



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO
POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS
INSTITUTO DE ECOLOGÍA
MANEJO INTEGRAL DE ECOSISTEMAS

**ANÁLISIS MORFO-FUNCIONAL DE PLÁNTULAS PARA LA
SELECCIÓN DE ESPECIES ÚTILES EN LA RESTAURACIÓN DE
BOSQUES SECOS TROPICALES SECUNDARIOS**

TESIS

**QUE PARA OPTAR POR EL GRADO DE:
MAESTRA EN CIENCIAS BIOLÓGICAS
(BIOLOGÍA AMBIENTAL)**

PRESENTA:

LUISA FERNANDA PINZÓN PÉREZ

TUTOR PRINCIPAL DE TESIS:

Dr. Horacio Armando Paz Hernández
Centro de Investigaciones en Ecosistemas. Universidad Nacional
Autónoma de México, Campus Morelia

COMITÉ TUTOR:

Dra. Cristina Martínez Garza
Centro de Investigación en Biodiversidad y Conservación.
Universidad Autónoma del Estado de Morelos

Dr. Miguel Martínez Ramos
Centro de Investigaciones en Ecosistemas. Universidad Nacional
Autónoma de México, Campus Morelia

MÉXICO, D.F. ABRIL, 2013



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.

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 21 de enero de 2013, se aprobó el siguiente jurado para el examen de grado de **MAESTRA EN CIENCIAS BIOLÓGICAS (BIOLOGÍA AMBIENTAL)** de la alumna **PINZÓN PÉREZ LUISA FERNANDA** con número de cuenta **511451414** con la tesis titulada **“ANÁLISIS MORFO-FUNCIONAL DE PLÁNTULAS PARA LA SELECCIÓN DE ESPECIES ÚTILES EN LA RESTAURACIÓN DE BOSQUES SECOS TROPICALES SECUNDARIOS”**, realizada bajo la dirección del **DR. HORACIO ARMANDO PAZ HERNÁNDEZ**:

Presidente: DRA. MARÍA DEL CONSUELO BONFIL SANDERS
Vocal: DRA. ALMA DELFINA LUCIA OROZCO SEGOVIA
Secretario: DR. MIGUEL MARTÍNEZ RAMOS
Suplente: DR. JORGE ARTURO MEAVE DEL CASTILLO
Suplente: DRA. CRISTINA MARTÍNEZ GARZA

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

ATENTAMENTE
“POR MI RAZA HABLARA EL ESPIRITU”
Cd. Universitaria, D.F., a 10 de abril de 2013.

M. del Coro Arizmendi
DRA. MARÍA DEL CORO ARIZMENDI ARRIAGA
COORDINADORA DEL PROGRAMA

c.c.p. Expediente del (la) interesado (a)

AGRADECIMIENTOS

Agradezco al Posgrado en Ciencias Biológicas de la Universidad Nacional Autónoma de México, por darme la oportunidad y el privilegio de cursar la maestría en esta institución y al Centro de Investigaciones en Ecosistemas-UNAM (CIEco) Campus Morelia, por brindarme todas las facilidades para realizar este trabajo.

Agradezco a la Fundación Packard por el apoyo económico brindado.

Agradezco especialmente a mi tutor, el Dr. Horacio Paz Hernández, así como a los miembros de mi comité tutorial, la Dra. Cristina Martínez Garza y el Dr. Miguel Martínez Ramos, por su asesoría y apoyo durante este proceso. Agradezco también a los miembros del jurado, la Dra. Alma Delfina Lucia Orozco Segovia, la Dra. María del Consuelo Bonfil Sanders, y el Dr. Jorge Arturo Meave del Castillo por sus valiosos aportes y sugerencias, que permitieron enriquecer y concluir este trabajo.

AGRADECIMIENTOS A TÍTULO PERSONAL

Agradezco nuevamente a los miembros de mi comité tutorial: a Horacio por recibirme como su alumna, por todo el apoyo que recibí de su parte durante la realización de este trabajo, por todas sus enseñanzas académicas y no académicas y por ser más que un asesor durante mi maestría; a Miguel por sus oportunas observaciones durante el desarrollo de mi tesis; a Cristina por su buena disposición y accesibilidad en todo momento y por la rapidez con que revisó este trabajo.

Agradezco a la Biol. Georgina García Méndez por el apoyo logístico brindado en la realización de esta tesis. Al Dr. Ernesto Armando Rodríguez por su colaboración y amabilidad.

A Celina Lemus, porque gracias a su trabajo mi primer semestre en la maestría fue muy productivo, y por enseñarme mucho. A Susana Maza-Villalobos y Francisco Mora-Ardila por su ayuda en la realización de este trabajo.

Al Dr. Jorge Humberto Vega Rivera y todo el personal de la Estación de Biología de Chamela.

A mi hermanito mayor, el Dr. Fernando Pineda, por su amistad, su invaluable ayuda durante estos años y por ser mi guía académico y espiritual en muchos momentos de crisis.

A mis padres Elicenia y Jorge, por apoyarme y seguir siendo mi polo a tierra desde la distancia. A mi niña, mi persona favorita, mi hermana María por aceptar sin reproches su destino como asistente de campo de mis tesis. A los miembros de mi familia en Bogotá y Medellín por su ayuda para poder venir a México y por su cariño.

A mis amigos Pauloc, Ángela, Mary, Dianis, Camilo, Alis y Erika por tanta ayuda, risas, conversaciones y consejos, por ser mi familia y hacer mi vida muy divertida durante estos años.

A Hugo, El negro, Ale, Nando, Marce, Lilo, Sergio, Michelle, Pilar, Alina y toda la gente bonita que he conocido desde mi llegada, quienes de una u otra forma me hicieron más leve el camino.

DEDICATORIAS

A mis padres y mis hermanas.

A todos los que han compartido su risa con la mía.

A Chacho.

ÍNDICE

RESUMEN	1
ABSTRACT	3
1. INTRODUCCIÓN	5
1.1 ANTECEDENTES	5
1.2 EL ESTUDIO DE LOS ATRIBUTOS FUNCIONALES EN PLANTAS	8
1.3 PLANTEAMIENTO DEL PROBLEMA Y LA ESTRATEGIA DE INVESTIGACIÓN	16
2. OBJETIVOS	20
2.1 OBJETIVOS ESPECÍFICOS	20
3. HIPÓTESIS	21
4. MÉTODOS	22
4.1 SISTEMA DE ESTUDIO	22
4.2 VARIABLES AMBIENTALES Y ESTRUCTURALES A LO LARGO DE LA CRONOSECUENCIA	23
4.3 SELECCIÓN DE ESPECIES Y RECOLECCIÓN DE SEMILLAS	24
4.4 CRECIMIENTO DE PLÁNTULAS Y MEDICIÓN DE ATRIBUTOS MORFO-FUNCIONALES	26
4.5 RECOLECCIÓN DE INDIVIDUOS EN CAMPO	31
4.6 ANÁLISIS ESTADÍSTICOS	32
5. RESULTADOS	35
5.1 VARIACIÓN AMBIENTAL A LO LARGO DE LA CRONOSECUENCIA	35
5.2 COVARIACIÓN ENTRE ATRIBUTOS FUNCIONALES	37

