesionales.

Dentro del conjunto de árboles que componen el bosque maduro, los árboles pertenecientes a distintos grupos funcionales tienen una probabilidad de establecimiento diferencial en las diferentes condiciones ambientales que ocurren durante la sucesión.

## 2 Método

### 2.1 Descripción del sitio de estudio

Este estudio se llevó a cabo en la región de Nizanda, Oaxaca, localizada en la vertiente pacífica del Istmo de Tehuantepec ( $16^{\circ}39'30''$  N y  $95^{\circ}00'30''$  O) (Figura 1). El clima de la región es cálido sub-húmedo con lluvias en verano ( $Aw_0(w)igw$ ) (Pérez-García *et al.*, 2001). Tiene una temperatura promedio de  $27.7^{\circ}\text{C}$  y la precipitación promedio anual es de alrededor de 898 mm (Kupers, 2013). La precipitación se caracteriza por una estacionalidad marcada, ya que hay una época de lluvias bien definida que dura de finales de mayo a mediados de octubre, en la que cae el 90 % de la precipitación (Pérez-García *et al.*, 2001).



**Figura 1** Ubicación del sitio de estudio. Distribución del bosque tropical caducifolio en el estado de Oaxaca (en verde). Ubicación de la región de Nizanda (recuadro negro) (Modificado de Meave *et al.*, 2012b).

La altitud de la zona varía entre 100 hasta 700 m s.n.m en la cima del cerro más alto (Pérez-García *et al.*, 2001). La vegetación se desarrolla sobre lomeríos de baja altitud, de hasta 250 m s.n.m. La región está cubierta por un mosaico de tipos de vegetación en el que predomina el BTC, pero que incluye también a la selva mediana subperenifolia, la sabana, el matorral xerófilo, el bosque de galería y el matorral espinoso (Gallardo *et al.*, 2010; López-Olmedo *et al.*, 2006, 2007; Pérez-García y Meave, 2004, 2006; Pérez-García *et al.*, 2001, 2010). La estructura y la composición del bosque tropical caducifolio varían un poco dependiendo del sustrato en que se

desarrolla (Escamilla-Zerón, *et al.*, 2013). La mayor parte de las actividades humanas se concentran en el BTC (Gallardo *et al.*, 2010), y la vegetación secundaria derivada de éste se ha vuelto un componente conspicuo en la zona conforme avanza la degradación de este ecosistema en la región (Pérez-García *et al.*, 2001).

## **2.2 Selección de los sitios sucesionales**

Los sitios sucesionales en los que se llevaron a cabo los experimentos de este estudio fueron seleccionados a partir de un conjunto de sitios permanentes con diferentes edades desde el abandono. Los sitios fueron previamente fechados a través de entrevistas con sus dueños (Lebrija-Trejos *et al.*, 2008) y sus edades fueron confirmadas mediante un estudio dendrocronológico (Brienen *et al.*, 2009). Los sitios han sido censados continuamente y los cambios tanto en su estructura y composición (Lebrija-Trejos *et al.*, 2008, 2010a; Romero-Pérez, 2011), como en sus factores abióticos (Lebrija-Trejos *et al.*, 2011) han sido documentados detalladamente. Se seleccionaron 12 sitios con distintas fechas de abandono para que el gradiente sucesional quedara lo mejor representado posible. Las edades de estos sitios a partir del abandono fueron: 0, 9, 12, 16, 20, 25, 39, 45, 49, 63 y 67 años, además de un sitio de bosque maduro.

## **2.3 Selección de especies de estudio**

La selección de las especies se hizo con base en la clasificación funcional realizada por van den Elzen (2010) de 51 especies que participan en la sucesión en la región de Nizanda. Esta clasificación toma en cuenta 20 atributos funcionales evaluados en individuos maduros, entre los que se encuentran atributos relacionados con el crecimiento, la supervivencia, la reproducción y la defensa ante herbívoros (Figura 2) (van den Elzen, 2010). La ordenación de las especies fue realizada a través de un análisis de componentes principales (ACP) que toma en cuenta a todos los atributos de las especies. La distancia euclidiana entre las especies en el ACP se utilizó para agrupar a las especies con un análisis UPGMA (van den Elzen, 2010). La clasificación permitió reconocer tres grupos principales de especies: las pioneras, las del bosque maduro y un grupo que se caracteriza por tener tamaños de semillas mucho mayores que el resto de las especies (denominadas generalistas por van den Elzen). Las especies del bosque maduro a su vez se dividen en tres grupos principales. Una primera división ocurre entre el núcleo principal de las especies del bosque maduro y un grupo que incluye especies perennifolias y de fenología

inversa. A su vez, el núcleo principal de las especies del bosque maduro se compone de dos grupos que difieren principalmente en el tamaño de sus semillas.

Para este estudio se seleccionaron especies pertenecientes a estos dos últimos grupos con el fin de comparar experimentalmente sus patrones germinativos (Cuadro 1). La selección de las especies se realizó con base en la disponibilidad de sus semillas en el campo. Las especies seleccionadas del grupo de especies con tamaños de semilla chicas fueron *Apoplania paniculata*, *Heliocarpus pallidus* y *Senna atomaria*. Las especies del grupo con semillas intermedias fueron *Amphipterygium simplicifolium*, *Leucaena lanceolata* y *Handroanthus impetiginosus*. El experimento también se llevó a cabo con otras cuatro especies del bosque maduro; *Caesalpinia platyloba* y *Jacquinia macrocarpa*, ambas pertenecientes al grupo de especies del bosque maduro en la clasificación funcional; *Lysiloma divaricatum*, una especie que en la clasificación funcional se agrupó con las especies pioneras pero que forma parte del bosque maduro; y *Guazuma ulmifolia*, una especie que se regenera en el bosque maduro pero forma parte de la vegetación secundaria. Un experimento diferente se realizó con *Cascabela ovata*, la especie con mayor tamaño de semillas de la clasificación funcional.

## **2.4 Recolección de semillas**

Las semillas de las especies utilizadas en este estudio fueron recolectadas durante la época seca de octubre de 2011 a mayo de 2012. Las semillas se obtuvieron de al menos 10 árboles de cada especie y fueron transportadas al laboratorio. Después de extraer las semillas de sus frutos, se seleccionaron de acuerdo con su aspecto visual, cuidando de que no estuvieran dañadas, infectadas por larvas de insectos o patógenos, subdesarrolladas, o que tuvieran tamaños muy diferentes del tamaño promedio de la especie. Las semillas permanecieron almacenadas en bolsas de papel en un lugar seco hasta el inicio del experimento (julio de 2012). No se aplicaron fungicidas ni insecticidas a las semillas.

**Cuadro 1.** Especies utilizadas en este estudio. Se muestran las especies que componen a cada grupo funcional, y el volumen promedio de las semillas de cada especie (el volumen promedio de las semillas fue obtenido de van den Elzen, 2010).

Grupo funcional	Especie	Volumen de la semilla (mm <sup>3</sup> )
<b>Experimento de germinación</b>		
Especies del bosque maduro con tamaño de semilla chico	<i>Apoplanesia paniculata</i> C. Presl	8.4
	<i>Heliocarpus pallidus</i> Rose	11.2
	<i>Senna atomaria</i> (L.) H.S. Irwin & Barneby	11.0
Especies del bosque maduro con tamaño de semilla intermedio	<i>Amphipterygium simplicifolium</i> (Standl.) Cuv. Fig.	66.8
	<i>Leucaena lanceolata</i> S. Watson	41.8
	<i>Handroanthus impetiginosus</i> Mart. Ex D.C. Standl.	55.7
Otras especies del bosque maduro	<i>Caesalpinia platyloba</i> S. Watson	119.3
	<i>Jacquinia macrocarpa</i> Cav.	41.3
	<i>Lysiloma divaricatum</i> (Jacq.) J. F. Macbr.	29.9
	<i>Guazuma ulmifolia</i> Lam.	10.2
<b>Experimento de establecimiento</b>		
	<i>Cascabela ovata</i> (Cav.) Lippold	6500.0

## 2.5 Experimento de germinación

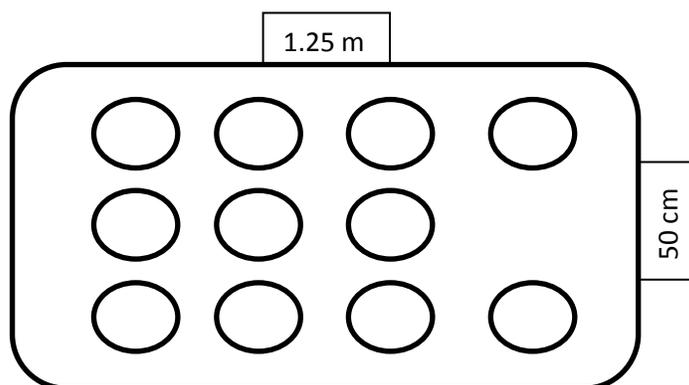
El experimento de germinación se llevó a cabo en el campo, dentro de estructuras construidas para la exclusión de depredadores con la finalidad de evitar la confusión que la acción de éstos pudiera generar sobre los resultados de germinación. Dichas estructuras fueron diseñadas para excluir a los principales granívoros de la región (roedores y otros vertebrados), así como hormigas y otros invertebrados. Éstas consistieron en 11 tubos de PVC de 15 cm diámetro enterrados superficialmente, a los cuales se les aplicó una capa de grasa para motor en la parte superior con la finalidad de evitar el paso de hormigas. Alrededor de los tubos se instaló una malla metálica de 1.25 m × 50 cm × 20 cm que estaba anclada al piso para impedir el paso de vertebrados (Figura 3). Las semillas se colocaron al ras del suelo dentro de los tubos.



En cada sitio sucesional se instalaron tres réplicas del experimento. En cada una se utilizaron 50 semillas de cada especie. La siembra se realizó entre el 15 y el 25 de junio de 2012, durante el periodo seco más importante en medio de la temporada de lluvias (regionalmente conocido como *canícula*), de forma que todas las semillas comenzaran a estar expuestas a la lluvia al mismo tiempo en todos los sitios sucesionales.

El criterio para determinar que una semilla hubiera germinado exitosamente fue la emergencia de la plántula. La germinación fue registrada periódicamente en cada sitio sucesional a intervalos de inicialmente de aproximadamente 3 días y posteriormente de aproximadamente 15 días durante el resto de la temporada de lluvias.

Como parte de un segundo experimento (que no se pudo realizar por la escasa precipitación durante el periodo de estudio) se instalaron contenedores de plástico en los sitios de estudio y éstos se sembraron las semillas de las especies de estudio. Estos fueron regados continuamente con la finalidad de producir plántulas para trasplantarlas posteriormente a los sitios sucesionales. La germinación registrada en estos contenedores sirvió como una prueba cualitativa de viabilidad y germinación de las semillas de las especies estudiadas, con la cual fue posible contrastar la germinación que ocurrió en el experimento.

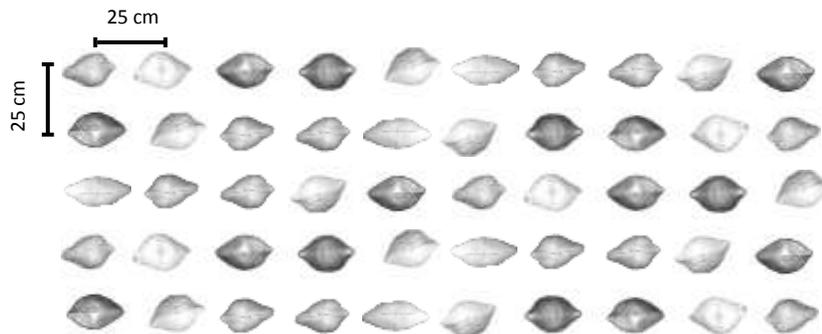


**Figura 3.** Diagrama del diseño experimental del experimento de germinación. Los círculos corresponden a tubos de PVC con grasa de motor para la exclusión de depredadores invertebrados, la línea circundante representa la malla para exclusión de depredadores vertebrados.

## 2.6 Experimento de establecimiento de *Cascabela ovata* a partir de semillas

En el caso de *Cascabela ovata*, especie en la que ocurre la mayor depredación de semillas antes de la dispersión, se realizó un experimento diferente. El experimento de establecimiento a partir

de semillas se llevó a cabo en ausencia de estructuras de exclusión de depredadores, de forma que las plántulas resultantes estuvieran espaciadas entre sí, para evitar que compitieran. Se instalaron tres réplicas del experimento en cada sitio y en cada una se sembraron 50 semillas a una distancia de aproximadamente 25 cm entre sí (Figura 4). La siembra también se llevó a cabo entre el 15 y el 25 de junio de 2012, durante el periodo seco más importante a mitad de la temporada de lluvias (*canícula*), nuevamente con la finalidad de que todas las semillas estuvieran expuestas a la lluvia al mismo tiempo en todos los sitios sucesionales.



**Figura 4** Diagrama del diseño de una réplica del experimento de establecimiento a partir de semillas de *Cascabela ovata*. Las semillas fueron sembradas a 25 cm de distancia entre sí.

### 2.6.1 Monitoreo del experimento

Durante un mes y medio se registró la germinación, la altura, número de hojas producidas y cobertura de las plántulas en los 12 sitios sucesionales. Al igual que en el experimento de germinación, el criterio para determinar que una semilla hubiera germinado exitosamente fue la emergencia de la plántula. La germinación fue registrada inicialmente aproximadamente cada 3 días y posteriormente aproximadamente cada 15 días durante el resto de la temporada de lluvias. La altura se midió desde el suelo hasta el meristemo apical de las plántulas. La cobertura de la copa de las plántulas se estimó mediante la fórmula de una elipse:

$$A = \pi (D_1/2 \times D_2/2)$$

Donde  $D_1$  es el diámetro de la sección más larga de la copa y  $D_2$  el diámetro de una sección perpendicular a ésta.

Durante la segunda temporada de crecimiento (agosto 2013) se registró el número de plántulas que sobrevivieron a la época seca, así como la altura, el número de hojas y la cobertura de las

plántulas, como se describió anteriormente. Se midió además el diámetro del tallo por encima de la cicatriz cotiledonar. El área basal de las plántulas se estimó calculando el área ocupada por la sección transversal del tallo mediante la fórmula de un círculo:

$$A = \pi \times r^2$$

El despliegue foliar se calculó como el número de hojas producidas por unidad de tallo (cm). La disposición sobre el tallo fue evaluada cualitativamente como monocapa o cilíndrica de acuerdo con la porción del tallo ocupada por hojas (pero se ve reflejada en la estimación cuantitativa del despliegue foliar).

## **2.7 Análisis de datos**

### **2.7.1 Experimento de germinación**

Con el fin de determinar la respuesta germinativa de las especies en el gradiente sucesional, se utilizaron dos métodos para comparar el ajuste de los datos de germinación a varios modelos no lineales. A partir de estas comparaciones se seleccionaron los modelos que describen mejor la respuesta germinativa de las especies. Las comparaciones se realizaron con la prueba de bondad de ajuste de  $F$  y el Criterio de Información de Akaike con una corrección para tamaños de muestra pequeños (AICc). Ambos métodos favorecen la elección del modelo más sencillo (con menor número de parámetros) al que mejor se ajustan los datos de germinación. Las comparaciones entre modelos se llevaron a cabo con el programa *GraphPad Prism 5.03*. Algunos modelos que predicen puntos de inflexión que no parecen estar justificados mediante la inspección visual de los datos (modelos polinomiales) fueron omitidos a pesar de haber sido favorecidos por estas pruebas.

La similitud entre las respuestas germinativas de las especies se estableció mediante el ajuste a los mismos modelos no lineales, o modelos que predicen efectos similares de la edad sucesional. Se hicieron comparaciones entre los valores de los parámetros de las especies que compartieron los mismos modelos con la prueba de bondad de ajuste de  $F$ , con el fin de establecer su similitud de forma cuantitativa.

### **2.7.2 Experimento de establecimiento de *Cascabela ovata* a partir de semillas**

Se ajustaron los resultados de germinación, supervivencia y de crecimiento en altura, número de hojas producidas y cobertura a varios modelos no lineales para describir el comportamiento de *Cascabela ovata* a lo largo del gradiente sucesional. Se trató de buscar el modelo más simple que representara los patrones de estas variables establecidos mediante la inspección visual de los datos. Se seleccionaron de entre una serie de modelos aquellos que tuvieran un ajuste significativo ( $P < 0.05$ ) y cuyos valores de sus parámetros tuvieran ajustes significativos ( $P < 0.05$ ), Los modelos se obtuvieron con el programa *Table Curve 2D 5.01.01*.

Con el fin de establecer la posible influencia que tiene la estructura de las comunidades sucesionales en la determinación de la supervivencia de *Cascabela* se realizaron análisis de correlación entre la supervivencia y las diferentes variables estructurales del bosque. Se hicieron análisis de correlación con la cobertura, el área basal y la densidad de las comunidades sucesionales. Se calcularon también correlaciones entre la supervivencia y las variables estructurales de las especies pioneras y las especies del bosque primario, con el objetivo de evaluar posibles efectos diferenciales ejercidos por estos dos subconjuntos de especies. Para examinar de forma más clara el papel que juegan las especies pioneras en la determinación de la supervivencia de esta especie, se hicieron análisis de correlación únicamente de la fase de la sucesión dominada por *Mimosa* [definida por Lebrija-Trejos *et al.* (2008, 2010a) como los sitios de 0 a 40 años de abandono]. Para estos análisis se excluyó el sitio sucesional de 67 años de abandono, donde estas especies ya no forman parte de la comunidad sucesional, y por lo tanto no pueden ejercer una influencia en la supervivencia de *Cascabela ovata*. Los análisis de correlación se llevaron a cabo utilizando el programa *Statistica 8.0*.

## 3 Resultados

### 3.1 Germinación

Las respuestas germinativas de las especies no mostraron ninguna relación con el grupo funcional al que pertenecen. La germinación de las distintas especies que componen a cada grupo funcional se ajustó a modelos diferentes, lo que indica que sus patrones germinativos fueron disímiles entre sí (Figuras 5 y 6). En contraste, en algunos casos, la germinación de especies pertenecientes a distintos grupos funcionales se ajustó a los mismos modelos, de forma que sus respuestas germinativas tuvieron mayor similitud.

Con base en la selección de modelos no lineales se identificaron tres patrones de germinación: (1) incremento en la germinación durante las primeras etapas de la sucesión seguido de una respuesta constante (*Handroanthus impetiginosus* y *Senna atomaria*; Figuras 5a y 6a); (2) aumento sostenido en la germinación hasta las etapas tardías de la sucesión (*Apoplanesia paniculata* y *Leucaena lanceolata*; Figuras 5b y 6b); y (3) germinación constante a lo largo de la sucesión (todas las especies restantes; Figuras 5c, 6c y 7). La comparación del ajuste de los datos de germinación a modelos no lineales utilizando la prueba de bondad de ajuste de  $F$  y el criterio de información de Akaike corregido (AICc) favoreció a los mismos modelos de la respuesta germinativa de las especies ante el gradiente sucesional (Cuadros 2 y 3).

En el caso de *Leucaena lanceolata*, el modelo exponencial fue favorecido por la comparación a través de la prueba de  $F$ , mientras que el modelo polinomial cuadrático fue favorecido por la comparación mediante el AICc. No obstante, ambos modelos describieron un patrón similar de aumento en la germinación hasta las etapas sucesionales tardías. La mayor parte de las especies con un patrón constante de germinación a lo largo de la sucesión tuvieron porcentajes de germinación bajos (< 10 %) (*Heliocarpus pallidus*, *Amphipterygium simplicifolium*, *Caesalpinia platyloba* y en menor grado, *Jacquinia macrocarpa*). Sin embargo, *Lysiloma divaricatum* tuvo un patrón de germinación constante a lo largo del gradiente sucesional a pesar de haber tenido un porcentaje de germinación relativamente alto (> 40 % a lo largo del gradiente sucesional).

En las especies cuya respuesta germinativa se explicó por los mismos modelos se encontraron similitudes en los valores de los parámetros de sus modelos. Las especies con un patrón creciente asintótico (*Handroanthus impetiginosus*, *Senna atomaria*, *Cascabela ovata*) difirieron tanto en el

parámetro que describe el porcentaje mínimo de germinación como en el que describe el valor en el que porcentaje se vuelve asintótico ( $F_{(4,87)} = 20.04$ ,  $P < 0.0001$ ). Sin embargo, el período de tiempo sucesional en el que dichas especies alcanzaron el valor asintótico de germinación no presentó diferencias significativas ( $F_{(2,87)} = 0.08121$ ,  $P = 0.9221$ ).

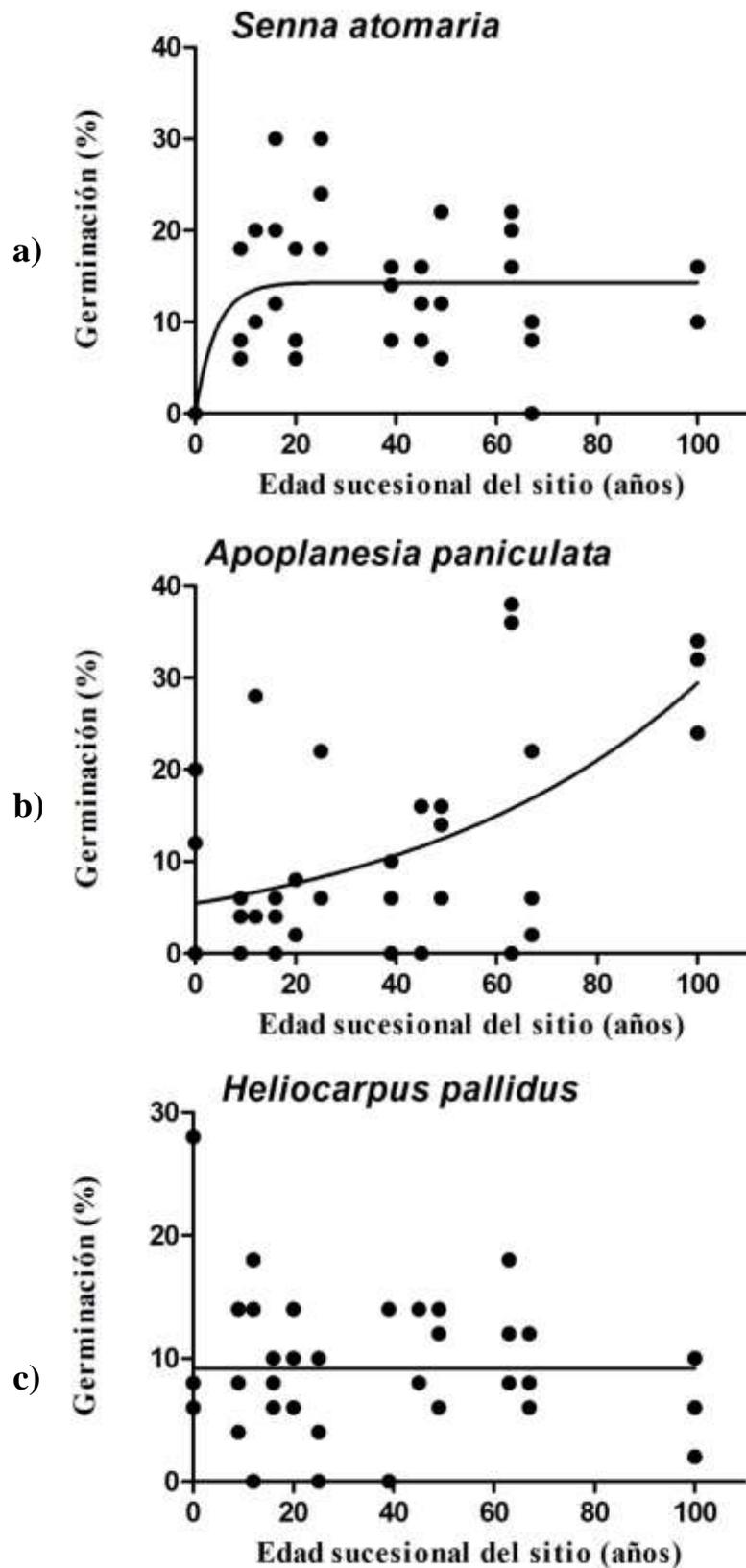
La comparación de los parámetros de los modelos de las especies cuya germinación aumentó en las etapas tardías de la sucesión (*Apoplanesia paniculata* y *Leucaena lanceolata*) mostró que no difirieron significativamente entre sí, de acuerdo con los tres modelos utilizados para compararlas (lineal:  $F_{(2,68)} = 1.392$ ,  $P = 0.255$ ; exponencial:  $F_{(2,68)} = 1.413$ ,  $P = 0.2505$ ; polinomial cuadrático:  $F_{(3,66)} = 1.013$ ,  $P = 0.3927$ ).

**Cuadro 2.** Comparación entre los valores de AICc y  $R^2$  de los modelos seleccionados para describir la germinación de las especies estudiadas y modelos alternativos con los que fueron comparados. Los modelos que no pudieron compararse porque uno de los modelos no pudo ajustarse a los datos de germinación se muestran con el símbolo (---). Los valores en negritas indican el modelo seleccionado para cada especie. Los valores de AICc se muestran en relación al modelo seleccionado.

Especie	Modelos											
	Función constante		Lineal		Polinomial cuadrático		Polinomial cúbico		Exponencial		Exponencial asintótico	
	$\Delta AIC_c$	$R^2$	$\Delta AIC_c$	$R^2$	$\Delta AIC_c$	$R^2$	$\Delta AIC_c$	$R^2$	$\Delta AIC_c$	$R^2$	$\Delta AIC_c$	$R^2$
<b>Especies de bosque maduro con tamaños de semilla chicos</b>												
<i>Apoplanesia paniculata</i>	11.51	0.0	2.272	0.276	1.877	0.332	4.273	0.338	<b>0</b>	<b>0.320</b>	---	---
<i>Heliocarpus pallidus</i>	<b>0</b>	<b>0</b>	1.882	0.013	4.422	0.013	2.821	0.125	1.879	0.014	2.592	0.062
<i>Senna atomaria</i>	6.16	0.0	8.388	0.004	7.581	0.092	0.961	0.299	8.414	0.003	<b>0</b>	<b>0.265</b>
<b>Especies del bosque maduro con tamaños de semilla intermedios</b>												
<i>Amphipterygium simplicifolium</i>	<b>0</b>	<b>0</b>	1.607	0.021	1.926	0.079	4.058	0.094	1.390	0.027	4.624	0.008
<i>Handroanthus impetiginosus</i>	20.75	0.0	15.64	0.223	14.73	0.310	12.12	0.426	16.58	0.198	<b>0</b>	<b>0.578</b>
<i>Leucaena lanceolata</i>	5.28	0.0	1.452	0.158	0.268	0.252	8.446	0.447	<b>0</b>	<b>0.191</b>	5.532	0.121
<b>Otras especies del bosque maduro</b>												
<i>Caesalpinia platyloba</i>	<b>0</b>	<b>0</b>	2.222	0.008	4.863	0.009	5.336	0.086	2.212	0.008	---	---
<i>Guazuma ulmifolia</i>	<b>0</b>	<b>0</b>	2.381	0.000	4.669	0.007	6.106	0.041	2.382	0.000	4.904	0.000
<i>Jacquinia macrocarpa</i>	<b>0</b>	<b>0</b>	2.325	0.008	2.536	0.097	1.350	0.228	2.369	0.006	1.024	0.147
<i>Lysiloma divaricatum</i>	<b>0</b>	<b>0</b>	2.115	0.021	4.042	0.060	6.674	0.083	2.083	0.022	4.244	0.052

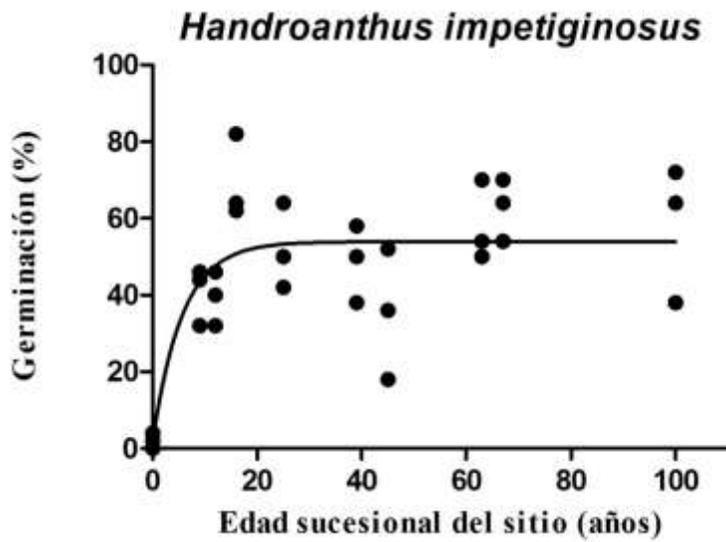
**Cuadro 3.** Comparación entre los valores de F y  $R^2$  de los modelos seleccionados para describir la germinación de las especies estudiadas y modelos alternativos con los que fueron comparados. Los modelos que no pudieron compararse por tener los mismos grados de libertad, o porque uno de los modelos no pudo ajustarse a los datos de germinación se muestran con el símbolo (---). Los números en negritas indican el modelo seleccionado. Los valores de AICc se muestran en comparación al modelo seleccionado.

Especie	Modelos											
	Función constante		Lineal		Polinomial cuadrático		Polinomial cúbico		Exponencial		Exponencial asintótico	
	F	$R^2$	F	$R^2$	F	$R^2$	F	$R^2$	F	$R^2$	F	$R^2$
<b>Especies de bosque maduro con tamaños de semilla chicos</b>												
<i>Apoplanesia paniculata</i>	16.02 (1,34)	0.0	2.272 (1,34)	0.276	0.6140 (1,33)	0.332	0.4402 (2,32)	0.338	<b>0</b>	<b>0.320</b>	---	---
<i>Heliocarpus pallidus</i>	---	<b>0</b>	0.4801 (1,34)	0.013	0.2331 (2,33)	0.013	1.527 (3,32)	0.125	0.4827 (1,34)	0.014	1.105 (2,33)	0.062
<i>Senna atomaria</i>	5.952 (2,33)	0.0	11.70 (1,33)	0.004	---	0.092	1.593 (1,32)	0.299	11.74 (1,33)	0.003	<b>0</b>	<b>0.265</b>
<b>Especies del bosque maduro con tamaños de semilla intermedios</b>												
<i>Amphipterygium simplicifolium</i>	---	<b>0</b>	0.7436 (1,34)	0.021	1.434 (2,33)	0.079	1.115 (3,32)	0.094	0.9545 (1,34)	0.027	4.624	0.008
<i>Handroanthus impetiginosus</i>	18.52 (2,27)	0.0	22.73 (1,27)	0.223	---	0.310	---	0.426	24.31 (1,27)	0.198	<b>0</b>	<b>0.578</b>
<i>Leucaena lanceolata</i>	8.065 (1,34)	0.0	---	0.158	2.678 (1,33)	0.252	7.407 (2,32)	0.447	0	<b>0.191</b>	5.532	0.121
<b>Otras especies del bosque maduro</b>												
<i>Caesalpinia platyloba</i>	---	<b>0</b>	0.240 (1,28)	0.008	0.132 (2,27)	0.009	0.8223 (3,26)	0.086	0.2500 (1,28)	0.008	---	---
<i>Guazuma ulmifolia</i>	---	<b>0</b>	0.019 (1,34)	0.000	0.394 (2,33)	0.007	0.603 (3,32)	0.041	0.014 (1,34)	0.000	0.008 (2,33)	0.000
<i>Jacquinia macrocarpa</i>	---	<b>0</b>	0.203 (1,25)	0.008	1.302 (2,24)	0.097	2.272 (3,23)	0.228	0.1619 (1,25)	0.006	2.069 (2,24)	0.147
<i>Lysiloma divaricatum</i>	---	<b>0</b>	0.4761 (1,22)	0.021	0.673 (2,21)	0.060	0.6058 (3,20)	0.083	0.5059 (1,22)	0.022	0.5798 (2,21)	0.052

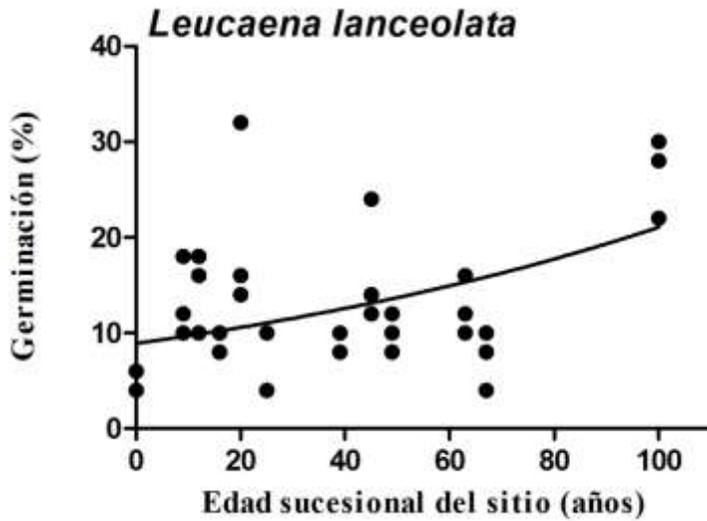


**Figura 5.** Germinación de las especies del grupo funcional de árboles del bosque maduro con tamaños de semilla chicos en diez sitios con diferentes edades de abandono y un sitio de bosque maduro (mostrado aquí con una edad de 100 años). En las diferentes edades sucesionales se muestran por separado los resultados de cada réplica del experimento.