5.3 RELACIÓN SUCESIONAL ENTRE ATRIBUTOS Y ESTRATEGIAS FUNCIONALES Y LA VARIACIÓN AMBIENTAL	45
6. DISCUSIÓN	50
6.1 VARIACIÓN AMBIENTAL A LO LARGO DE LA CRONOSECUENCIA	50
6.2 EJES PRINCIPALES DE VARIACIÓN FUNCIONAL Y CARACTERIZACIÓN DE ESTRATEGIAS FUNCIONALES	51
6.3 RELACIÓN SUCESIONAL ENTRE ATRIBUTOS Y ESTRATEGIAS FUNCIONALES Y LA VARIACIÓN AMBIENTAL	55
6.4 SELECCIÓN DE ESPECIES ÚTILES EN LA RESTAURACIÓN ECOLÓGICA DEL BOSQUE SECO TROPICAL A PARTIR DE ATRIBUTOS FUNCIONALES DE LAS PLÁNTULAS	59
7. CONCLUSIONES	64
8. LITERATURA CITADA	65

RESUMEN

Los bosques secos se encuentran entre los ecosistemas terrestres tropicales más fuertemente transformados. Como producto de los procesos de cambio en su cobertura y el posterior abandono de potreros y campos agrícolas, se han incrementado los bosques secundarios de diferentes edades, y el conocimiento sobre los procesos de regeneración natural y la restauración ecológica de estos ambientes aún es limitado. Este estudio buscó identificar estrategias funcionales exitosas en plántulas de un conjunto de especies leñosas que se establecen naturalmente en los diferentes ambientes físicos generados a lo largo de una sucesión secundaria del bosque seco tropical. Asimismo, se buscó identificar atributos funcionales indicadores del éxito ecológico de las especies, que permitan seleccionar especies útiles para procesos de restauración de ambientes con diferentes condiciones ambientales. Se tomó como escenario experimental una cronosecuencia de parcelas de sucesión secundaria de diferente edad de abandono ubicada en la región de Chamela (Jalisco), y se evaluó: (1) la relación entre el patrón de variación en las condiciones microambientales que pueden limitar el establecimiento de las plántulas a lo largo de la sucesión y la edad de abandono de las parcelas, el porcentaje de apertura del dosel y la densidad de árboles, (2) los patrones de variación de 13 atributos morfológicos relacionados con la respuesta funcional de las plántulas a las condiciones limitantes del ambiente, para 40 especies leñosas comunes en diferentes estadios de la sucesión secundaria y el bosque maduro y (3) la relación entre el gradiente de variación del microambiente y el perfil funcional de la comunidad de las especies a lo largo de la sucesión secundaria.

El porcentaje de apertura del dosel fue la variable estructural que mejor explicó el gradiente de variación en las condiciones microambientales a lo largo de la cronosecuencia, que va de altos estrés hídrico y estrés térmico en las etapas iniciales, a un estrés lumínico moderado en las etapas avanzadas de la sucesión. Entre las especies evaluadas se detectaron dos disyuntivas funcionales que definen tres tipos de estrategias

funcionales principales: especies que almacenan agua en sus tejidos, especies tolerantes a la desecación que desarrollan tejidos densos, y especies explotadoras de recursos que despliegan una mayor superficie de captura en raíces y hojas. Al explorar la relación entre los patrones de variación funcional de las especies y el gradiente microambiental se observó una variación del perfil funcional de la comunidad de plántulas a lo largo de la cronosecuencia, relacionada principalmente con la estrategia de respuesta a las limitaciones en la disponibilidad de agua, y que se manifiesta principalmente en los atributos morfológicos relacionados con el desarrollo de hojas y tallos densos, y el despliegue de raíces profundas. En los ambientes tempranos de la sucesión y de condiciones más extremas, el tipo de estrategia funcional que exhiben las especies más abundantes tiende a ser de tipo tolerante, con alto contenido de materia seca en las hojas, tallos densos y raíces profundas, mientras que las especies que exhiben una estrategia funcional de tipo almacenador con altos contenidos de agua en los tejidos y raíces más superficiales, se hacen más abundantes a medida que se recupera la cobertura vegetal en estadios avanzados de la sucesión. Las especies de estrategia funcional explotadora mostraron una tendencia a ser más exitosas en estadios avanzados de la sucesión, aunque los atributos característicos de estas especies no mostraron tendencias muy fuertes con respecto a los gradientes de variación en el ambiente. El contenido de masa seca en las hojas, la densidad del tallo y la profundidad radicular máxima son buenos indicadores del éxito potencial de las plántulas en diferentes condiciones del microambiente, por lo que estos atributos morfológicos son adecuados para desarrollar una herramienta de selección de especies útiles en programas de restauración de ambientes degradados y secundarios del bosque seco tropical.

ABSTRACT

Dry forests are among the most intensely transformed tropical terrestrial ecosystems. Changes in processes in response to coverage intervention and subsequent abandonment of cattle pastures and crop fields, have lead to a dramatic increase in the number of secondary forests, yet little is known on natural recovery processes and ecological restoration of these ecosystems. A chronosequence located in the region of Chamela (Jalisco) consisting of secondary succession plots of different ages was investigated, with the aim of evaluate: (1) the relationship between variation patterns in microenvironmental conditions constraining seedling establishment and the age since abandonment, the percentage of canopy openness and tree density, (2) functional variation patterns of 13 morphological attributes related to the response of seedlings to limiting environmental conditions, for 40 common woody species at different stages of secondary succession and mature forest, and (3) the relationship between changes in microenvironmental conditions and functional profile in communities of the species along secondary succession.

The percentage of canopy openness was the most important explanatory structural variable governing gradients of microenvironmental conditions along the chronosequence, ranging from a high thermal and water stress in early stages (more open canopy), to a moderate light stress in advanced stages (more closed canopy). Among the investigated species, two functional trade offs were inferred, which allow for the recognition of three functional strategies: (1) species that store water in their tissues, (2) desiccation tolerant species that develop dense tissues, and (3) species that display greater capture surface in roots and leaves in order to better exploit resources. In addition, variations at the level of community functional profile of seedlings along the chronosequence, were primarily linked to limited availability of water, a fact that was manifested in morphological attributes related to the development of dense leaves and stems and deep roots. In early successional environments and under extreme conditions, the most abundant species

exhibit the tolerant functional strategy type, with high leaf dry mass content, dense stems and deep roots. As vegetation recovers, species with a water-storing functional strategy and shallow roots are found to be more abundant. Finally at the more advanced successional stages, exploitative species tend to be more numerous, although the characteristic functional attributes of these species show no strong trends associated with variations in environmental gradients. Leaf dry mass content, stem density and maximum root depth are good indicators of potentially successful seedlings under different environmental conditions. These morphological attributes are proposed as useful guides in selecting species for restoration programs in degraded and secondary tropical dry forests.

1. INTRODUCCIÓN

1.1 ANTECEDENTES

1.1.1 *Los bosques secos tropicales*

De acuerdo con los criterios de clasificación de Holdridge, los bosques secos tropicales (BST) se encuentran en zonas libres de heladas donde la temperatura media anual es mayor a 17° C, la precipitación media anual está entre 250 y 2000 mm, y el cociente anual entre el potencial de evapotranspiración y precipitación es mayor a uno (Murphy y Lugo, 1995). Un factor determinante para su distribución es la presencia de una marcada estacionalidad climática, manifestada en una prolongada estación seca que dura de 6 a 8 meses (Murphy y Lugo, 1986a). Debido a las tasas significativamente altas de deforestación, fragmentación y conversión para la agricultura y la ganadería, los bosques secos actualmente son uno de los ecosistemas terrestres tropicales más gravemente amenazados (Bullock et al., 1995; Miles et al., 2006). En el Caribe, Mesoamérica y el norte de Sudamérica, las áreas de distribución del BST coinciden con las zonas más fértiles para la agroindustria y el desarrollo turístico, y mantienen una gran proporción de las poblaciones humanas (Sánchez-Azofeifa et al., 2005). Se estima que en la actualidad alrededor de 97% del área remanente del BST en el mundo (1,048,700 km²) está fuertemente fragmentada y sujeta a algún tipo de amenaza resultante de las actividades humanas (Miles et al., 2006).