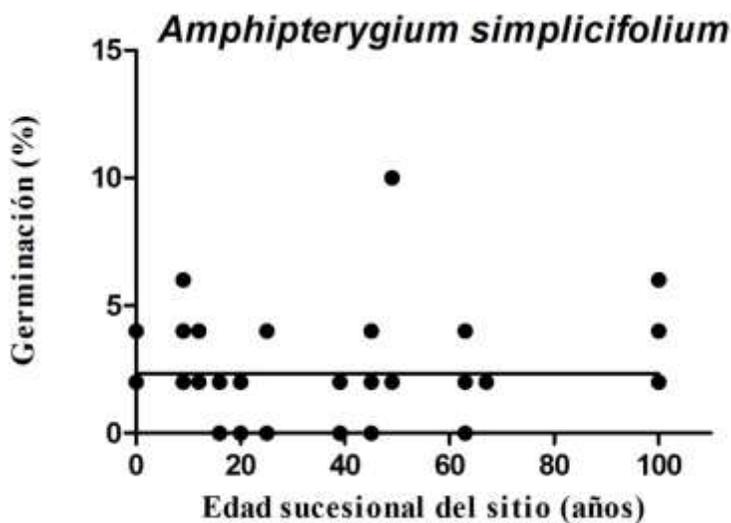
a)



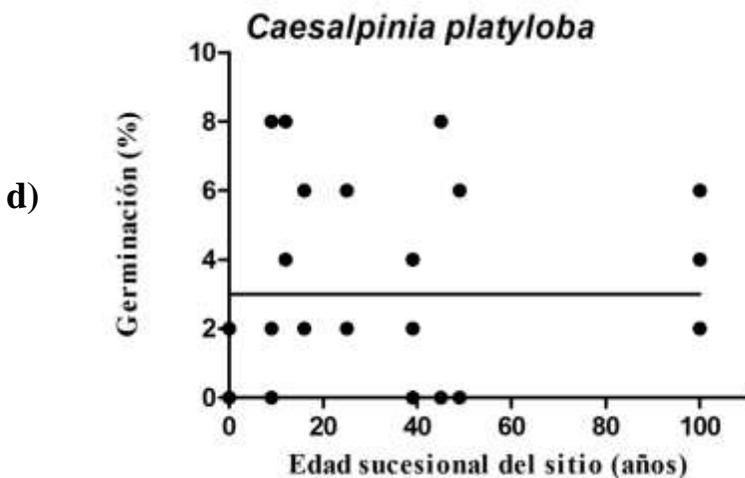
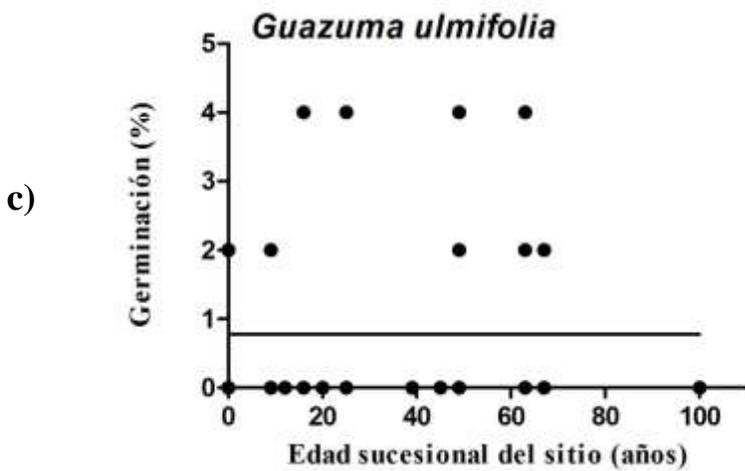
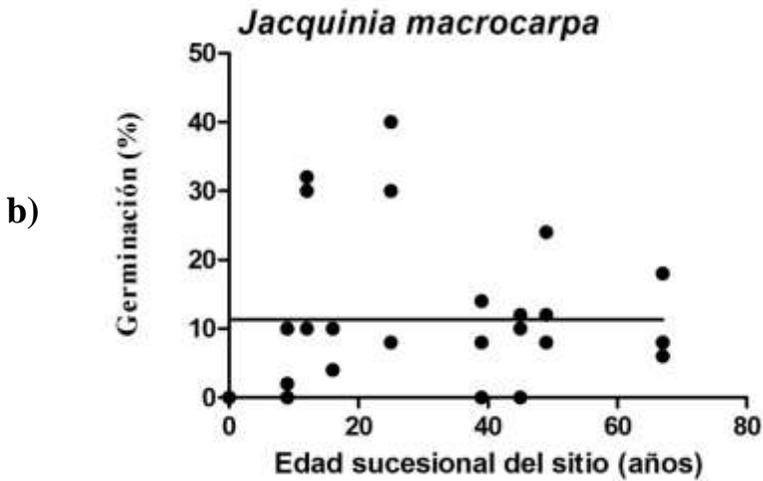
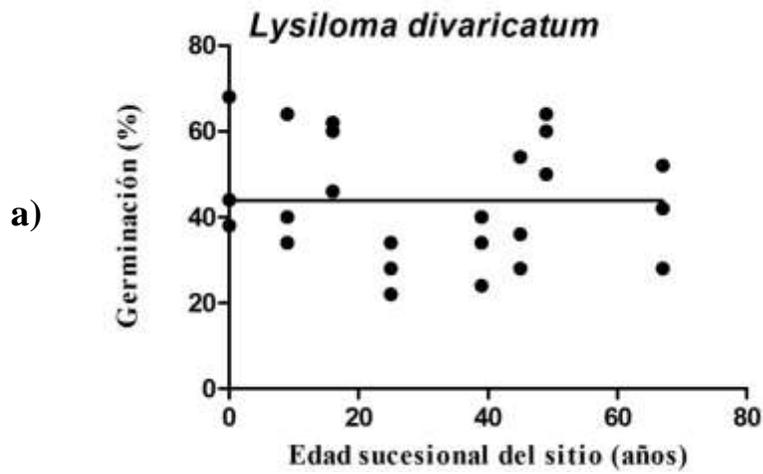
b)



c)



**Figura 6.** Germinación de las especies del grupo funcional de árboles del bosque maduro con tamaños de semilla intermedios en diez sitios con diferentes edades de abandono y un sitio de bosque maduro (mostrado aquí con una edad de 100 años). Para las diferentes edades sucesionales se muestran por separado los resultados de cada réplica del experimento.



**Figura 7.** Germinación de otras especies de árboles del bosque maduro en sitios con diferentes edades de abandono. En las diferentes edades sucesionales se muestran por separado los resultados de cada réplica del experimento.

## **3.2 Experimento de establecimiento de *Cascabela ovata* a partir de semillas**

### **3.2.1 Germinación**

La germinación de las semillas de *Cascabela ovata* fue menor en el sitio recién abandonado (0 años), pero alcanzó valores altos desde los sitios sucesionales tempranos. Fue mayor a 50 % hasta el sitio de 9 años de abandono y se volvió indistinguible entre sitios a partir de los 12 años de desarrollo sucesional, ya que en éste y los de edades mayores germinaron alrededor de 75 % de las semillas sembradas (Figura 8).

### **3.2.2 Crecimiento**

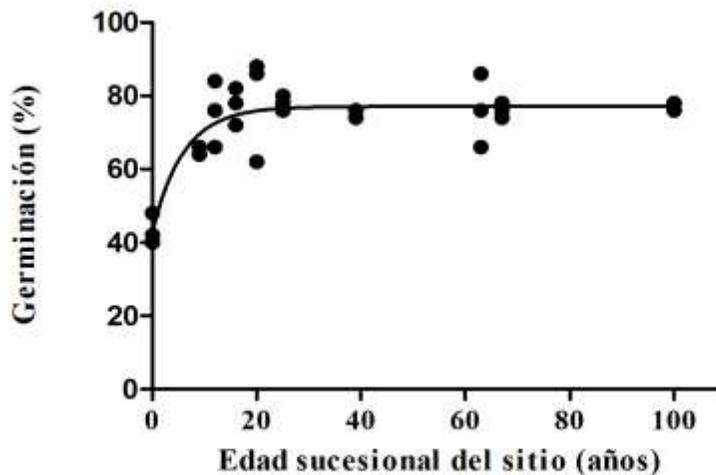
Durante la primera temporada de crecimiento, los valores menores de altura máxima promedio fueron registrados en el sitio sucesional más temprano (Figura 9a). En el resto de los sitios las plantas alcanzaron alturas mayores y los valores más altos se registraron en los sitios de edad temprana a intermedia (12 a 25 años de abandono). La cobertura de la copas y el número de hojas siguieron un patrón inverso a la altura máxima, pues los valores promedio más altos se registraron en el sitio sucesional más temprano, y en el resto de los sitios sucesionales se obtuvieron valores menores (Figura 9b y c). Sin embargo, entre los sitios sucesionales de dosel cerrado, la altura máxima promedio, la cobertura promedio y el número máximo de hojas producidas promedio se presentaron en el sitio con 25 años de abandono.

En la segunda temporada de crecimiento, la altura, el área basal, el número de hojas y la cobertura de las copas fueron mucho mayores en el sitio sucesional más temprano que en el resto de los sitios (Figura 10). Entre los sitios sucesionales de dosel cerrado, nuevamente fue en el sitio con 25 años donde las plantas alcanzaron los valores más altos de altura promedio.

### **3.2.3 Supervivencia**

La supervivencia al final de la época seca fue mayor en el sitio recién abandonado, donde sobrevivieron alrededor de 90 % de las plántulas. En los sitios sucesionales más tempranos (9 y 16 años) ninguna planta sobrevivió, y la supervivencia comenzó a aumentar a partir de los sitios de 20 años, alcanzando también valores altos en el sitio de 39 años. En el sitio de edad más avanzada (67 años) la supervivencia también fue baja. Estos resultados muestran que la supervivencia de las plántulas de *Cascabela ovata* es mayor en el sitio recién abandonado y en los sitios de edad intermedia (de 20 a 40 años de abandono) (Figura 11a).

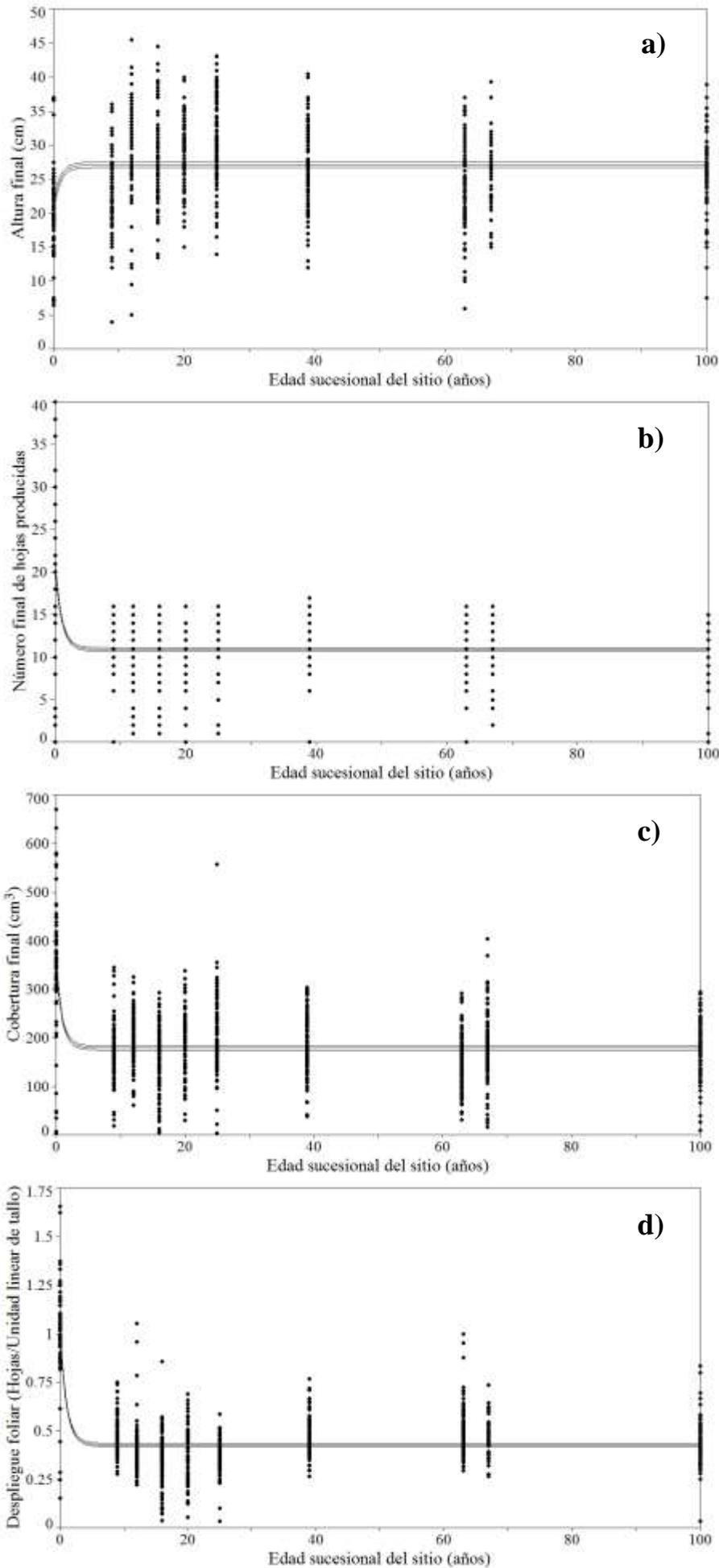
La supervivencia de las plántulas *Cascabela ovata* estuvo correlacionada negativamente con las variables estructurales de las comunidades sucesionales (Cuadro 4). Al analizar el gradiente sucesional completo, todas las variables estructurales de las comunidades sucesionales estuvieron correlacionadas negativa y significativamente con la supervivencia de esta especie. En el análisis por separado del subconjunto de las especies del bosque maduro, la densidad y la cobertura tuvieron también una correlación negativa y significativa con la supervivencia de esta especie, mientras que no se encontró una correlación significativa con su área basal. En cuanto al subconjunto de las especies pioneras, todas las variables estructurales estuvieron negativamente correlacionadas con la supervivencia de *Cascabela ovata*, y la mayor correlación se encontró con su densidad. En los análisis del estado seral dominado por *Mimosa* spp. (0 a 40 años desde el abandono), nuevamente todas las variables estuvieron significativamente correlacionadas negativamente con la supervivencia de *Cascabela ovata*. Durante esta fase de la sucesión la densidad de las especies pioneras fue la variable con una correlación negativa mayor con el patrón de supervivencia encontrado en *Cascabela ovata*, y fue más alta que la densidad total de las comunidades sucesionales (Figura 11b).