En comparación con el bosque tropical lluvioso, se ha hecho poco esfuerzo por la protección y conservación del BST, evidenciado por el número pequeño de parques naturales o reservas biológicas que preservan su riqueza natural (Sánchez-Azofeifa et al., 2005). En México, el bosque seco tropical, bosque tropical estacionalmente seco o selva baja caducifolia, como también se le conoce, es el tipo predominante de vegetación tropical (60%) y se estima que al inicio de la década de 1990, sólo persistía 27% del área original del BST en el país como bosque intacto, otro 27% estaba alterado o fragmentado

considerablemente, 23% correspondía a zonas degradadas y otro 23% había sido remplazado por completo, principalmente para usos agropecuarios (Trejo y Dirzo, 2000). A mediados de dicha década, el área protegida que incluía a este tipo de vegetación, se limitaba a menos de 10% de su cobertura total en el país (menos de 150,000 ha) (Ordóñez y Flores-Villela, 1995).

1.1.2 Recuperación y restauración de los BST

Como producto del proceso de cambio en la cobertura, en las regiones de distribución del BST se ha incrementado la superficie cubierta por campos agrícolas degradados y abandonados, así como por bosques secundarios de diferentes edades, y se han generado paisajes compuestos por mosaicos de vegetación con diferente nivel de degradación (Quesada et al., 2009). El pastoreo de ganado doméstico y la extracción de leña son factores de disturbio crónicos y extendidos en los remanentes de BST y en los bosques secundarios, los cuales reducen la diversidad, modifican su composición e impiden los procesos naturales de recuperación de la flora y la fauna (Trejo y Dirzo, 2000; Martínez-Garza et al., 2011). Con el fin de desarrollar estrategias adecuadas de recuperación, manejo y conservación de estos ambientes, se requiere una mejor comprensión de sus procesos de degradación y de regeneración natural (Sánchez-Azofeifa et al., 2005; Vieira y Scariot, 2006). El conocimiento sobre la restauración ecológica de los BST es aún limitado (Meli, 2003) y considerando las diferencias en los procesos de regeneración natural del BST con otros tipos de bosque (Vieira y Scariot, 2006), los procedimientos empleados para este fin deben ser diseñados a la medida de este ecosistema, en vez de seguir fórmulas desarrolladas para los bosques húmedos tropicales.

En los bosques secos, la marcada estacionalidad genera periódicamente un ambiente abiótico más severo y variable que el de los bosques húmedos, y la vegetación debe tolerar condiciones de mayor estrés durante los procesos sucesionales secundarios y de regeneración natural (Murphy y Lugo, 1986a; Ceccon et al., 2006). Durante la estación seca,

se presenta un déficit hídrico y de nutrientes disponibles para la vegetación (Rincón y Huante et al., 1993; Bullock et al., 1995; Khurana y Singh, 2001), por lo que la naturaleza estacional de las lluvias es muy relevante en los patrones de actividad biológica y de crecimiento de las plantas (Murphy y Lugo, 1986a; Murphy y Lugo, 1995; Ceccon et al., 2006), así como en los aspectos reproductivos y fenológicos de las poblaciones (Bullock y Solís-Magallanes, 1990; Khurana y Singh, 2001). La alta variabilidad interanual en la precipitación, los retrasos en el inicio de las lluvias o las sequías cortas durante éstas, incrementan el riesgo de muerte por desecación de las semillas y las plántulas recién emergidas, y constituyen una limitación importante para el reclutamiento de nuevos individuos (Ray y Brown, 1995; McLaren y McDonald, 2003; Burgos, 2004; Páramo-Pérez, 2009). No obstante, para ciertas especies otros factores limitantes pueden ser más relevantes en el reclutamiento inicial, como la depredación de semillas, la herbivoría (McLaren y McDonald 2003) o el ataque por patógenos (Maza-Villalobos et al., 2011). En sitios alterados, la degradación del ambiente a través de la pérdida de cobertura vegetal y de las propiedades nutricionales y físicas del suelo, agrava el riesgo de muerte de las plántulas durante la estación seca (Pineda-García et al., 2013). Por ejemplo, en casos extremos como potreros fuertemente degradados o campos agrícolas abandonados, la radiación solar alta, la compactación fuerte y la baja infiltración reducen la capacidad de almacenamiento de agua en el suelo y aumentan la demanda transpiratoria de las plantas, elevando el riesgo de muerte por desecación y sobrecalentamiento (Lebrija-Trejos et al., 2011; Pineda-García et al., 2013).

En el bosque seco, como en otros bosques tropicales, los procedimientos para su restauración pueden incluir la recuperación de áreas muy alteradas, modificando las propiedades del suelo, mientras que en sitios con un nivel de degradación intermedio, en donde se busca aumentar el potencial de regeneración natural o incrementar la biodiversidad y los servicios ecosistémicos, o proporcionar una fuente de ingresos para las poblaciones locales, se pueden considerar procesos de agroforestería, reforestación con especies nativas, o de regeneración natural asistida (Lamb et al., 2005; Chazdon, 2008). Un

aspecto especialmente relevante para las acciones de restauración en los diferentes escenarios es la selección adecuada de especies capaces de crecer, persistir y modificar el ambiente degradado.

1.2 EL ESTUDIO DE LOS ATRIBUTOS FUNCIONALES EN PLANTAS

Las plantas deben enfrentar tres retos fundamentales durante su ciclo de vida: dispersarse a nuevos sitios, establecerse y persistir. La persistencia en un ambiente particular depende de su capacidad de tolerar el intervalo de condiciones existentes y hacer frente a la variación en la disponibilidad de recursos y las condiciones de estrés, y de su habilidad para competir o resistir los efectos competitivos de las plantas cercanas y evitar o soportar factores de disturbio agudos como el fuego y las sequías, o crónicos como la herbivoría (Weiher et al., 1999). Bajo esta perspectiva, las comunidades vegetales pueden ser vistas como el resultado de la acción de una sucesión de filtros bióticos (dispersión, competencia y depredación) y abióticos (factores físicos y disponibilidad de recursos), que determinan un ensamble final de especies (Keddy, 1992; Díaz et al., 1999). La forma en la que ciertas especies pasan de manera exitosa por estos filtros depende de un conjunto de respuestas ecológicas que son el resultado de los procesos evolutivos y que se manifiestan en un conjunto de características denominadas atributos o rasgos funcionales. Los atributos funcionales, además de ser relevantes en la respuesta de las plantas al ambiente, se relacionan con su efecto sobre el funcionamiento del ecosistema, es decir, con los flujos de energía y de materia a través del arreglo de componentes bióticos y abióticos (Díaz y Cabido, 2001; Lavorel et al., 2010), por lo que de manera general se clasifican como atributos de respuesta o de efecto (Lavorel y Garnier, 2002). Los filtros ecológicos establecen, por lo tanto, el tipo de atributos funcionales o los valores óptimos de los atributos para un ambiente particular, y limitan la gama de estrategias ecológicas viables en una comunidad (Funk et al., 2008).