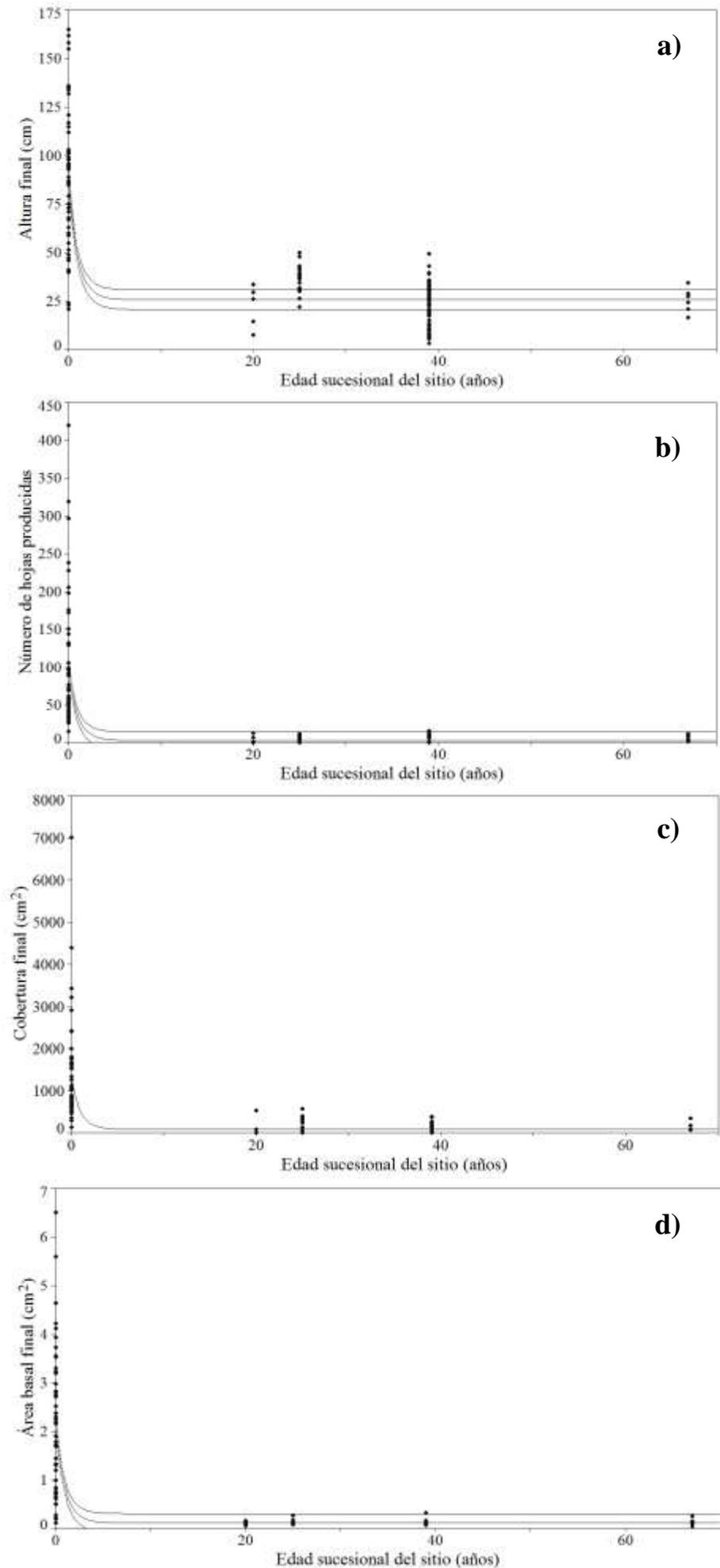
**Figura 8.** Germinación de *Cascabela ovata* en diez sitios con diferentes edades desde el abandono y un sitio de bosque primario (mostrado aquí con una edad de 100 años desde el abandono)

**Cuadro 4.** Correlaciones entre la supervivencia de *Cascabela ovata* y las variables estructurales de las comunidades sucesionales a lo largo del gradiente sucesional y durante el estado seral dominado por *Mimosa* spp. (definido como los sitios de 0 a 40 años de abandono de acuerdo con Lebrija-Trejos *et al.*, 2008; 2010a). Las correlaciones son significativas ( $P < 0.05$ ) a menos que se indique lo contrario.

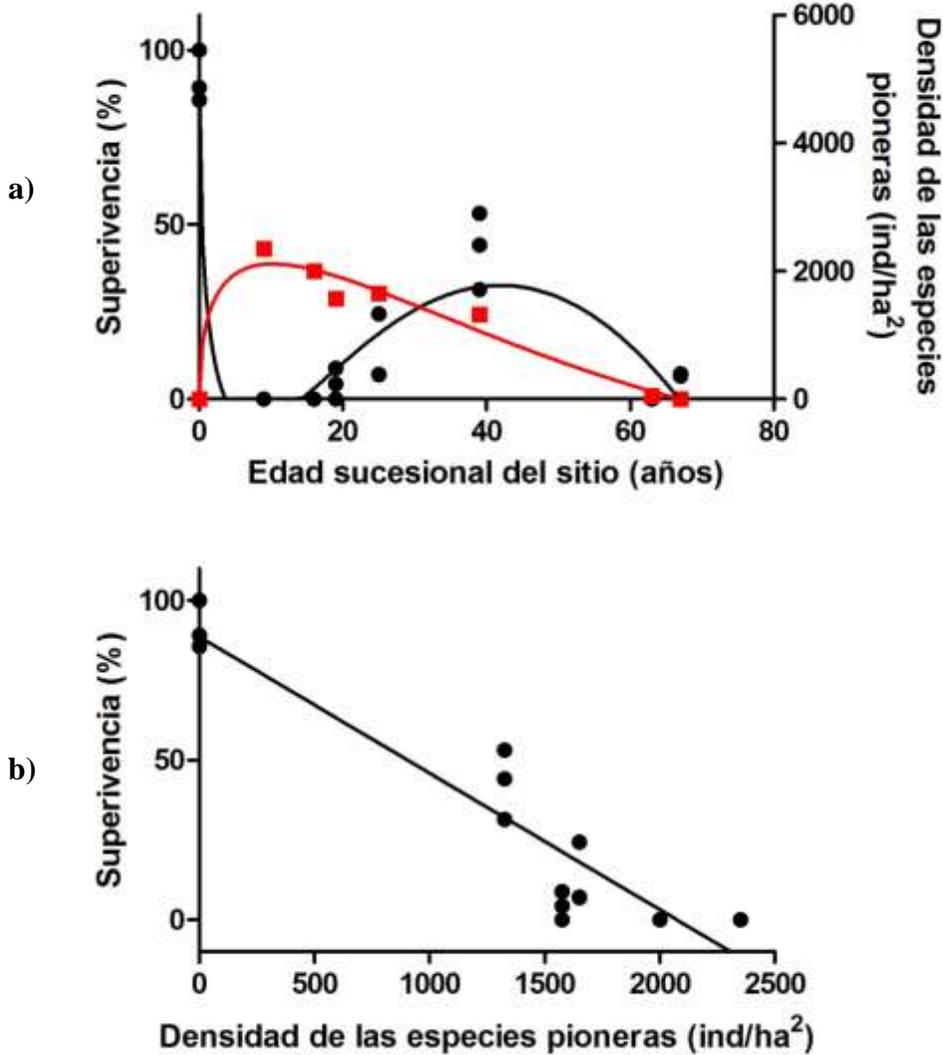
Variables estructurales del sitio sucesional	Correlación con la supervivencia de <i>Cascabela ovata</i> (r)	
	A lo largo del gradiente sucesional	Durante la etapa dominada por <i>Mimosa</i> spp.
Densidad total del sitio sucesional	-0.82	-0.85
Cobertura total del sitio sucesional	-0.85	-0.87
Área basal total del sitio sucesional	-0.76	-0.79
Densidad de las especies del bosque maduro en el sitio sucesional	-0.78	-0.79
Cobertura de las especies del bosque maduro en el sitio sucesional	-0.48	-0.79
Área basal de las especies del bosque maduro en el sitio sucesional	-0.39 (n.s.)	-0.73
Densidad de las especies pioneras en el sitio sucesional	-0.58	-0.94
Cobertura de las especies pioneras en el sitio sucesional	-0.50	-0.87
Área basal de las especies pioneras en el sitio sucesional	-0.48	-0.81



**Figura 9.** Crecimiento de *Cascabela ovata* durante la primera temporada de lluvias en diez sitios con diferentes edades de abandono y un sitio de bosque primario (mostrado aquí con una edad de 100 años). **a)** Altura final de las plántulas. **b)** Número de hojas producidas **c)** Cobertura final. **d)** Despliegue foliar de las plántulas (número de hojas por unidad de longitud de tallo).



**Figura 10.** Crecimiento de *Cascabela ovata* durante la segunda temporada de lluvias en sitios con diferentes edades desde el abandono. **a)** Altura final de las plantas. **b)** Número de hojas producidas por las plantas. **c)** Cobertura final de la copa. **d)** Área basal.



**Figura 11.** a) Supervivencia de *Cascabela ovata* (círculos negros) y densidad de las especies pioneras (cuadros rojos) en sitios sucesionales con diferentes edades de abandono. b) Regresión lineal entre la supervivencia de las plántulas de *Cascabela ovata* y la densidad de las especies pioneras durante el estado seral dominado por *Mimosa* (definido como los sitios de 0 a 40 años de abandono de acuerdo con Lebrija-Trejos *et al.*, 2008; 2010a) (abajo).

## 4 Discusión y conclusiones

La intención inicial de este estudio era evaluar los procesos tempranos del ciclo de vida de las especies estudiadas. Sin embargo, la baja precipitación que tuvo lugar en el periodo de estudio no permitió realizar trasplantes de plántulas y el desempeño de las plántulas sólo pudo ser evaluado *con Cascabela ovata*, especies con la que se realizó un diseño experimental diferente. Una limitante importante de este estudio fue la decisión de realizar el experimento durante la canícula. Esta decisión tuvo como consecuencia que las plantas únicamente recibieran alrededor del 40 % de la precipitación que recibió la localidad en este año. Esto pudo haber afectado la ruptura de la latencia de algunas de las especies que germinaron en bajos porcentajes en este experimento.

### 4.1 Experimento de germinación

Durante la sucesión hay un cambio relativamente predecible en las condiciones del ambiente de regeneración (Lebrija-Trejos *et al.*, 2011). Los resultados muestran que las condiciones cambiantes a lo largo de la sucesión tienen un efecto en la germinación de las especies del bosque primario y que las diferentes especies son afectadas de manera diferencial por el cambio de estas condiciones. Se encontraron tres tipos diferentes de respuestas germinativas ante el gradiente sucesional: una germinación constante a lo largo de la sucesión; un aumento en la germinación en las edades tempranas seguido de una germinación constante; y un aumento en la germinación en las etapas tardías de la sucesión.

Las semillas de la mayor parte de las especies que tuvieron patrones de germinación constantes a lo largo del gradiente sucesional tuvieron porcentajes bajos de germinación (*Amphipterygium simplicifolium*, *Caesalpinia platyloba*, *Guazuma ulmifolia* y *Heliocarpus pallidus*). Sin embargo, éste no es un patrón invariable, ya que *Lysiloma divaricatum* y *Jacquinia macrocarpa* también tuvieron patrones de germinación constantes a lo largo del gradiente sucesional a pesar de que sus semillas germinaron en porcentajes relativamente altos. Las especies cuya germinación aumentó en las etapas tempranas y se mantuvo constante en el resto de los sitios sucesionales fueron *Handroanthus impetiginosus* y *Senna atomaria* (al igual que *Cascabela ovata* en el experimento de establecimiento). La respuesta germinativa de estas especies parece seguir de cerca al patrón de cambio en la radiación fotosintéticamente activa que alcanza el ambiente de regeneración, la cual

disminuye desde las primeras etapas de la sucesión (Lebrija-Trejos *et al.*, 2011; ver Apéndice I). Por otra parte, la germinación de *Apoplanesia paniculata* y *Leucaena lanceolata* aumentó en las etapas tardías de la sucesión. La respuesta germinativa de estas especies posiblemente esté influenciada también por condiciones que cambian más lentamente durante la sucesión, como la humedad relativa, la temperatura del suelo o la temperatura del aire (ver Apéndice I).

Los resultados de este experimento muestran que las condiciones de los sitios recién abandonados son un filtro importante para la germinación de muchas de las especies del bosque maduro. El hecho de que el gradiente sucesional no haya tenido un efecto inhibitorio sobre ninguna de las especies estudiadas sugiere que la presencia de las especies pioneras tiene un efecto facilitativo o neutro para las especies del bosque primario durante esta fase del ciclo de vida. Este hecho coincide con los resultados de otro estudio de germinación en el bosque tropical caducifolio, donde se muestra que la germinación es favorecida por tratamientos de sombra o sombra profunda respecto a la de sitios expuestos (McLaren y McDonald, 2003b). Esto probablemente es resultado de una mejoría en el balance hídrico de las semillas ubicadas bajo la sombra de las especies pioneras, creando un sitio seguro para la germinación. Sin embargo, el hecho de que se hayan encontrado diferentes respuestas en las especies cuya germinación se ve favorecida por el gradiente sucesional muestra que la magnitud de la atenuación de estas condiciones necesaria para favorecer la germinación no es la misma para las diferentes especies del bosque primario.

Las respuestas germinativas de las especies estudiadas tuvieron mayor similitud entre especies de distintos grupos funcionales que entre especies de un mismo grupo funcional. La teoría ecológica predice que la competencia es más fuerte entre especies que usan los recursos de forma similar (MacArthur y Levins, 1967). Las especies con atributos funcionales similares deberían ser más propensas a competir entre sí, porque tienen maneras similares de utilizar los recursos y de responder al ambiente (Reich *et al.*, 2003; Wright *et al.*, 2010). Una posible explicación de que las especies funcionalmente similares hayan tenido respuestas germinativas diferentes es la diferenciación de sus nichos durante las etapas tempranas su ciclo de vida, que es un mecanismo de coexistencia de especies con nichos indistinguibles en la fase adulta (Grubb, 1977).

La variabilidad interanual en las condiciones ambientales puede causar grandes variaciones en el reclutamiento de diferentes especies, lo que a su vez ha sido propuesto como un mecanismo que puede llevar a la coexistencia de especies competitivamente similares (Warner y Chesson, 1985; Chesson, 2000). En cada uno de los dos grupos funcionales estudiados en este experimento hubo una especie que germinó en porcentajes altos, mientras que el resto lo hicieron en porcentajes bajos. El hecho de que muchas especies hayan germinado con poco éxito a pesar de tener semillas viables (ya que germinaron abundantemente en las pruebas de germinación) sugiere que la germinación de estas especies está restringida a los años más húmedos. Se ha demostrado que el establecimiento de especies leñosas en ambientes semiáridos está restringido a años excepcionalmente húmedos asociados con los fenómenos de El Niño o La Niña (Holmgren *et al.*, 2001; Holmgren y Sheffer, 2001). Por otra parte, los patrones de abundancia de especies congénicas del bosque tropical caducifolio ha llevado a proponer que utilizan diferentes periodos supraanuales para reclutarse (Kelly y Bowler, 2002). De esta forma, las especies que componen a un grupo funcional podrían coexistir gracias a un mecanismo de almacenamiento, en el que especies funcionalmente similares aprovechan diferentes condiciones supra-anales de precipitación para su establecimiento. El hecho de que la atenuación de las condiciones del ambiente de regeneración necesario para favorecer la germinación difiera entre años con diferente precipitación podría resultar en la creación alternada de sitios seguros para la germinación y el establecimiento de diferentes especies, lo que a su vez podría causar patrones distintos a los encontrados en este estudio en años con diferente precipitación.

Sin embargo, otra posible explicación de que no se hayan encontrado respuestas germinativas similares entre las especies pertenecientes a un mismo grupo funcional es que las especies estén diferenciadas en otros atributos que no fueron tomados en cuenta en la clasificación funcional. En el caso de las Fabaceae incluidas en este experimento, la latencia probablemente es de tipo físico y está determinada principalmente por la permeabilidad de la testa (Baskin *et al.*, 2000; Dübbern de Souza y Marcos-Filho, 2001). Las especies con porcentajes más bajos de germinación (*Caesalpinia platyloba*, *Senna atomaria* y *Leucaena lanceolata*) tienen cubiertas seminales más impermeables y probablemente necesiten tiempos de imbibición para germinar mayores a los que ocurrieron

en este año relativamente seco. En contraste, *Lysiloma divaricatum* y *Apoplanesia paniculata* tienen cubiertas seminales débiles que rápidamente pierden la rigidez y se vuelven permeables en contacto con el agua, lo que puede explicar en parte su éxito germinativo durante este periodo relativamente seco. Por esta razón, es razonable pensar que la permeabilidad de la cubierta seminal es un atributo de las semillas que debe ser tomado en cuenta en futuras clasificaciones funcionales, ya que potencialmente refleja la respuesta germinativa de las especies, al menos entre las Fabaceae (Dübbert de Souza y Marcos-Filho, 2001).