Los atributos funcionales incluyen rasgos de tipo morfológico, fisiológico, fenológico o de historia de vida de las plantas, los cuales afectan directa o indirectamente las tasas vitales de los individuos, así como procesos ecológicos básicos como la dispersión y el establecimiento (ver Tabla 1). Estos atributos pueden ser tanto valores continuos como categóricos y se dividen de manera general en atributos “sencillos” y atributos “duros” (Weiher et al., 1999). Los atributos sencillos son los que pueden medirse fácilmente para un gran número de especies y sitios, pero que no están directamente relacionados con un mecanismo funcional específico, por ejemplo el tamaño de las semillas o el síndrome de dispersión, los cuales se usan como indicadores del potencial de dispersión de una especie. Los atributos duros intervienen directamente en mecanismos fisiológicos, fenológicos o ecológicos complejos, pero usualmente son difíciles de evaluar pues su medición implica un seguimiento por largos períodos de tiempo, o manipulaciones experimentales difíciles de extender a grupos grandes de especies, por ejemplo la tasa relativa de crecimiento, la tolerancia a la sequía o la habilidad competitiva (Hodgson et al., 1999; Weiher et al., 1999).

A partir de atributos funcionales comunes de respuesta o de efecto, se pueden construir clasificaciones de grupos o tipos funcionales. Un grupo funcional es un conjunto de especies que comparten respuestas similares a las condiciones y recursos del ambiente, o un efecto similar sobre procesos del funcionamiento del ecosistema (Miller, 1999a; Díaz y Cabido, 2001). Durante varios años se han publicado clasificaciones funcionales de especies, propuestas a partir de correlaciones entre diferentes atributos morfológicos y funcionales (p. ej. Leishman y Westoby, 1992; Díaz-Barradas et al., 1999; Saldaña-Acosta et al., 2008; Poorter y Markesteijn, 2008; Pineda-García et al., 2011). Las clasificaciones basadas en correlaciones de atributos parten del reconocimiento de que las plantas son forzadas a desempeñarse entre funciones alternativas que representan un conflicto respecto a la inversión de recursos. Estas disyuntivas funcionales o *trade-offs* determinan que varios atributos asociados a cierto tipo de función o de respuesta estén estrechamente correlacionados. Por ejemplo, Poorter y Markesteijn (2008) identificaron dos grupos funcionales entre las plántulas de un bosque tropical seco en Bolivia, de acuerdo con su

respuesta ante la sequía prolongada: evitarla a través de la abscisión de las hojas, o soportarla gracias a la presencia de tejidos duros y una densidad alta de los tallos. Dichos grupos representan los extremos de una variación continua de estrategias definida por correlaciones negativas entre grupos de atributos funcionales relacionados con la captura y la conservación de los recursos.

Tabla 1. Ejemplos de atributos funcionales, procesos ecológicos o fisiológicos y aspectos del desempeño involucrados: E, establecimiento; S, supervivencia; C, crecimiento (modificado de Funk et al., 2008, Lebrija-Trejos et al., 2010 y Lohbeck et al., 2012).

Atributo	Procesos ecológicos y fisiológicos	Aspecto del desempeño
Tipo de dispersión	Dispersión (distancia y probabilidad), germinación	E
Forma de la semilla	Longevidad, supervivencia de las semillas, germinación	E
Tamaño/masa de la semilla	Distancia de dispersión, fecundidad, longevidad, germinación, transferencia trófica, disponibilidad de recursos para las plántulas	E
Caducifoliedad	Resistencia al estrés hídrico	S
Nivel de división de la lámina foliar	Eficiencia en la captura de luz, equilibrio térmico	S
Densidad foliar	Balance hídrico	S
Pubescencia foliar	Balance hídrico, equilibrio térmico, defensa contra herbivoría	S
Tamaño foliar	Equilibrio térmico, captura de luz	S, C
Área foliar	Captura de luz, producción de materia seca, respiración, equilibrio térmico, intercambio de gases, productividad primaria neta	S, C
LMA/AFE	Palatabilidad, habilidad competitiva, tasas fotosintéticas y de asimilación neta, eficiencia en la captura de luz, duración de la hoja	S, C
Contenido de masa seca en las hojas	Palatabilidad, resistencia al daño mecánico, nivel de compuestos asimilables y conductancia de CO ₂ , costos de construcción y retención de nutrientes, tolerancia al estrés hídrico	S, C
Grosor de las hojas	Duración de las hojas, tasas fotosintéticas por unidad de área foliar, resistencia al daño mecánico, palatabilidad, intercambio de gases y equilibrio térmico de la hoja, productividad primaria neta	S, C
Contenido de N en las hojas	Palatabilidad, desempeño fotosintético, facilidad de descomposición, productividad primaria, transferencias tróficas y reciclado de nutrientes	C
Asociaciones con biota del suelo	Adquisición de nutrientes	C
Densidad de la madera	Costos de construcción, tasa de mortalidad, tolerancia al estrés hídrico, acumulación de biomasa en pie	S, C

Las correlaciones entre los atributos determinan arreglos que les confieren a las plantas diferentes capacidades de respuesta, por lo que a partir de ciertas combinaciones de atributos se pueden definir estrategias funcionales y predecir el desempeño de las especies en ciertas condiciones o gradientes de variación ambiental (p. ej. Wilson et al., 1999; Westoby et al., 2002; Poorter y Bongers, 2006; Pineda-García et al., 2013). A su vez, los patrones de co-variación entre grupos de atributos permiten identificar ejes de variación funcional, a lo largo de los cuales se sitúan dichas estrategias (Ricaño, 2007; Méndez-Alonzo et al., 2012). Cuando las correlaciones entre atributos funcionales son fuertes y estables, es posible identificar a los miembros de un grupo o un tipo funcional de especies por referencia a unos pocos atributos (ej. Hodgson et al., 1999; Wilson et al., 1999), y hacer inferencias acerca del desempeño funcional de las especies a partir de atributos sencillos que estén relacionados o sean análogos de atributos funcionales duros menos accesibles. Por ejemplo, la distancia de dispersión de las semillas es un atributo difícil de medir, pero pueden hacerse inferencias al respecto a partir de la masa de las semillas y el tipo de dispersión. Además, la masa de las semillas está relacionada con otras funciones importantes como la longevidad en el banco de semillas, el éxito del establecimiento y la fecundidad (Weiher et al., 1999).

El análisis de las estrategias funcionales suele abordarse también evaluando la variación de los patrones de correlación funcional a lo largo de gradientes ambientales, buscando conexiones entre los factores de estrés y las adaptaciones de las plantas. Dichos gradientes pueden abarcar variaciones a nivel geográfico (clima), del paisaje (topografía) y local (microclima), como el que se genera a lo largo de la sucesión secundaria de los bosques (Hunt y Cornelissen, 1997; Dyer et al., 2001; Paz, 2003; Poorter y Markesteijn, 2008; Ricaño, 2007; Lebrija-Trejos et al. 2011; Pineda-García et al., 2013). La aplicación de este enfoque al estudio de la sucesión secundaria permite tener una comprensión mecanicista integral sobre el papel de los atributos funcionales en el ensamblaje de la comunidad a lo largo de la sucesión, y establecer con cierta precisión los vínculos entre éstos y los factores que funcionan como filtros en un ecosistema (Lebrija-Trejos et al., 2010; Lohbeck et al., 2012).

En este contexto, el estudio de la sucesión mediante el análisis de los atributos funcionales de las especies, en lugar de la identidad taxonómica de las mismas, puede resultar más apropiado para entender su dinámica, hacer predicciones sobre los cambios estructurales y funcionales a lo largo de la sucesión y definir el estado en el que se encuentra un ecosistema (Quesada et al., 2009).

1.2.1 El enfoque funcional en la restauración ecológica

La restauración ecológica es una actividad deliberada que inicia o acelera la recuperación de un ecosistema con respecto a su salud, integridad y sostenibilidad (SER, 2004). Con frecuencia, el ecosistema que requiere restauración se ha degradado, dañado, transformado o totalmente destruido como resultado directo o indirecto de las actividades del hombre. La restauración se relaciona con la sucesión secundaria, debido a que este proceso representa un cambio en la composición de especies, el sustrato y las características microclimáticas a lo largo del tiempo, y la restauración ecológica implica la manipulación de dichos cambios, principalmente con el fin de acelerar los procesos de recuperación de la cobertura vegetal, la diversidad de especies y las características funcionales y estructurales de los ecosistemas (Walker et al., 2007). Los factores que limitan la recuperación de estos aspectos a lo largo de la sucesión secundaria en los sitios degradados o en pastizales y campos agrícolas abandonados, determinan por tanto, las técnicas o procedimientos que deben ser aplicados en los procesos de restauración.

Existen ciertos cuellos de botella que de manera general restringen la recuperación de la estructura y la composición de especies de los bosques tropicales después del abandono de los campos agrícolas y ganaderos, como la disponibilidad y dispersión de propágulos, la depredación y desecación de las semillas y el establecimiento y la supervivencia de las plántulas (ver revisión en Holl, 2002). Estos factores limitantes están fuertemente influenciados por la historia de uso de los sitios abandonados, que incluye desde agricultura de roza, tumba y quema, afectando parcelas pequeñas por un período corto de

tiempo en un área donde el paisaje es predominantemente boscoso, hasta sitios que han sido usados por muchos años y sufrido una degradación del suelo extrema, o experimentado quemas frecuentes en un paisaje fuertemente fragmentado (Aide et al., 2000). Además de la historia de uso, el clima, la vegetación remanente y el tipo de suelo, pueden determinar la importancia relativa de los factores limitantes en los sitios a restaurar (Meli, 2003).

Se han usado diversos métodos para restaurar las zonas tropicales degradadas, los cuales están basados en el conocimiento de la regeneración natural de los ecosistemas. Estos incluyen la utilización y enriquecimiento del banco de semillas, la propagación vegetativa o la introducción directa de plántones; si bien un método puede ofrecer ventajas frente a otro, la integración de diversos métodos en los programas de restauración es una de las mejores opciones (Rincón et al., 2000). En este contexto, el estudio de los atributos funcionales de las plantas puede aportar información valiosa sobre cómo se desempeñan funcionalmente las especies para ensamblarse formando una comunidad. La comprensión de la manera en la que determinados atributos están relacionados con un desempeño favorable bajo ciertas condiciones es útil para seleccionar a las especies que van a ser utilizadas en procesos de restauración, con el fin de aumentar el éxito en el establecimiento. En sistemas de alta biodiversidad como los ecosistemas tropicales, determinar cuáles rasgos de las plantas están asociados con aspectos como el crecimiento y la supervivencia en condiciones de estrés en pastizales o cultivos abandonados, y usarlos como un criterio de selección de especies para introducir en dichos ambientes, resulta más práctico que evaluar previamente el desempeño de cada especie (Gerhardt, 1996; Martínez-Garza et al., 2005).

Los mecanismos de regeneración natural relacionados con ciertas características morfológicas y fisiológicas de las plantas en los BST, plantean ciertas limitantes para la recuperación de los ambientes degradados. En estos bosques, las semillas zoócoras tienen una dispersión limitada hacia sitios que se encuentran en las etapas iniciales de la sucesión

secundaria (Westoby et al., 1996; Westoby et al., 2002), por lo que en los pastizales abandonados puede presentarse una sobrerrepresentación de especies dispersadas por el viento, y los procesos iniciales de regeneración natural dependerán principalmente del arribo de estas especies (Jansen, 2008). Las limitaciones en la dispersión pueden favorecer que las especies que arriban inicialmente persistan y dominen el sistema por un período de tiempo largo, lo que puede dificultar la recuperación de la biodiversidad y las funciones del ecosistema en los bosques secundarios (Khurana y Singh, 2001). Además, los bancos de semillas pueden ser menos importantes en los bosques tropicales secos que en los húmedos, tanto en la diversidad de especies como en la abundancia y la longevidad de las semillas (Ceccon et al., 2006; Maza-Villalobos et al., 2011; Meave et al., 2012), por lo que tienen un papel menor en la regeneración de la cobertura arbórea (Rico-Gray y García-Franco, 1992; Cabin et al., 2002). A su vez, la viabilidad de las semillas del banco se reduce con el tiempo como resultado de prácticas de manejo comunes para establecer pastizales y cultivos, como la roza, tumba y quema (Miller, 1999b). Así, en la restauración de sitios de BST donde el factor limitante de la regeneración sea una dispersión deficiente (debido a un estado alto de fragmentación o a la ausencia de dispersores), al considerar la siembra de semillas como estrategia para el enriquecimiento del banco de propágulos, debe tenerse en cuenta ciertos atributos funcionales como el porcentaje de viabilidad, los períodos de latencia, la resistencia ante depredadores y el ataque de patógenos, al igual que la relación entre estos atributos y las condiciones edáficas y climáticas del sitio (ver Vieira y Scariot, 2006).

La propagación vegetativa puede ser un mecanismo importante de regeneración en los BST, pues la mayoría de árboles de estas comunidades tienen la capacidad de rebrotar (Sampaio et al., 1993; Murphy y Lugo, 1986a; Rico-Gray y García-Franco, 1992). Esta propiedad parece ser más importante que el establecimiento de plántulas en la recuperación del bosque después de disturbios iniciales como la tala (Miller, 1999b) o aun después de largos períodos (Vieira et al., 2006), lo que confiere a la comunidad vegetal un alto grado de resiliencia a los disturbios (Miller, 1999a). Sin embargo, la capacidad de

rebrotar se reduce después de sucesivas talas, aclareos para la agricultura, fuegos o el uso intensivo de tractores (Sampaio et al., 1993).

La supervivencia de plántulas puede llegar a ser muy baja en los BST (Lieberman y Li, 1992), por lo que su introducción es necesaria para acelerar los procesos de recuperación. En estos casos, se tendría que considerar atributos de las plántulas o los plantones relacionados con la tolerancia al estrés (hídrico, térmico o nutricional), la habilidad competitiva y la resistencia a enemigos naturales, dependiendo del tipo de suelo, el nivel de degradación y la vegetación y fauna presentes (Vieira y Scariot, 2006). Por otro lado, determinar cuáles y de qué forma ciertos atributos de las plantas adultas se relacionan con determinados efectos sobre el funcionamiento del ecosistema, permitiría seleccionar las especies de acuerdo con los procesos o servicios que quieran recuperarse en los ambientes degradados, teniendo en cuenta que el funcionamiento de los ecosistemas determina en gran medida la provisión de servicios ambientales y el desarrollo social y económico (Sánchez-Azofeifa et al., 2005). El análisis de los atributos y su relación con las condiciones ambientales puede utilizarse además durante las etapas de monitoreo de los sitios que ya cuentan con un esquema de restauración, como una forma de evaluar los procesos ecológicos más relevantes durante la sucesión y generar lineamientos para el diseño de proyectos de restauración futuros (Pywell et al., 2003).