#### **4.2 Experimento de establecimiento de *Cascabela ovata* a partir de semillas**

El aumento en la germinación en los sitios con un dosel formado por especies pioneras indica que la atenuación que éstas ejercen sobre las condiciones extremas del ambiente de regeneración tiene un efecto facilitativo para la germinación de *Cascabela ovata* desde etapas tempranas de la sucesión, como ocurrió en el caso de *Handroanthus impetiginosus* y *Senna atomaria* en el experimento de germinación.

La calidad y la cantidad de la luz que reciben las plantas afecta la distribución de recursos a los diferentes órganos de la planta (Ackerly y Bazzaz, 1995; Taiz y Zeiger, 2002). Los resultados de este experimento sugieren que hubo una asignación diferencial de las reservas maternas a los diferentes órganos de la planta que está relacionada con el ambiente lumínico en el que se desarrollan, desde las etapas tempranas de la plántula recién germinada. En otro estudio realizado con *Cascabela thevetia* en condiciones controladas de invernadero se encontró que las plantas en condiciones sombreadas asignaron una proporción mayor de biomasa a los tallos en comparación con las plantas en condiciones iluminadas (Bebawi *et al.*, 2014), y nuestros resultados sugieren que esto puede estar ocurriendo también en *Cascabela ovata*.

Horn (1974) demostró a través de modelos teóricos que diferentes arreglos de las hojas sobre los tallos son más productivos en ambientes con diferente disponibilidad lumínica: un arreglo en monocapa es más productivo en ambientes sombreados, mientras que un arreglo en multicapa es más productivo en ambientes iluminados. La asignación diferencial de recursos tuvo como resultado la formación de estos dos tipos de arquitectura de las

plántulas, los cuales se relacionan con la adquisición de luz en los diferentes ambientes: en el sitio abierto, donde una mayor altura no se traduce en una mayor intercepción de luz, las plantas alcanzaron alturas menores, tuvieron un número significativamente mayor de hojas por unidad de tallo y presentaron varias capas de hojas dispuestas en una copa cilíndrica. En los sitios sucesionales con dosel cerrado se favoreció una arquitectura relacionada con la aclimatación al ambiente sombreado del sotobosque. En estos sitios las plantas alcanzaron alturas mayores, con pocas hojas por unidad de tallo, dispuestas en monocapa y concentradas cerca del meristemo apical de las plántulas, minimizando el autosombreado y maximizando la intercepción de luz. Si bien Horn (1974) propuso que las diferentes especies de árboles no son suficientemente flexibles en su desarrollo como para cambiar su arquitectura, nuestros resultados mostraron una plasticidad en la arquitectura de las plántulas de esta especie. Estos resultados concuerdan con los hallazgos de otro estudio con cinco especies del bosque tropical húmedo, cuyas plantas juveniles (tanto demandantes de luz como tolerantes a la sombra) produjeron copas más profundas con hojas distribuidas de forma homogénea a lo largo del tallo en los ambientes iluminados, mientras que en la sombra tuvieron un arreglo de tipo monocapa con hojas concentradas en la parte superior de las plantas (Poorter y Werger, 1999).

La disponibilidad de agua es la principal limitante del establecimiento en los bosques tropicales estacionales (Vieira y Scariot, 2006). La supervivencia alta de las plantas de *Cascabela ovata* durante la época seca en el sitio recién abandonado sugiere que las condiciones extremas de los sitios de este tipo no fueron suficientemente estresantes para esta especie como para verse beneficiada por su atenuación durante esta fase de su ciclo de vida. Los análisis de correlación entre la supervivencia y las variables estructurales del bosque mostraron la supervivencia decrece conforme la densidad y la cobertura del bosque aumentan, y que estas variables estructurales fueron las variables que mejor explicaron el patrón de supervivencia encontrado. La densidad de plantas en un sitio está relacionada con la cantidad de agua disponible para las plantas, ya que hay una mayor transpiración en los sitios más densos (Zou *et al.*, 2008); esto hace que las plantas presentes en un sitio de alta densidad pasen más tiempo en condiciones de estrés hídrico que las plantas en un sitio con menor densidad. El aclareo experimental de sitios con altas densidades de árboles ha demostrado que el agua disponible para las plantas aumenta, y que las relaciones hídricas

de los árboles remanentes mejoran en sitios aclareados, así como el reclutamiento y el crecimiento de los árboles suprimidos del sotobosque, aumenta (Bréda *et al.*, 1995). De forma similar, en sabanas aclareadas artificialmente, la cantidad de agua del suelo aumenta y la forma en la que ésta se distribuye en el suelo se modifica (Smit y Rethman, 2000), lo que tiene como resultado un aumento en la dominancia de especies herbáceas en el sotobosque (Smit, 2004; 2005). En el otro estudio realizado con *Cascabela thevetia* se encontró que las plantas que crecieron a mayores densidades asignaron una proporción de biomasa menor a las raíces, especialmente en condiciones de sombra (Bebawi *et al.*, 2014). La ausencia de supervivencia en los sitios más densos puede ser resultado de un cociente raíz/vástago más pequeño en las plántulas y por lo tanto de una menor capacidad de resistir la sequía en estos sitios.

El aumento en la supervivencia de las plántulas en los sitios de 20 a 39 años de abandono es congruente con el aumento en el reclutamiento de las especies del bosque primario observado durante esta etapa (Lebrija-Trejos *et al.*, 2010a). Este fenómeno probablemente está relacionado con un periodo transitorio de baja densidad por el que pasan las comunidades sucesionales durante esta etapa. Alrededor de esta edad, la densidad de las especies pioneras en los sitios sucesionales disminuye y su área basal alcanza su máximo (Lebrija-Trejos *et al.*, 2010a). El área basal de la comunidad se concentra en unos cuantos individuos debido a un proceso de competencia asimétrica entre los individuos de las especies pioneras que tiene como resultado una alta mortalidad en los sitios de aproximadamente 10 a 25 años de edad de abandono. Como resultado de esta alta mortalidad y de la concomitante disminución en la densidad, se reduce la competencia al volver a quedar disponibles los recursos que ocupaban los individuos suprimidos. Esta ventana de oportunidad se extiende hasta alrededor de los 40 años de abandono, cuando los individuos de las especies pioneras se encuentran en senescencia fisiológica y comienzan a ser excluidos de las comunidades sucesionales.

Tomando en conjunto ambos años de estudio, se puede concluir que el sitio más favorable para el crecimiento fue el sitio recién abandonado, donde las plantas alcanzaron alturas mucho mayores que en el resto de los sitios. Esto probablemente ocurrió porque en esos sitios la disponibilidad de recursos es alta y la competencia es limitada (Noble y Slatyer,

1980; Peet y Christensen, 1980; 1987). Entre los sitios sucesionales, los que favorecieron el crecimiento durante la primera temporada de lluvias (12 a 25 años de abandono) no fueron necesariamente los más favorables para la supervivencia durante la época seca. El sitio de 25 años de abandono fue el más favorable para el crecimiento en ambas temporadas de lluvias y allí se registraron valores de supervivencia intermedios. Por otra parte, en el sitio de 39 años de abandono se obtuvieron valores intermedios de crecimiento en ambas temporadas de lluvias, pero ahí se favoreció la supervivencia. Sin embargo, en este sitio hubo mayor variación en el crecimiento y las plantas con alturas mayores alcanzaron valores similares a los que se registraron en el sitio de 25 años de abandono. El hecho de que haya habido plántulas con crecimientos positivos en todos los sitios sucesionales demuestra que las plántulas de esta especie son capaces de alcanzar un balance positivo de carbono (y por lo tanto de volverse independientes de las reservas maternas), no sólo en el sitio recién abandonado sino también en los sitios sucesionales de dosel cerrado, siendo mayor alrededor de los sitios intermedios (25 a 40 años).

Se ha propuesto que existe una disyuntiva entre la capacidad de crecer en los sitios ricos en recursos y la capacidad de sobrevivir en los sitios con baja disponibilidad de ellos (Kobe, 1999; Kitajima y Poorter, 2008; Wright *et al.*, 2010). *Cascabela ovata* parece ser una especie intermedia en relación con esta disyuntiva, puesto que mostró una capacidad grande de crecer en los sitios con muchos recursos, pero también una capacidad no despreciable de sobrevivir y crecer en los sitios sucesionales (y en el bosque primario) con más restricciones.

Los resultados de este experimento coinciden con un modelo propuesto por Schupp (1995) de conflictos entre semillas y plántulas, el cual muestra que el ambiente que favorece la germinación no es necesariamente el más favorable para la supervivencia y el crecimiento de las plántulas. Esta discordancia permite vislumbrar la manera en la que esta especie participa en la regeneración del bosque primario. El comportamiento de *Cascabela* en el sitio recién abandonado sugiere que esta especie tiene una estrategia espacial de explotación de recursos (Bolker y Pacala, 1999; Rees, 2001). A pesar de que el tamaño grande de sus semillas y frutos le impiden dispersarse a los sitios recién abandonados, su crecimiento rápido, su corta edad a la madurez (se registraron botones florales desde el

primer año de vida) y su estrategia de dispersión a corta distancia pueden permitirle apoderarse rápidamente de los recursos que se liberan por disturbios de menor escala que ocurren dentro de la vegetación primaria (Bolker y Pacala, 1999; Rees, 2001).

La supervivencia elevada (*ca.* 90%), junto con la gran capacidad de crecimiento en los sitios recién abandonados, sugiere que el mayor impedimento para que *Cascabela ovata* se establezca probablemente se presenta durante la fase de dispersión de semillas, dado el gran tamaño de sus frutos y semillas, y el hecho de que tienen un síndrome de dispersión mamalócoro. Por esta razón, se puede concluir que la vegetación establecida ejerce un efecto facilitativo para la dispersión de semillas, permitiendo el acceso de los dispersores que difícilmente harían uso de los sitios recién abandonados carentes de cobertura vegetal.

Diversas características de esta especie hacen de ella un elemento clave para la restauración del bosque tropical caducifolio. Los sitios sucesionales dominados por especies de *Mimosa* y *Acacia*, al igual que otras especies dispersadas por el viento, son poco atractivos para los dispersores de semillas porque ofrecen pocos recursos para ellos (McDonnell y Stiles, 1983; Janzen, 1988a). El hecho de que *Cascabela ovata* produzca frutos grandes y atractivos para los animales, en combinación con su gran capacidad de establecerse y crecer en los sitios recién abandonados, indican que su introducción tiene el potencial de enriquecer a los sitios sucesionales al volverlos más atractivos para los dispersores de semillas y así acelerar el reclutamiento de las especies del bosque primario. La depredación de las semillas de especies de semillas grandes suele ser menor en los sitios derivados de la agricultura (Peterson y Carson, 2008), por lo que esta característica puede conferirle una ventaja adicional (además de simplificar su manejo y siembra).

### **4.3 Discusión general**

El efecto que tienen las especies pioneras sobre las especies del bosque primario que se establecen debajo de ellas es el resultado del balance entre las interacciones competitivas y facilitativas que ocurren simultáneamente (Callaway y Walker, 1997; Holmgren *et al.*, 1997; 2012) y cuyas intensidades varían a lo largo de la sucesión (Pickett, 1987; Walker y Chapin, 1987). El efecto facilitativo mejor documentado es el mejoramiento del balance hídrico y térmico de las plantas bajo la sombra de otras plantas como resultado de la atenuación de condiciones extremas y de la modificación de las propiedades del suelo. En

estos experimentos se encontró un efecto positivo o neutro de la presencia de las especies pioneras sobre la germinación de las especies del bosque primario, probablemente asociado a un mejoramiento del balance hídrico de las semillas durante este proceso. Sin embargo, cuando el mejoramiento del balance hídrico es contrarrestado por la competencia, las especies pioneras también pueden tener efectos negativos sobre las plántulas (Holmgren *et al.*, 2012). El efecto de las especies pioneras sobre la supervivencia de las plántulas de los árboles del bosque primario puede cambiar de facilitativo a inhibitorio en años diferentes (Berkowitz *et al.*, 1995).

En periodos excepcionalmente secos la capacidad de tolerar la sequía puede disminuir en la sombra, como resultado del aumento en la competencia por agua con los árboles establecidos (Valladares y Pearcy, 2002). El experimento de establecimiento de *Cascabela ovata* permitió demostrar que las especies pioneras pueden ejercer un efecto inhibitorio fuerte sobre la supervivencia y el crecimiento de las plántulas, impidiendo el reclutamiento de las especies del bosque maduro. Sin embargo, el efecto inhibitorio de las especies pioneras sobre el desempeño de las plántulas de las especies del bosque maduro no es homogéneo a lo largo de la sucesión. En conjunto, los resultados muestran que a pesar de que el patrón germinativo de muchas especies sea relativamente constante a lo largo de la sucesión, es posible que factores ecológicos que afectan el crecimiento y la supervivencia de las plántulas determinen la presencia o ausencia de las especies en los sitios sucesionales. El caso de *Cascabela ovata* sugiere además que otros filtros pueden operar incluso antes de la germinación, en particular la dispersión de semillas.

Durante el establecimiento las especies pioneras pueden influenciar de forma diferencial a las plántulas de diferentes especies con fisiologías contrastantes (Callaway y Walker, 1997). *Cascabela ovata* es una especie que tiende hacia el extremo perennifolio del espectro fenológico (Maldonado-Romo, 2014), con características de tolerancia a la sequía (Holbrook *et al.*, 1995; Eamus, 1999). La supervivencia alta y el crecimiento rápido de esta especie en los sitios recién abandonados probablemente están relacionados con el hecho de que las especies perennifolias naturalmente aprovechan los periodos que el dosel pasa sin hojas para fotosintetizar, como se ha reportado en especies perennifolias de bosques templados caducifolios (Walters y Reich, 1999; Miyazawa y Kikuzawa, 2004). Se puede

suponer que existe un patrón diferente en las especies caducifolias que poseen una estrategia de evitar la sequía. En su mayoría, estas especies acumulan agua en sus tallos y raíces y pasan largos periodos de tiempo sin hojas. Al ser incapaces de evitar el sobrecalentamiento mediante un enfriamiento transpirativo (por permanecer sin hojas), las plantas jóvenes de las especies caducifolias probablemente se ven beneficiadas por la atenuación de las temperaturas extremas ejercida por la sombra del dosel de las especies pioneras durante su periodo de latencia en la época seca, de forma similar a lo que se ha reportado para especies suculentas en ambientes más áridos (Franco y Nobel, 1988; 1989; Valiente-Banuet y Ezcurra, 1991). Por otra parte, dado que la fotosíntesis de las especies caducifolias está mayormente concentrada en la temporada de lluvias, el crecimiento de estas especies probablemente es pobre en los sitios recién abandonados.

Para entender el proceso sucesional no sólo es importante entender los mecanismos que dan lugar a la incorporación de nuevas especies a lo largo de la sucesión, sino cómo las diferentes especies acaparan y liberan espacio durante la sucesión (Pickett, 1987). En este sentido, la mortalidad y el establecimiento son procesos antagónicos cuyo balance determina la estructura y la composición de las comunidades sucesionales.

Lebrija-Trejos *et al.* (2008, 2010a, 2011) hacen énfasis en los cambios que ocurren en el ambiente de regeneración como un mecanismo para generar el recambio de especies asociado con la sucesión, mientras que le dan poca importancia a procesos de autoaclareo; de hecho, estos autores concluyen que el aumento continuo en el área basal, en conjunto con la sincronía entre el declive de la dominancia de las especies pioneras y el aumento en la dominancia de las especies del bosque maduro, implica que no hay una interrupción en el reclutamiento de las especies del bosque maduro. A pesar de ello, los resultados de este experimento coinciden con tres fases de la sucesión temprana que influyen en el establecimiento de las especies del bosque primario y propuestas en otros modelos poblacionales de la sucesión en los que las especies pioneras forman bosques monodominados que sufren procesos de autoaclareo (Peet y Christensen, 1980, 1987; Peet, 1992).

Durante la primera fase (fase de establecimiento) el ambiente es restrictivo para la germinación, pero es poco restrictivo para el establecimiento de plántulas, dado que la

competencia por recursos es limitada, de forma que las semillas que logran germinar tienen una probabilidad alta de establecerse (Peet y Christensen, 1980, 1987). Este periodo de establecimiento probablemente se mantiene durante los primeros años de la sucesión y es en esta etapa cuando se establecen las especies pioneras. Los resultados de este estudio mostraron que al menos un subconjunto de las especies del bosque primario es fisiológicamente capaz de establecerse desde el inicio de la sucesión y concuerda con la presencia de este grupo de especies desde etapas tempranas de la sucesión identificados por Lebrija-Trejos *et al.* (2008; 2010a).