Para Funk et al. (2008), la selección de especies vegetales nativas basada en atributos relacionados con el uso de recursos puede ayudar a incrementar la resistencia de la comunidad a la invasión y predecir el éxito de las manipulaciones del hábitat en el contexto de la restauración. Según estos autores, las especies invasoras tendrán una menor probabilidad de establecerse si hay especies nativas con atributos similares presentes en la comunidad vegetal, por lo que una propuesta de restauración exitosa sería aquella que construya comunidades con atributos similares a los de potenciales invasores. Además, el incremento en la diversidad funcional de la comunidad de especies nativas puede reducir

su vulnerabilidad a las invasiones, pues previene que nuevas especies potencialmente invasoras se establezcan aprovechando nichos funcionales disponibles.

Teniendo en cuenta la selección de determinados grupos funcionales de respuesta y de efecto sobre el ecosistema, un incremento en la diversidad funcional puede funcionar como una estrategia para aumentar la estabilidad del sistema restaurado. Por ejemplo, especies con diferentes requerimientos y tolerancias, pero que formen parte del mismo tipo funcional de efecto, contribuyen a la redundancia de funciones ecosistémicas importantes. Éstas, por lo tanto, proporcionan seguridad al sistema, en la forma de resiliencia a largo plazo contra cambios en factores ambientales como el clima, regímenes de disturbio o la incidencia de patógenos (Díaz y Cabido, 2001).

Quizás el desafío principal en la aplicación del enfoque funcional en los diseños de restauración es decidir cuáles atributos son relevantes y medibles para un determinado hábitat (Funk et al., 2008). Cuando se seleccionan especies para un proyecto de restauración, la importancia relativa de los atributos de respuesta y de efecto dependerá de los objetivos y metas del proyecto, el estado del sitio, las barreras ecológicas que tengan que ser superadas, así como de la disponibilidad de recursos económicos. Los atributos funcionales más relevantes pueden ser difíciles de medir, especialmente para numerosas especies de una comunidad, y su medición puede requerir mucho tiempo o equipo costoso. En estos casos, atributos sencillos (de fácil medición) que son buenos predictores de estrategias ecológicas de las plantas, pueden usarse para aproximarse a los atributos funcionales relevantes para el desempeño de las especies en ambientes específicos.

1.3 PLANTEAMIENTO DEL PROBLEMA Y ESTRATEGIA DE INVESTIGACIÓN

La restauración ecológica juega un papel primordial en la recuperación de la cobertura vegetal y de la biodiversidad en los ambientes secundarios del BST, así como de procesos y

aspectos funcionales ecosistémicos críticos que resultan de la interacción entre las especies que conforman la comunidad vegetal. El reensamblaje de las comunidades vegetales por medio de la restauración implica en la mayoría de los casos la introducción de plántulas de varias especies, y el criterio básico para seleccionarlas es su capacidad de establecimiento exitoso, dependiendo de las limitaciones bióticas y abióticas del sitio a restaurar. De esta manera, el conocimiento acerca de los atributos funcionales de las plántulas relacionados con el reclutamiento es necesario para asegurar el éxito de los esfuerzos por incrementar, introducir o reintroducir poblaciones de diferentes especies durante la restauración (Khurana y Singh, 2001). Además, ya que las plántulas son más vulnerables al estrés, la competencia y la herbivoría que los individuos adultos, sus atributos funcionales pueden ser más informativos respecto a la distribución potencial y los patrones de coexistencia de las especies (Funk et al., 2008).

En la búsqueda de estrategias adecuadas para la restauración y manejo de los BST, es preciso estudiar los atributos funcionales de las plántulas y de los plantones de las especies nativas leñosas presentes en bosques maduros y bosques secundarios con diferente grado de recuperación, a fin de determinar los atributos relacionados con la respuesta al ambiente y el uso de recursos que permiten su establecimiento en diferentes condiciones. Identificar la forma en que las especies superan de manera natural las limitaciones que impone el ambiente durante la sucesión secundaria es útil tanto para desarrollar estrategias de restauración de corto plazo con el fin de establecer la cobertura vegetal, como para proyectos de largo plazo que busquen recuperar la resiliencia del ecosistema (Walker y del Moral, 2003; Walker et al., 2007).

La utilidad de estudiar de manera comparativa las estrategias funcionales de las plántulas en conjuntos grandes de especies es aún mayor en sistemas muy diversos como el BST, en los cuales no es práctico estudiar con detalle el desempeño de cada especie, y la ausencia de una especie en un ambiente particular no necesariamente implica que no pueda prosperar en éste, sino que dicha ausencia puede deberse por ejemplo, a una dispersión

pobre de sus propágulos hasta este sitio o a un alto grado de depredación de las semillas que llegan. En este sentido, la gama de especies potencialmente útiles para restaurar sitios degradados o bosques secundarios puede ser amplia, lo que resalta la importancia de identificar atributos de fácil medición que sean buenos indicadores tanto de la estrategia funcional de las especies, como de su capacidad para reclutarse en ambientes con determinadas condiciones o limitaciones al establecimiento.

En México, la restauración ecológica ha enfrentado comúnmente problemas relacionados con el uso de especies inadecuadas, en ocasiones incluyendo especies exóticas, que pueden llegar a presentar índices de mortalidad altos (Cervantes et al., 1996), lo que en muchas ocasiones ha conducido al abandono de los programas de restauración y reforestación (Rincón et al., 2000). El pequeño número de especies nativas que se utilizan actualmente en los programas de restauración y reforestación no es representativo de la alta diversidad de la vegetación de los ecosistemas tropicales (Martínez-Garza y Howe, 2003). Aún no hay conocimiento suficiente sobre la forma de propagar adecuadamente un conjunto de especies representativo de la diversidad de los BST de México (Bonfil y Trejo, 2010), y aunque existen varios estudios que evalúan el desempeño en diferentes condiciones experimentales de semillas, plántulas o plántones de especies leñosas potencialmente utilizables en procesos de restauración de estos bosques, por lo general incluyen pocas especies (p. ej: Ray y Brown, 1995, 10 especies; Cabin et al., 2002, seis especies; Burgos, 2004, cinco especies; McLaren y McDonald, 2003, cuatro especies; Castellanos-Castro y Bonfil, 2011, tres especies).

Como estrategia de investigación, en este trabajo se tomó una cronosecuencia de sucesión secundaria generada a partir de pastizales abandonados en áreas de bosque seco tropical, como un escenario experimental. En dicha cronosecuencia se estudiaron los atributos y las estrategias funcionales de las especies que se han establecido de manera natural, respondiendo a las condiciones limitantes o de estrés, y a la disponibilidad de recursos propios de cada estadio sucesional, desde zonas abandonadas sin vegetación hasta bosques

secundarios de diferentes edades y bosque maduro. Se buscó, en primer lugar, a partir de datos conocidos de variables físicas, generar ejes sintéticos que describan el gradiente microambiental que condiciona el establecimiento de las plántulas a lo largo de la cronosecuencia, y a su vez, evaluar la relación de este gradiente con variables estructurales descriptoras de la sucesión secundaria. Posteriormente, se exploraron los patrones de variación funcional para un conjunto de atributos morfológicos en un grupo de especies leñosas del BST, con el fin de ubicar los ejes principales de variación y las estrategias funcionales presentes, y se determinó la relevancia de los atributos y de las estrategias funcionales en el establecimiento exitoso de las especies a lo largo del gradiente microambiental descrito.

2. OBJETIVOS

El objetivo general de este estudio fue obtener información básica que permita identificar, a partir de los atributos funcionales de las plántulas, a las especies leñosas potencialmente útiles en diferentes escenarios de restauración ecológica del bosque seco tropical.

2.1 OBJETIVOS ESPECÍFICOS

1. Caracterizar el gradiente microambiental que condiciona el establecimiento de plántulas en áreas que representen diferentes niveles de recuperación del bosque seco tropical, e identificar algunos atributos estructurales indicadores del desarrollo de la vegetación que permitan describir dicho gradiente.
2. Estudiar los patrones de variación de atributos funcionales morfológicos (de raíz, tallo y hojas) e identificar grupos funcionales entre plántulas de especies leñosas.
3. Evaluar el éxito ecológico de las diferentes estrategias funcionales en la comunidad de plántulas a lo largo del gradiente ambiental presente en la sucesión secundaria.
4. Definir atributos funcionales morfológicos de fácil medición que sean indicadores del éxito potencial de las plántulas de diferentes especies leñosas en distintas condiciones ambientales.

3. HIPÓTESIS

Es posible identificar atributos funcionales indicadores del éxito ecológico de las plántulas a lo largo de los gradientes de condiciones del ambiente que se generan durante la sucesión secundaria en el bosque seco tropical, y por lo tanto se pueden usar estos atributos para seleccionar especies a introducir con fines de restauración en diferentes escenarios ambientales de degradación.

Para examinar tal hipótesis general se exploraron cuatro hipótesis particulares:

1. La variación de las condiciones del microambiente que tiene lugar durante la sucesión secundaria puede predecirse a partir de indicadores del desarrollo de la vegetación y de la edad de abandono de las parcelas.
2. Debido a que la variación en la disponibilidad de agua y el estrés hídrico son los factores más importantes que limitan el establecimiento de plántulas en el BST, se espera que los ejes principales de variación morfofuncional entre las especies serán los que estén relacionados con la capacidad de resistir la sequía vs. la capacidad de explotar el agua y otros recursos asociados con ella.
3. Las estrategias funcionales dominantes en la comunidad de plántulas cambiarán a lo largo del gradiente microambiental durante la sucesión secundaria, desde morfologías que sugieren una resistencia alta a la sequía en los ambientes más secos (etapas sucesionales tempranas), hasta morfologías que sugieren alta capacidad de explotación de recursos, en los ambientes más húmedos (etapas sucesionales tardías).
4. Dada la estrecha coordinación funcional entre tejidos y órganos de las plántulas, es posible detectar atributos de fácil medición en hojas, tallos o raíces que sean buenos indicadores de la estrategia funcional y del éxito relativo de cualquier especie en gradientes ambientales tan amplios como los generados por la sucesión secundaria a partir de pastizales degradados.

4. MÉTODOS

4.1 SISTEMA DE ESTUDIO

El presente estudio se enfocó en una cronosecuencia presente en la matriz de parches manejados y no manejados de la región de Chamela, municipio de La Huerta, Jalisco, y en 40 especies leñosas comunes en diferentes estadios de la sucesión.

4.1.1 *La región de Chamela*

En la región de Chamela el clima es cálido-semiseco, con una temperatura promedio anual de 24.6 °C y una precipitación media anual de 788 mm. La mayor parte de la precipitación (ca. 80%) tiene lugar entre julio y octubre, y la estación seca se presenta entre noviembre y mayo (García-Oliva et al., 1991). El paisaje está dominado por praderas, cultivos y bosques manejados (Burgos, 2004).

La vegetación dominante es el bosque seco tropical, caracterizado por árboles de baja estatura (máximo 12 m) y arbustos, desarrollada principalmente sobre las pendiente y crestas de colinas bajas (Segura et al., 2003), aunque se presentan bandas de bosque tropical subcaducifolio en zonas ribereñas de arroyos permanentes y transitorios (Lott, 1993). La mayor parte de la cobertura vegetal original ha sido sustituida por agro-ecosistemas, con plantaciones agrícolas en las zonas planas, y pastizales dominadas por pasto Guinea (*Panicum maximum* Jacq.) en las laderas (Burgos, 2004). El establecimiento de pastizales para ganado es la principal práctica agropecuaria, y representa cerca de 60% del total del área afectada por las actividades humanas en la región. La tala y quema es una práctica recurrente, y en general después de algunos años de uso los pastizales son abandonados y se desarrollan comunidades vegetales dominadas inicialmente por especies herbáceas y arbustos en los sitios abiertos (Burgos, 2004).

4.1.2 La cronosecuencia

La cronosecuencia comprende un conjunto de parcelas permanentes de investigación establecidas a partir de pastizales con diferente tiempo de abandono y parcelas de bosque maduro presentes en la Reserva de la Biosfera Chamela-Cuixmala (19°30'N, 105°03'O). El monitoreo de la vegetación se ha venido realizando desde 2005 por el proyecto MABOTRO (Martínez-Ramos et al., 2012). Las parcelas permanentes de 20 X 50 m están ubicadas en un área aproximada de 400 km², e incluyen tres categorías de edad de abandono al momento de su establecimiento: 0-1 años, 3-5 años y 10-12 años, con tres réplicas por categoría. En adelante estas categorías sucesionales serán denominadas como pastizales, estadios iniciales y estadios intermedios, respectivamente. El porcentaje de área en condiciones abiertas (pastizales activos, otros usos agrícolas y caminos) dentro de la matriz que rodea a las parcelas es 63% para los pastizales, 46% para los estadios iniciales y 31% para los estadios intermedios (Maza-Villalobos et al., 2011).

Los suelos sobre laderas con bosque conservado en la región han sido clasificados como Entisoles, es decir, suelos someros sobre materiales no consolidados, con texturas gruesas y bajo contenido de materia orgánica (3.5%) (ver referencias en Burgos, 2004). Estos suelos presentan una baja capacidad de almacenaje de agua, pues tienen una capacidad de campo limitada (20%) y son de poca profundidad (10 a 30 cm). Las laderas con pastizales muestran una mayor densidad aparente y menores concentración de carbono total y capacidad de infiltración inicial de agua, en relación con laderas equivalentes con bosque no perturbado (ver referencias en Burgos, 2004).

4.2 VARIABLES AMBIENTALES Y ESTRUCTURALES A LO LARGO DE LA CRONOSECUENCIA

Para caracterizar el gradiente microambiental físico a lo largo de la cronosecuencia estudiada, se utilizaron los datos recopilados por Pineda-García et al. (2013), quienes

hicieron mediciones de variables físicas en las parcelas experimentales de sucesión secundaria del BST. Las variables estudiadas incluyeron el contenido gravimétrico de agua en el suelo, la temperatura del aire, la humedad relativa y la temperatura del suelo, y el déficit de presión de vapor. El porcentaje de apertura del dosel y la densidad de árboles en cada parcela fueron tomados del estudio realizado por Maza-Villalobos et al. (2011). Para detalles de la metodología empleada en la medición de estas variables se recomienda ver estos estudios.