En la siguiente fase (autoaclareo), la colonización de las especies pioneras da lugar a sitios sobrepoblados, muy restrictivos para el establecimiento de las plántulas (Peet y Christensen, 1980, 1987). Lebrija-Trejos *et al.* (2010a) encontraron que la reducción en el reclutamiento y el aumento en la mortalidad ocurren simultáneamente y que ambos procesos están relacionados con el desarrollo estructural de este grupo de especies. Al estar compuestas por pocas especies pioneras, en las que comúnmente domina una sola (*Mimosa acantholoba* o *Mimosa tenuiflora*), las comunidades sucesionales tempranas se comportan como una cohorte. Conforme las especies colonizadoras de los sitios se desarrollan, se da un proceso de autoaclareo, donde un número reducido de individuos que alcanzaron tallas mayores se apropian de una cantidad desproporcionada de recursos, provocando la muerte de los individuos suprimidos de las especies pioneras y la apropiación de los recursos que ocupaban los individuos sobrevivientes (Ver Apéndice II) (Peet y Christensen, 1980, 1987).

La siguiente fase (transición) comienza cuando los individuos de las especies pioneras han llegado a su madurez y los recursos que se apropian los individuos sobrevivientes es menor al que se libera por la muerte de los individuos suprimidos (Peet y Christensen, 1980, 1987). Durante esta fase disminuye la densidad de las comunidades sucesionales y se vuelven nuevamente permisivas para el establecimiento de nuevos individuos, lo que coincide con la relación negativa entre densidad y recambio de especies encontrada por Lebrija-Trejos *et al.* (2010a) (Ver Apéndice II). Durante esta segunda fase de establecimiento, la cantidad de luz que alcanza el ambiente de regeneración no aumenta hasta llegar a los niveles de los sitios recién abandonados (Lebrija-Trejos *et al.*, 2011), lo que tiene como resultado que el establecimiento de individuos de las especies pioneras esté

impedido (Lebrija-Trejos *et al.*, 2010a). Esto hace que el establecimiento durante esta fase esté restringido a las especies del bosque primario, capaces de sobrevivir y crecer en la sombra, y se ve reflejado en un aumento en el reclutamiento de este conjunto de especies a nivel de la comunidad alrededor de los 25 años de abandono (Lebrija-Trejos *et al.*, 2010a).

Dependiendo de la sincronía en la senescencia de las especies pioneras, puede tener lugar otro período de sobrepoblación y autoaclareo de un conjunto mixto especies del bosque maduro de la misma edad (Peet y Christensen, 1980, 1987). Lebrija Trejos *et al.* (2010a) encontraron un aumento en la mortalidad de especies del bosque maduro asociado al aumento en el área basal las mismas. Sin embargo, las diferencias en la longevidad y otras características de la historia de vida de estas especies tendrán como resultado una siguiente fase en la que la mortalidad sea asincrónica y heterogénea en el espacio (Peet y Christensen, 1980, 1987).

El grado en que las diferentes especies del bosque maduro son afectadas por la limitación y la liberación de recursos típicas de estas fases es un factor clave para determinar su capacidad de incorporarse a las comunidades sucesionales. Las plántulas de *Cascabela ovata* son relativamente grandes en comparación con la mayoría de las especies que participan en la sucesión y, especies con plántulas más pequeñas o con otras estrategias de uso de recursos puedan tener ventanas temporales de establecimiento diferentes. De hecho, es probable que la regeneración de muchas especies del bosque primario esté restringida a la fase de transición. Es probable que las especies largamente deciduas y las especies dispersadas por animales se regeneren pobremente durante la primera fase de establecimiento y, si su regeneración es impedida durante la fase de aclareo, su establecimiento probablemente esté restringido a la fase de transición.

El estudio experimental de los procesos tempranos del ciclo de vida de las especies del bosque primario es una forma prometedora de entender sus ventanas temporales de incorporación a las comunidades sucesionales. La realización de experimentos como éste con un mayor número de especies nos permitirá entender cómo se relacionan los atributos de las especies con su capacidad de incorporarse a las comunidades sucesionales. Por otra parte, al realizar estos experimentos en años con diferente precipitación será posible también evaluar cómo varían temporalmente las posibilidades de establecimiento de las

diferentes especies del bosque primario. En particular, sería interesante evaluar el desempeño de los individuos de *Cascabela ovata* establecidos al comienzo de la sucesión durante la fase de autoaclareo, cuando el dosel se cierra y la competencia por luz y agua probablemente se intensifica.

El entendimiento del establecimiento de las especies del bosque maduro como un proceso discontinuo en el tiempo tiene consecuencias para el manejo y la restauración de los bosques secundarios derivados del bosque tropical caducifolio. Los resultados de estos experimentos también tienen una utilidad en este contexto ya que nos permiten dirigir los esfuerzos de restauración a aquellos bosques secundarios donde la probabilidad de establecimiento de las especies del bosque primario es mayor y en consecuencia el enriquecimiento de los sitios sucesionales pueda ser más exitoso.

#### **4.4 Conclusiones**

A partir del presente estudio se extrajeron las siguientes conclusiones principales. En primer lugar, se hizo evidente que la similitud funcional de las especies no está asociada a patrones germinativos similares en las especies del bosque primario. Además, el desempeño de las especies del bosque primario difiere entre sitios con diferente grado de desarrollo sucesional. Por otra parte, se concluyó que el balance entre el efecto facilitativo durante la germinación y el efecto competitivo durante el crecimiento y la supervivencia de las plántulas que ejercen las especies pioneras determina el éxito de establecimiento de las especies del bosque primario en los sitios con diferente grado de desarrollo sucesional. Finalmente, se concluyó que la incorporación de *Cascabela ovata* a las comunidades sucesionales no ocurre de forma homogénea sino que está limitada a periodos definidos de este proceso, y que se relaciona con los cambios en la estructura de la comunidad que ocurren a lo largo de la sucesión.

## Literatura citada

Ackerly, D.D. y Bazzaz, F.A. 1995. Leaf dynamics, self-shading and carbon gain in seedlings of a tropical pioneer tree. *Oecologia* 101:289-298.

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.

Aweto, A.O. 2013. *Shifting cultivation and secondary succession in the tropics*. Cabi, Boston.

Baraloto C., Paine, C.E.T., Poorter, L., Beauchene, J., Bonal, D., Domenach, A., Hérault, B., Patiño, S., Roggy, J. y Chave, J. 2010. Decoupled leaf and stem economics in rain forest trees. *Ecology Letters* 13: 1338-1347.

Baskin, C.C y Baskin, J.M. 2014 *Seeds: ecology, biogeography, and evolution of dormancy and germination*. Elsevier, San Diego.

Baskin, J.M., Baskin, C.C. y Xiaojie, L. 2000. Taxonomy, anatomy and evolution of physical dormancy in seeds. *Plant Species Biology* 15: 139-152.

Bebawi, F.F., Campbell, S.D. y Mayer, R.J. 2014. Effects of light conditions and plant density on growth and reproductive biology of *Cascabela thevetia* (L.) Lippold. *The Rangeland Journal*. 36: 459-467.

Berkowitz, A.R., Canham, C.D. y Kelly, V.R. 1995. Competition vs. facilitation of tree seedling growth and survival in early successional communities. *Ecology* 76: 1156-1168.

Böhnke, M., Kreissig, N., Kröber, W., Fang, T. y Bruelheide, H. 2012. Wood trait-environment relationships in a secondary forest succession in South-East China. *Trees* 26: 641-651.

Bolker, B.M. y Pacala, S.W. 1999. Spatial moment equations for plant competition: understanding spatial strategies and the advantages of short dispersal. *The American Naturalist* 153: 575-602.

Bonfil, C. 1998. The effects of seed size, cotyledon reserves, and herbivory on seedling survival and growth in *Quercus rugosa* and *Q. laurina* (Fagaceae). *American Journal of Botany*. 85: 79-87.

Bréda, N., Garnier, A. y Aussenac, G. 1995. Effects of thinning on soil and tree water relations, transpiration and growth in an oak forest (*Quercus petraea* (Matt.) Liebl.). *Tree Physiology* 15: 295-306.

- Brienen, R.J., Lebrija-Trejos, E., van Breugel, M., Pérez-García, E., Bongers, F., Meave, J.A. y Martínez-Ramos, M. 2009. The potential of tree rings for the study of succession in southern Mexico. *Biotropica* 41: 186-195.
- Callaway, R.M. y Walker, L.R. 1997. Competition and facilitation: a synthetic approach to interactions in plant communities. *Ecology* 78: 1958-1965
- Ceccon, E., Huante, P. y Rincón E. 2006. Abiotic factors influencing tropical dry forests regeneration. *Brazilian Archives of Biology and Technology* 49: 305-312.
- Chave, J., Coomes, D., Jansen, S., Lewis, S. L., Swenson, N. G. y Zanne, A. E. 2009. Towards a worldwide wood economics spectrum. *Ecology Letters* 12: 351-366.
- Chazdon, R.L. Chance and determinism in tropical forest succession. 2008. En: Carson, W. P., Schnitzer, S. A (eds). *Tropical forest community ecology*. Pp. 384-409, Wiley-Blackwell, Chichester.
- Chesson, P.L. 2000. Mechanisms of maintenance of species diversity. *Annual Review of Ecology and Systematics* 31: 343-366.
- Christensen, N. L. y Peet, R. K. 1981. Secondary forest succession on the North Carolina Piedmont. En: West, D. C., Shugart, H.H. y Botkin, D.B. (eds.). *Forest succession: concepts and application*. Pp. 230-244, Springer-Verlag, Nueva York.
- Clements, F. 1928. *Plant succession and indicators. A definite edition of plant succession and indicators*. The H W Wilson Company, Nueva York. Pp. 63-93
- Connell, J.H. y Slatyer, R.O. 1977. Mechanisms of succession in natural communities and their role in community stability and organization. *The American Naturalist* 111: 1119-1144.
- Coomes, D.A. y Grubb, P.J. Colonization, tolerance, competition and seed-size variation within functional groups. *Trends in Ecology and Evolution* 18: 283-291.
- Dalling, J.W., Hubbell, S.P. y Silvera, K. 1998. Seed dispersal, seedling establishment and gap partitioning among tropical pioneer trees. *Journal of Ecology*. 86: 647-689.
- Díaz, S. y Cabido, M. 2001. Vive la différence: plant functional diversity matters to ecosystem processes. *Trends in Ecology & Evolution* 16: 646-655

Díaz, S., Cabido, M. y Casanoves, F. 2004a. Functional implications of trait-environment linkages in plant communities. En: Weiher, E. y Keddy, P. (eds.) *Ecological Assembly Rules*. Pp. 338-362, Cambridge University Press, Cambridge.

Díaz, S., Hodgson, J.G., Thompson, K., Cabido, M., Cornelissen, J.H.C., Jalili, A., Montserrat-Martí, G., Grime, J.P., Zarrinkamar, F., Asri, Y., Band, S.R., Basconcelo, S., Castro-Díez, P., Funes, G., Hamzehee, B., Khoshnevi, M., Pérez-Harguindeguy, N., Pérez-Rontomé, M.C., Shirvany, F.A., Vendramini, F., Yazdani, S., Abbas-Azimi, R., Bogaard, A., Boustani, S., Charles, M., Dehghan, M., de Torres-Espuny, L., Falczuk, V., Guerrero-Campo, J., Hynd, A., Jones, G., Kowsary, E., Kazemi-Saeed, F., Maestro-Martínez, M., Romo-Díez, A., Shaw, S., Siavash, B., Villar-Salvador, P. y Zak, M.R. 2004b. The plant traits that drive ecosystems: evidence from three continents. *Journal of Vegetation Science* 15: 295-304.

Drury, W. H. y Nisbet, I. C. T. 1973. Succession. *Journal of the Arnold Arboretum*. 54: 331-368.

Dübbern de Souza, F.H. y Marcos-Filho, J. 2001. The seed coat as a modulator of seed-environment relationships in Fabaceae. *Brazilian Journal of Botany* 24: 365-375.

Eamus, D. 1999. Ecophysiological traits of deciduous and evergreen woody species in seasonally dry tropics. *Trends in Ecology and Evolution* 14: 11-16.

Egler, F.E. 1954. Vegetation science concepts. I. Initial floristic composition, a factor in old-field vegetation development. *Vegetatio* 4: 412-417.

Engelbrecht, B.M.J., Dalling, J.W., Pearson, T.R.H., Wolf, R L., Gálvez, D.A., Koehler, T., Tyree, M.T. y Kursar, T.A. 2006. Short dry spells in the wet season increase mortality of tropical pioneer seedlings. *Oecologia*

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.

Ewel, J.J. 1977. Differences between wet and dry successional tropical ecosystems. *Geo-Eco-Trop* 2: 103-117

Ewel, J.J. 1980. Tropical succession: manifold routes to maturity. *Biotropica* 12: 2-7.

- Fike, J. y Niering, W.A. 1999. Four decades of old field vegetation development and the role of *Celastrus orbiculatus* in the northeastern United States. *Journal of Vegetation Science* 10: 483-492.
- Finegan, B. 1984. Forest succession. *Nature* 312: 109-114.
- Finegan, B. 1996. Pattern and process in neotropical secondary rain forests: the first 100 years of succession. *Trends in Ecology and Evolution* 11: 119-124.
- Foster, S. y Janson, C.H. 1985. The relationship between seed size and establishment condition in tropical woody plants. *Ecology* 66: 773-780.
- Franco, A.C. y Nobel, P.S. 1988. Interactions between seedlings of *Agave deserti* and the nurse plant *Hilaria rigida*. *Ecology* 69: 1731-1740.
- Franco, A.C. y Nobel, P.S. 1989. Effect of nurse plants on the microhabitat and growth of cacti. *Journal of Ecology* 77: 870-886.
- Gallardo-Cruz, J.A., Meave, J.A., Pérez-García, E.A. y Hernandez-Stefanoni, J.L. 2010. Spatial structure of plant communities in a complex tropical landscape: implications for  $\beta$ -diversity. *Community Ecology* 11: 202-210.
- Gerhardt, K. 1996. Effects of root competition and canopy openness on survival and growth of tree seedlings in a tropical seasonal dry forest. *Forest Ecology and Management* 82: 33-48.
- Gleason, H.A. 1926. The individualistic concept of the plant association. *Bulletin of the Torrey Botanical Club* 53: 7-26.
- Grime, J.P. 1977. Evidence for the existence of three primary strategies in plants and its relevance to ecological and evolutionary theory. *American Naturalist* 111: 1169-1194.
- Grubb, P.J. 1977. The maintenance of species-richness in plant communities: the importance of the regeneration niche. *Biological Review* 52: 107-145.
- Grubb, P.J. 1996. Rainforest dynamics: the need for new paradigms. En: *Tropical rainforest research-current issues*. Springer Netherlands.
- Grubb, P.J. 1998. A reassessment of the strategies of plants which cope with shortages of resources. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics* 1: 3-31.

- Grubb, P.J. y Metcalfe, D.J. 1996. Adaptation and inertia in the Australian tropical lowland rain-forest flora: Contradictory trends in intergeneric and intrageneric comparisons of seed size in relation to light demand. *Functional Ecology*. 10: 512-520.
- Harms, K.E. y Dalling, J.W. 1997. Damage and herbivory tolerance through resprouting as an advantage of large seed size in tropical trees and lianas. *Journal of Tropical Ecology* 13: 617-621.
- Hewitt, N. 1998. Seed size and shade-tolerance: a comparative analysis of North American temperate trees. *Oecologia* 114: 432-440.
- Holbrook, N.M., Whitbeck, 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.243-276, Cambridge University Press, Nueva York.
- Holmgren, M., Scheffer, M. y Huston, M.A. 1997. The interplay of facilitation and competition in plant communities. *Ecology* 78: 1966-1975.
- Holmgren, M. y Scheffer, M. 2001. El Niño as a window of opportunity for the restoration of degraded arid ecosystems. *Ecosystems* 4: 151-159.
- Holmgren, M., Sheffer, M., Ezcurra, E., Gutiérrez, J.R. y Mohren, G.M J. 2001. El Niño effects on the dynamics of terrestrial ecosystems. *Trends in Ecology & Evolution* 16: 89-94.
- Holmgren, M., Gómez-Aparicio, L., Quero, J.L. y Valladares, F. 2012. Non-linear effects of drought under shade: reconciling physiological and ecological models in plant communities. *Oecologia* 169: 293-305.
- Horn, H.S. 1974. The ecology of secondary succession. *Annual Review of Ecology and Systematics* 5: 25-37.
- Huante, P. y Rincón, E. 1998. Responses to light changes in tropical deciduous woody seedlings with contrasting growth rates. *Oecologia* 113: 53-66.
- Hughes, L., Dunlop, M., French, K., Leishman, M.R., Rice, B., Rodgerson, L. y Westoby, M. 1994. Predicting dispersal spectra: a minimal set of hypothesis based on plant attributes. *Journal of Ecology* 82: 933-950.
- Huston, M. y Smith, T. 1987. Plant succession: life history and competition. *The American Naturalist* 130: 168-198.

- Janzen, D.H. 1988a. Management of habitat fragments in a tropical dry forest: growth. *Annals of the Missouri Botanical Garden* 75: 105-116.
- Janzen, D.H. 1988b. Tropical dry forests: the most endangered major tropical ecosystem. En: Wilson, E.O. y Peter, F.M. (Eds.). *Biodiversity*. Pp. 130-137, National Academy Press, Washington.
- Kelly, C. K. 1995. Seed size in tropical trees: A comparative study of factors affecting seed size in Peruvian angiosperms. *Oecologia* 102: 377-388.
- Kelly, C.K. y Bowler. M.G. 2002. Coexistence and relative abundance in forest trees. *Nature* 417: 437-440.
- Kelly, C. K. y Purvis, A. 1993. Seed size and establishment conditions in tropical trees: On the use of taxonomic relatedness in determining ecological patterns. *Oecologia* 94: 356-360.
- Kennard, D.K. 2002. Secondary forest succession in a tropical dry forest: patterns of development across a 50-year chronosequence in lowland Bolivia. *Journal of Tropical Ecology* 18: 53-66.
- Kennard, D.K., Gould, K., Putz, F.E., Fredericksen, T.S. y Morales, F. 2002. Effect of disturbance intensity on regeneration mechanisms in a tropical dry forest. *Forest Ecology and Management*. 162: 197-208.
- Kitajima, K. 2007. Seed and seedling ecology. En: Pugnaire, F. y Valladares, F. (eds.) *Functional Plant Ecology*. 2a ed. Pp. 549-579, CRC Press, Nueva York.
- Kitajima, K. y Poorter, L. 2008. Functional basis for resource niche partitioning by tropical trees. En: Carson, W. P., Schnitzer, S. A (eds). *Tropical forest community ecology*. Pp. 160-181, Wiley-Blackwell, Chichester.
- Kobe, R.K. 1999. Light gradient partitioning among tropical tree species through differential seedling mortality and growth. *Ecology* 80: 187-201.
- 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, y Universidad Nacional Autónoma de México, México, D.F.

- 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., Meave, J.A., Poorter, L., Perez-García, E.A. y Bongers, F. 2010a. Pathways, mechanisms and predictability of vegetation change during 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 in a 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 Mexico. *Journal of Tropical Ecology* 27: 477-489.
- Leck, M.A. y Outred, H.A. 2008. Seedling natural history. En: Leck, M. A., Parker, V. T. y Simpson, R. L. (eds.). *Seedling Ecology and Evolution*. Pp. 18-41, Cambridge University Press, Cambridge.
- Leck, M.A., Simpson, R.L. y Parker, V.T. Why seedlings? 2008. En: En: Leck, M. A., Parker, V. T. y Simpson, R. L. (eds.). *Seedling Ecology and Evolution*. Pp. 3-13, Cambridge University Press, Cambridge.
- Leishman, M. 2001. Does the seed size/number trade-off model determine plant community structure? An assessment of the model mechanisms and their generality. *Oikos* 93: 294-302.
- Leishman, M.R., Wright, I.J., Moles, A.T. y Westoby, M. 2000. The evolutionary ecology of seed size. En: Fenner, M. (ed). *Seeds: the ecology of regeneration in plant communities*. 2a ed. Pp. 31-58. CABI Publishing, Nueva York.
- Lévesque, M., McLaren, K.P. y McDonald, M.A. 2011. Recovery and dynamics of a primary tropical dry forest in Jamaica, 10 years after human disturbance. *Forest Ecology and Management* 262: 817-826.
- Lieberman, D. y Li, M. 1992. Seedling recruitment patterns in a tropical dry forest in Ghana. *Journal of Vegetation Science* 3: 375-382.

Lohbeck, M.W.M., Poorter, L., Paz, H., van Breugel, M., Martínez-Ramos, M. y Bongers, F. 2012. Functional diversity changes during tropical forest succession. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics* 14: 89-96.

López-Olmedo, L.I., Meave, J.A. y Pérez-García, E.A. 2007. Floristic and structural contrasts between natural savannas and anthropogenic pastures in a tropical dry landscape. *The Rangeland Journal* 29: 181-190.

López-Olmedo, L.I., Pérez-García, E.A. y Meave, J.A. 2006. Estructura y composición florística de las sabanas de la región de Nizanda, Istmo de Tehuantepec (Oaxaca), México. *Acta Botanica Mexicana* 77: 41-67.

MacArthur, R.H. y Levins, R. 1967. The limiting similarity, convergence, and divergence of coexisting species. *The American Naturalist* 101: 377-385.

Maldonado-Romo, A. 2014. Fenología foliar y reproductiva de la comunidad arbórea del bosque tropical caducifolio en Nizanda, Oaxaca, México. Tesis de Licenciatura (Biología). Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México, México, D.F.

Markesteyn, L. y Poorter, L. 2009. Seedling root morphology and biomass allocation of 62 tropical tree species in relation to drought- and shade-tolerance. *Journal of Ecology* 97: 311-325.

Markesteyn, L., Poorter, L., Paz, H., Sack, L. y Bongers, F. 2011. Ecological differentiation in xylem cavitation resistance is associated with stem and leaf structural traits. *Plant, Cell and Environment* 34: 137-148.

Marks, C.O. y Lechowicz, M.J. 2006. Alternative designs and the evolution of functional diversity. *American Naturalist* 167: 55-66.

Maza-Villalobos, S., Balvanera, P. y Martínez-Ramos, M. 2011a. Early regeneration of tropical dry forest from abandoned pastures: contrasting chronosequence and dynamic approaches. *Biotropica* 43: 666-675

Maza-Villalobos, S., Lemus-Herrera, C. y Martínez-Ramos, M. 2011b. Successional trends in soil seed banks of abandoned pastures of a neotropical dry region. *Journal of Tropical Ecology* 27: 35-49.

Metcalf, D.J. y Grubb, P.J. 1997. The responses to shade of seedlings of very small-seeded tree and shrub species from tropical rain forest in Singapore. *Functional Ecology*. 11: 215-221.

- McCook, L.J. 1994. Understanding ecological community succession: causal models and theories, a review. *Vegetatio* 110: 115-147.
- McDonnell, M.J. y Stiles, E.W. 1983. The structural complexity of old-field vegetation and the recruitment of bird-dispersed plant species. *Oecologia* 56: 109-116.
- McGill, B., Enquist, B.J., Weiher, E. y Westoby, M. 2006. Rebuilding community ecology from functional traits. *Trends in Ecology and Evolution* 21: 178-185.
- McLaren, K.P. McDonald, M.A. 2003a. Seedling dynamics after different intensities of human disturbance in a tropical dry limestone forest in Jamaica. *Journal of Tropical Ecology* 19: 567-578.
- McLaren, K.P. y McDonald, M.A. 2003b. The effects of moisture and shade on seed germination and seedling survival in a tropical dry forest in Jamaica. *Forest Ecology and Management* 183: 61-75.
- McLaren, K.P., Lévesque, M., Sharma, C., Wilson, B., McDonald, M.A. 2011. From seedlings to trees: using ontogenetic models of growth and survivorship to assess long-term (> 100 years) dynamics of a neotropical dry forest. *Forest Ecology and Management* 262: 916-930.
- Meave, J.A., Flores-Rodríguez, C., Pérez-García, E.A. y Romero-Romero, M.A. 2012a. Edaphic and seasonal heterogeneity of seed banks in agricultural fields of a tropical dry forest region in southern Mexico. *Botanical Sciences* 90: 313-329.
- Meave, J.A., Romero-Romero, M.A., Salas-Morales, S.H., Pérez-García, E.A. y Gallardo-Cruz, J.A. 2012b. Diversidad, amenazas y oportunidades para la conservación del bosque tropical caducifolio en el estado de Oaxaca, México. *Ecosistemas* 21: 85-100.
- Medina, E. 1998. Seedling establishment and endurance in tropical forests: ecophysiology of stress during early stages of growth. *Oecologia Brasilensis* IV: 23-43.
- Mena-Gallardo, A. 2009. Variación del banco de semillas a lo largo de la sucesión secundaria en un bosque tropical caducifolio del sur de México. Tesis de Licenciatura (Biología). Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México, México, D.F.
- Méndez-Alonzo, R., Paz, H., Cruz-Zuluaga, R., Rosell, J.A. y Olsen, M.E. 2012. Coordinated evolution of leaf and stem economics in tropical dry forest trees. *Ecology* 93: 2397-2406.

- Miles, L., Newton, A.C., DeFries, R.S., Ravilious, C., May, I., Blyth, S., Kapos, V. y Gordon, J.E. 2006. A global overview of the conservation status of tropical dry forests. *Journal of Biogeography* 33: 491-505.
- Miyazawa, Y. y Kikuzawa, K. 2004. Winter photosynthesis by saplings of evergreen broad-leaved trees in a deciduous temperate forest. *New Phytologist* 165: 857-866.
- Murphy P.G. y Lugo, A.E. 1986. Ecology of tropical dry forest. *Annual Review of Ecology and Systematics* 17: 67-88.
- Myers, J.A. y Kitajima, K. 2007. Carbohydrate storage enhances seedling shade and stress tolerance in a neotropical forest. *Journal of Ecology* 95: 383-395.
- Niering, W.A. y Egler, F.E. 1955. A shrub community of *Viburnum lentago*, stable for twenty-five years. *Ecology* 36: 356-360
- Niering, W.A., Dreyer, G.D., Egler, F.E. y Anderson, J.P. 1986. Stability of *Viburnum lentago* shrub community after 30 years. *Bulletin of the Torrey Botanical Club* 113: 23-27.
- Noble, I.R. y Slatyer, R.O. 1980. The use of vital attributes to predict successional changes in plant communities subject to recurrent disturbances. *Vegetatio* 43: 5-21.
- Olson, M.E. y Rosell, J.A. 2013. Vessel diameter-stem diameter scaling across woody angiosperms and the ecological causes of xylem vessel diameter variation. *New Phytologist* 197:1204-1213
- Olson, M.E., Tommaso, A., Rosell, J.A., Petit, G., Crivellaro, A., Isnard, S., León-Gómez, C., Alvarado-Cárdenas, L.O. y Castorena, M. 2014. Universal hydraulics of the flowering plants: vessel diameter scales with stem-length across angiosperm lineages, habits and climates. *Ecology Letters* 17: 988-997.
- Parker, V.T., Simpson, R.L. y Leck, M.A. 2008. The seedling in an ecological and evolutionary context. En: Leck, M.A., Parker, V.T. y Simpson, R.L. (eds.). *Seedling Ecology and Evolution*. Pp. 374-389, Cambridge University Press, Cambridge.
- Paz, H., Mazer, S.J. y Martinez-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.

- Pearson, T.R.H., Burslem, D.F.R.P., Mullins, C.E. y Dalling, J. W. 2002. Germination ecology of neotropical pioneers: Interacting effects of environmental conditions and seed size. *Ecology* 83: 2798-2807.
- Peet, R.K. Community structure and ecosystem function. En: Glen-Lewin, D.C., Peet, R.K. y Veblen, T. 1992. *Plant succession: theory and prediction*. Pp. 103-151, Chapman & Hall, Londres.
- Peet, R.K. y Christensen, N.L. 1980. Succession: a population process. *Vegetatio* 43: 131-140.
- Peet, R.K. y Christensen, N.L. 1987. Competition and tree death. *Bioscience* 37: 586-595.
- 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. y Meave, J.A. 2006. Coexistence and divergence of tropical dry forests and savannas in southern Mexico. *Journal of Biogeography* 33:438-447.
- 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., Meave, J.A., Villaseñor, J.L., Gallardo-Cruz, J.A. y Lebrija-Trejos, E.E. 2010. Vegetation heterogeneity and life-strategy diversity in the flora of the heterogeneous landscape of Nizanda, Oaxaca, Mexico. *Folia Geobotanica* 45: 143-161.
- Peterson, C.J. y Carson, W.P. 2008. Processes constraining woody species succession on abandoned pastures in the tropics: on the relevance of temperate models of succession. En: Carson, W.P. y Schnitzer, S.A. (eds). 2008. *Tropical forest community ecology*. Pp. 367-383, Wiley-Blackwell, Chichester.
- Pickett, S.T.A., Collins, S.L., Armesto, J.J. 1987. Models, mechanisms, and pathways of succession. *The Botanical Review* 53: 335-371.
- Pickett, S.T.A. 1976. Succession: an evolutionary interpretation. *The American Naturalist* 110: 107-119.
- Pineda-García, F., Paz, H. y Tinoco-Ojanguren, C. 2011. Morphological and physiological differentiation of seedlings between dry and wet habitats in a tropical dry forest. *Plant, Cell and Environment* 34: 1536-1547.

Poorter, L. 2007. Are species adapted to their regeneration niche, adult niche, or both? *The American Naturalist* 169: 433-441.

Poorter, L. y Kitajima, K. 2007. Carbohydrate storage and light requirements of tropical moist and dry forest tree species. *Ecology* 88: 1000-1011.

Poorter, L. y Maresteijn, L. 2008. Seedling traits determine drought tolerance of tropical tree species. *Biotropica* 40: 321-331.

Poorter, L. y Werger, M.J.A. 1999. Light environment, sapling architecture and leaf display in six rain forest tree species. *American Journal of Botany* 86: 1464-1473.

Pringle, E.G., Adams, R.I., Broadbent, E., Busby, P.E., Donatti, C.I., Kurten, E.L., Renton, K. y Dirzo, R. 2011. Distinct leaf-trait syndromes of evergreen and deciduous trees in seasonally dry tropical forest. *Biotropica* 43: 299-308.

Quesada, M., Sanchez-Azofeifa, G.A., Alvarez-Añorve, M., Stoner, K.E., Avila-Cabadilla, L., Calvo-Alvarado, J., Castillo, A., Espírito-Santo, M.M., Fagundes, M., Fernandes, G.W., Gamon, J., Lopezaiza-Mikel, M., Lawrence, D., Cedeira-Morellato, L.P., Powers, J.S., Neves, F. de 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.

Ray, G.J. y Brown, B.J. 1994. Seed ecology of woody Caribbean dry forest. *Restoration Ecology* 31: 156-163.

Rees, M. 2001. Long-term studies of vegetation dynamics. *Science* 293: 650-655

Reich, P.B., Wright, I.J., Cavender-Bares, J., Craine, J.M., Oleksyn, J., Westoby, M. y Walters, M. B. 2003. The evolution of plant functional variation: traits, spectra, and strategies. *International Journal of Plant Sciences* 164: S143-S164.

Rico-Gray, V. y García-Franco, J. G. 1992. Vegetation and soil seed bank of successional stages in tropical lowland deciduous forest. *Journal of Vegetation Science* 3: 617-624.

Romero-Duque, L.P., Jaramillo, V.J. y Pérez-Jiménez, A. 2009. 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, E.I. 2011. Sucesión secundaria en un bosque tropical caducifolio: evaluación al quinto año de establecimiento de una cronosecuencia. Tesis de Licenciatura (Biología). Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México, México, D.F.
- Rosenfeld, J.S. 2002. Functional redundancy in ecology and conservation. *Oikos* 98: 156-162.
- Roth, L.C. 1999. Anthropogenic change in subtropical dry forest during a century of settlement in Jaiquí Picado, Santiago province, Dominican Republic. *Journal of Biogeography* 26: 739-759.
- Saldaña-Acosta, A., Meave, J.A., Paz, H., Sánchez-Velásquez, L.R., Villaseñor, J.L. y Martínez-Ramos, M. 2008. Variation of functional traits in trees from a biogeographically complex Mexican cloud forest. *Acta Oecologica* 34: 111-121.
- Sánchez-Azofeifa, G.A., Quesada, M., Rodríguez, J.P., Nassar, J.M., Stoner, K.E., Castillo, A., Garvin, T., Zent, E.L., Calvo-Alvarado, J.C., Kalacska, M.E.R., Fajardo, L., Gamon, J.A. y Cuevas-Reyes, P. 2005. Research priorities for Neotropical dry forests. *Biotropica* 37: 477-485
- Shupp, E.W. 1995. Seed-seedling conflicts, habitat choice, and patterns of plant recruitment. *American Journal of Botany* 82: 399-409.
- Smit, G.N. y Rethman. 2000. The influence of tree thinning on the soil water in a semi-arid savanna of southern Africa. *Journal of Arid Environments* 44: 41-59.
- Smit, G.N. 2004. An approach to tree thinning to structure southern African savannas for long-term restoration from bush encroachment. *Journal of Environmental Management* 71: 179-191.
- Smit, G.N. 2005. Tree thinning as an option to increase herbaceous yield of an encroached semi-arid savanna in South Africa. *BMC Ecology* 5: 4.
- Sterck, F., Markesteijn, L., Schieving, F. y Poorter, L. 2011. Functional traits determine trade-offs and niches in a tropical forest community. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 108: 20627-20632.
- Taiz, L. y Zeiger, E. 2002. *Plant Physiology*. 3era ed., Sinauer Associates, Sutherland.
- Tetekay, D. 1997. Seedling populations and regeneration of woody species in dry Afromontane forests of Ethiopia. *Forest Ecology and Management* 98: 149-165.
- Tilman D. 1990. Constraints and tradeoffs: toward a predictive theory of competition and succession. *Oikos* 58: 3-15.

- Valiente-Banuet, A. y Ezcurra, E. 1991. Shade as a cause of the association between the cactus *Neobuxbaumia tetetzo* and the nurse plant *Mimosa luisana* in the Tehuacan Valley, Mexico. *Journal of Ecology* 79: 961-971.
- Valladares, F. y Niinemets, Ü. 2008. Shade tolerance, a key plant feature of complex nature and consequences. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* 39: 237-257.
- Valladares, F. y Pearcy, R.W. 2002. Drought can be more critical in the shade than in the sun: a field study of carbon gain and photo-inhibition in a Californian shrub during a dry El Niño year. *Plant, Cell and Environment* 25: 749-759.
- Van den Elzen, E. 2010. Functional ecology of dry forest secondary succession. Tesis de Maestría. Universidad de Wageningen, Wageningen.
- Vieira, D.L. y Scariot, A. 2006. Principles of natural regeneration of tropical dry forests for restoration. *Restoration Ecology* 14: 11-20.
- Violle, C., Navas, M., Vile, D., Kazakou, E., Fortunel, C., Hummel, I. y Garnier, E. 2007. Let the concept of trait be functional! *Oikos* 116: 882-892.
- Walker, L.R. y Chapin, F.S. 1987. Interactions among processes controlling successional change. *Oikos* 50: 131-135.
- Walters, M.B. y Reich, P.B. 1999. Low-light carbon balance and shade tolerance in the seedlings of woody plants: do winter deciduous and broad-leaved evergreen species differ? *New Phytologist* 143: 143-154.
- Warner, R.R. y Chesson, P.L. 1985. Coexistence mediated by recruitment fluctuations: a field guide to the storage effect. *The American Naturalist* 125: 769-787.
- Westoby, M. 1998. A leaf-height-seed (LHS) plant ecology strategy scheme. *Plant and Soil* 199: 213-227.
- Westoby, M., Falster, D.S., Moles, A.T., Vesk, P.A. y Wright I.J. 2002. Plant ecological strategies: some leading dimensions of variation between species. *Annual Review of Ecology and Systematics* 33: 125-159.

Westoby, M., Leishman, M., Lord, J. Poorter, H. y Schoen, D.J. 1996. Comparative ecology of seed size and dispersal [and discussion]. *Philosophical Transactions: Biological Sciences* 351: 1309-1318.

Westoby, M., Warton, D. y Reich, P.B. 2000. The time value of leaf area. *The American Naturalist* 155: 649-656.

Whitfield, J.S., Lasky, J.R., Damas, K., Sosanika, G., Molem, K. y Montgomery, R.A. 2014. Species richness, forest structure, and functional diversity during succession in the New Guinea lowlands. *Biotropica* 5: 538-548.

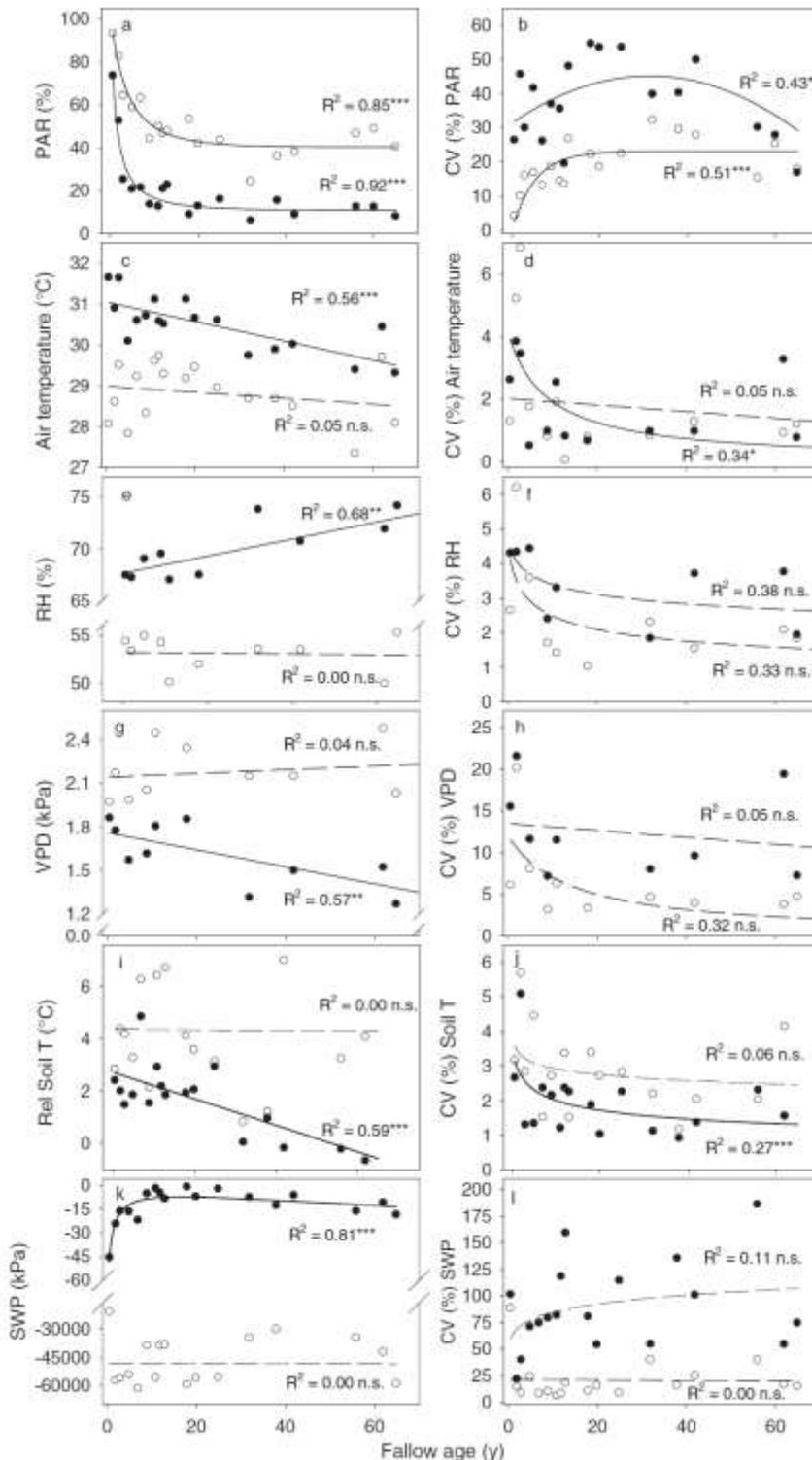
Wright, I.J., Reich, P.B., Westoby, M., Ackerly, D.D., Baruch, Z., Bongers, F., Cavender-Bares, J., Chapin, T., Cornelissen, J.H.C., Diemer, M., Flexas, J., Garnier, E., Groom, P.K., Gulias, J., Hikosaka, K., Lamont, B.B., Lee, T., Lee, W., Lusk, C., Midgley, J.J., Navas, M., Niinemets, Ü., Oleksyn, 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.

Zou, C.B., Breshears, D.D., Newman, B.D., Wilcox, B.P., Gard, M.O. y Rich, P.M. 2008. Soil water dynamics under low-versus high-ponderosa pine tree density: ecohydrological functioning and restoration implications. *Ecohydrology* 1: 309-315.

## Apéndice I. Cambios ambientales en el ambiente de regeneración (sotobosque) durante la sucesión

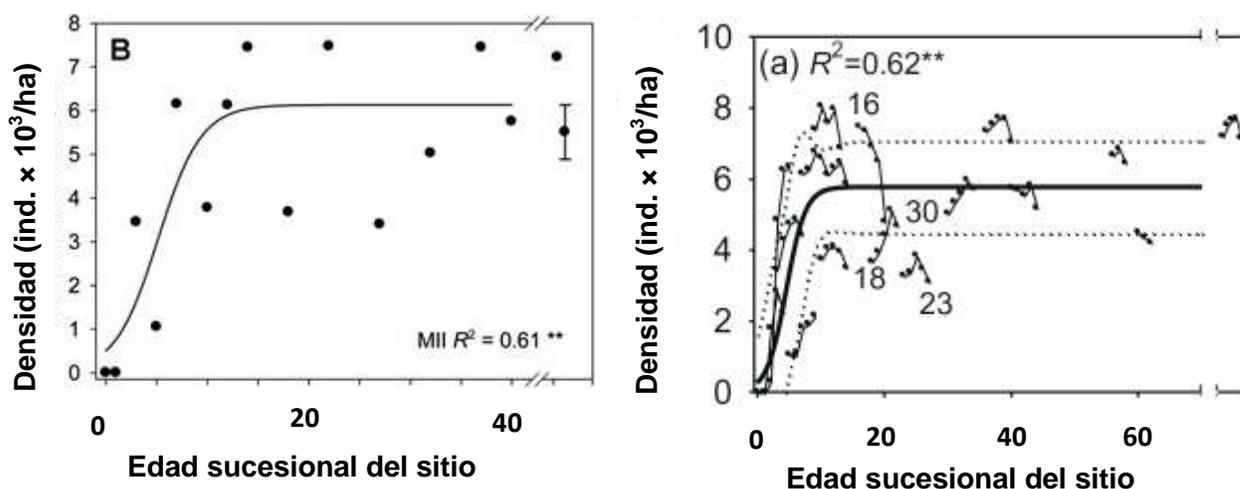
En esta sección se anexa la Figura 1 del artículo de Lebrija-Trejos *et al.* 2011 con el fin de facilitar al lector el acceso a la información que contiene. Se muestran los cambios que ocurren en las variables abióticas del ambiente de regeneración a lo largo de la sucesión.



**Figura 1.** Variación sucesional en las condiciones del sotobosque de 17 sitios sucesionales de bosque tropical caducifolio y un sitio de bosque maduro. Del lado izquierdo se muestran las tendencias de cambio en las condiciones promedio y del lado derecho los coeficientes de variación de las mismas. Se muestra la radiación fotosintéticamente activa (PAR; a y b), la temperatura del aire (c, d), la humedad relativa (RH; e, f), el déficit de presión de vapor (VPD; g, h) la temperatura relativa del suelo (i, j), el potencial hídrico del suelo (k, l) (Tomado de Lebrija-Trejos *et al.* 2011).

Apéndice II. Una reinterpretación del patrón de cambio de la densidad durante la sucesión y su relación con el reclutamiento de las especies del bosque primario.

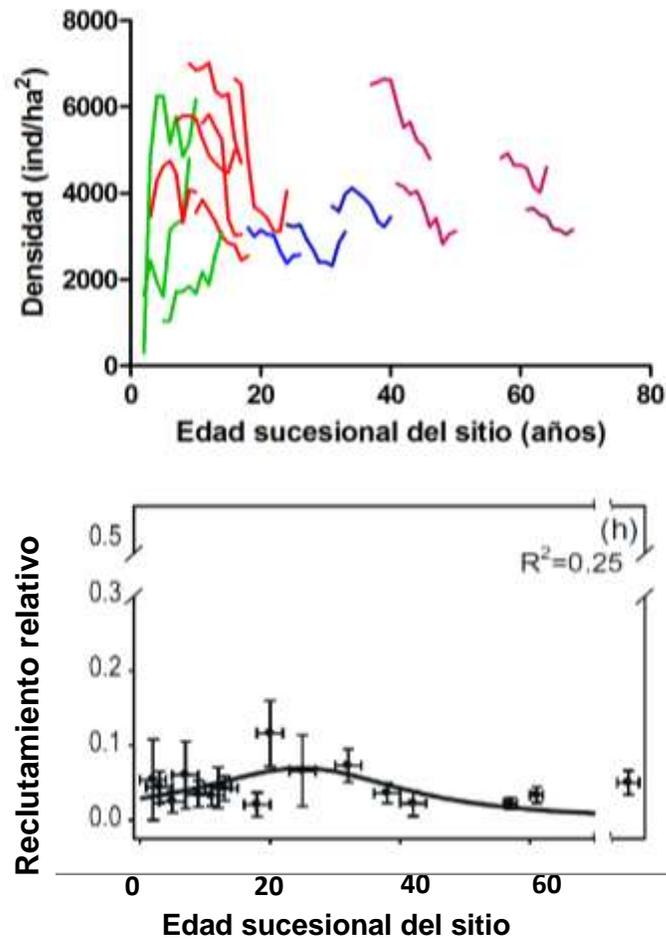
En el primer muestreo de los sitios sucesionales no se observó una reducción marcada en su densidad (Figura 1a), lo que llevó a Lebrija-Trejos *et al.* (2008) a proponer que no ocurre una reducción marcada en la densidad y que ésta permanece relativamente constante después de 15 años de abandono. Sin embargo, el muestreo continuo y cuidadoso de los sitios sucesionales por Romero-Pérez (2011) nos permiten proponer aquí una reinterpretación del cambio en la densidad de durante la sucesión (Figura 2a). Lejos de permanecer constante, la densidad sufre variaciones considerables y predecibles durante el proceso sucesional.



**Figura 1.** a) Densidad de las comunidades sucesionales a lo largo del tiempo en el primer muestreo de los sitios (Tomado de Lebrija-Trejos *et al.* 2008). b) Trayectorias de cambio en la densidad de los sitios sucesionales (Tomado de Lebrija-Trejos *et al.* 2010a)

En los sitios menores a 10 años se presenta un rápido aumento (sitios marcados en verde) en la densidad de las comunidades sucesionales, como resultado del reclutamiento de las especies pioneras. Sin embargo, los sitios de entre 10 y 20 años de edad tienen trayectorias de autoaclareo pronunciadas que llevan a una reducción drástica en la densidad (en rojo), y que comienzan a ser evidentes en la Figura 1b. Esto tiene como resultado una fase de baja densidad de las comunidades sucesionales entre alrededor de 20 y 40 años desde el abandono (sitios marcados en azul). Durante este periodo de baja densidad aumenta el

reclutamiento de las especies del bosque maduro (Lebrija-Trejos *et al.* 2010a) (Figura2b). Como resultado del aumento en el reclutamiento durante esta fase, tiene lugar un nuevo aumento en la densidad de las comunidades sucesionales, que parecen pasar nuevamente por un proceso de aclareo que reduce nuevamente su densidad (sitios en magenta).



**Figura 2.** Trayectorias de cambio en la densidad de las comunidades sucesionales (Datos de Romero-Pérez). Se muestran las trayectorias de cambio en la densidad de sitios individuales. Las trayectorias marcadas en verde corresponden a los sitios donde aumenta la densidad como resultado del reclutamiento de las especies pioneras. Las trayectorias marcadas en rojo corresponden a la fase de autoaclareo de las especies pioneras. Las trayectorias marcadas en azul corresponden a la fase de baja densidad de las comunidades sucesionales (fase de transición). Las trayectorias marcadas en magenta corresponden a las comunidades dominadas por las especies del bosque maduro. b) Reclutamiento relativo de las especies del bosque maduro (Tomado de Lebrija-Trejos *et al.* 2010a).