4.3 SELECCIÓN DE ESPECIES Y RECOLECCIÓN DE SEMILLAS

Basados en los censos de reclutas jóvenes (plantas de entre 30 y 100 cm de altura) realizados y proporcionados por Maza-Villalobos et al. (2012), se seleccionó un grupo de 40 especies leñosas (17 familias) comunes en sitios de diferente edad sucesional del bosque secundario y del bosque maduro (Tabla 2). Con base en los datos de vegetación disponibles y en reportes de la literatura, las especies fueron clasificadas en tres categorías de estatus sucesional teniendo en cuenta los ambientes donde se establecen los individuos jóvenes (Tabla 2):

- Maduras: sólo se establecen en bosques maduros, no se encuentran en bosques secundarios o pastizales.
- Secundarias: especies cuyos individuos jóvenes se establecen solamente en bosques secundarios, especialmente en los estadios iniciales.
- Generalistas: especies de bosque maduro que además pueden establecerse por regeneración natural en bosques secundarios o pastizales abandonados.

Tabla 2. Lista de especies leñosas evaluadas.

Espece	Familia	Forma de crecimiento	Estatus sucesional	Abreviatura
<i>Acacia farnesiana</i> Wall.	Fabaceae	Arbusto	Secundaria	Ac-far
<i>Acacia</i> sp.	Fabaceae	Arbusto	Secundaria	Ac-sp.
<i>Amphipterygium adstringens</i> Standl.	Julianaceae	Árbol	Madura	Am-ads
<i>Apoplanesia paniculada</i> C. Presl	Fabaceae	Árbol	Generalista	Ap-pan
<i>Astronium graveolens</i> Jacq.	Anacardiaceae	Árbol	Madura	As-gra
<i>Bursera arborea</i> (Rose) L. Riley	Burseraceae	Árbol	Madura	Bu-arb
<i>Bursera fagaroides</i> (Kunth) Engl.	Burseraceae	Árbol	Madura	Bu-fag
<i>Bursera instabilis</i> McVaugh & Rzed.	Burseraceae	Árbol	Madura	Bu-ins
<i>Caesalpinia caladenia</i> Standl.	Fabaceae	Arbusto	Secundaria	Ca-cal
<i>Caesalpinia coriaria</i> (Jacq.) Willd.	Fabaceae	Árbol	Generalista	Ca-cor
<i>Caesalpinia eriostachys</i> Benth.	Fabaceae	Árbol	Generalista	Ca-eri
<i>Caesalpinia platyloba</i> S. Watson	Fabaceae	Árbol	Generalista	Ca-pla
<i>Ceiba aesculifolia</i> (Kunth) Britten & Baker	Bombacaceae	Árbol	Madura	Ce-aes
<i>Ceiba grandiflora</i> Rose	Bombacaceae	Árbol	Generalista	Ce-gra
<i>Coccoloba barbadensis</i> Willd.	Polygonaceae	Árbol	Generalista	Coc-bar
<i>Coccoloba liebmanni</i> Lindau	Polygonaceae	Árbol	Generalista	Coc-lie
<i>Cochlospermum vitifolium</i> (Willd.) Spreng.	Cochlospermaceae	Árbol	Secundaria	Co-vit
<i>Cordia alliodora</i> (Ruiz & Pav.) Oken	Boraginaceae	Árbol	Generalista	Cor-alli
<i>Cordia dentata</i> Poir.	Boraginaceae	Árbol	Madura	Cor-den
<i>Cordia elaeagnoides</i> DC.	Boraginaceae	Árbol	Madura	Cor-ela
<i>Erythrina lanceolata</i> Standl.	Fabaceae	Árbol	Madura	Er-lan
<i>Gliricidia sepium</i> (Jacq.) Kunth ex Walp.	Fabaceae	Árbol	Generalista	Gl-sep
<i>Guaiacum coulteri</i> A. Gray	Zygophyllaceae	Árbol	Madura	Gu-cou
<i>Guazuma ulmifolia</i> Lam.	Sterculiaceae	Árbol	Secundaria	Gu-ulm
<i>Heliocarpus pallidus</i> Rose	Malvaceae	Árbol	Madura	He-pal
<i>Hintonia latiflora</i> (Sessé & Moc. ex DC.) Bullock	Rubiaceae	Árbol	Madura	Hi-lat
<i>Jatropha chamelensis</i> Pérez Jiménez	Euphorbiaceae	Árbol	Madura	Ja-cha
<i>Jatropha standleyi</i> Steyererm.	Euphorbiaceae	Árbol	Madura	Ja-sta
<i>Leguminosae</i> . sp.	Fabaceae	Árbol	Secundaria	Leg-sp.
<i>Lonchocarpus constrictus</i> Pittier	Fabaceae	Árbol	Generalista	Lo-con
<i>Lonchocarpus eriocarinalis</i> Micheli	Fabaceae	Árbol	Generalista	Lo-eri
<i>Lonchocarpus magallanesii</i> M. Sousa	Fabaceae	Árbol	Madura	Lo-mag
<i>Lysiloma microphyllum</i> Benth.	Fabaceae	Árbol	Generalista	Ly-mic
<i>Mimosa arenosa</i> (Willd.) Poir.	Fabaceae	Arbusto	Secundaria	Mi-are
<i>Piptadenia constricta</i> (Micheli & Rose ex Micheli) J.F. Macbr.	Fabaceae	Árbol	Generalista	Pi-con
<i>Plumeria rubra</i> L.	Apocynaceae	Árbol	Madura	Pl-rub
<i>Recchia mexicana</i> Moc. & Sessé ex DC.	Surianaceae	Árbol	Madura	Re-mex
<i>Ruprechtia fusca</i> Fernald	Polygonaceae	Árbol	Madura	Ru-fus
<i>Swietenia humilis</i> Zucc.	Meliaceae	Árbol	Madura	Sw-hum
<i>Tabebuia chrysantha</i> (Jacq.) G. Nicholson	Bignoniaceae	Árbol	Madura	Ta-chr

De cada especie se recolectaron semillas de por lo menos 10 individuos adultos, durante los picos de producción de frutos de cada una. La recolección de semillas se centró en individuos ubicados en áreas de bosque maduro de la Reserva de la Biosfera Chamela-Cuixmala, y en las parcelas permanentes de sucesión secundaria del proyecto MABOTRO ubicadas en los alrededores de esta reserva. Las semillas recolectadas fueron almacenadas en seco en bolsas de papel, a temperatura ambiente y en la sombra.

4.4 CRECIMIENTO DE PLÁNTULAS Y MEDICIÓN DE ATRIBUTOS MORFO-FUNCIONALES

Para explorar la variación de atributos funcionales morfológicos se plantaron individuos en invernadero en condiciones controladas. Mediante pruebas de germinación realizadas previamente, se establecieron los tiempos y porcentajes aproximados de germinación de cada especie, así como la necesidad de aplicar tratamientos pregerminativos. Para todas las semillas, el tratamiento pregerminativo consistió de hidratación durante 12 horas antes de la germinación, y de escarificación mecánica (*Acacia* sp., *A. farnesiana*, *Bursera arborea*, *Caesalpinia caladenia*, *C. eriostachys*, *C. platyloba*, *Cochlospermum vitifolium*, *Erythrina lanceolata*, *Gliricidia sepium*, *Jatropha chamelensis*, *J. standleyi*, *Leguminosae. sp. 1*, *Lonchocarpus eriocarinalis*, *L. magallanesii*, *Lysiloma microphyllum*, *Mimosa arenosa*, *Recchia mexicana*, *Tabebuia chrysantha*) o química (*Guazuma ulmifolia*) para algunas de las especies. Luego de la aplicación de los tratamientos y la hidratación de las semillas, éstas se colocaron en camas de arena en condiciones comunes dentro de un invernadero en el Centro de Investigaciones en Ecosistemas de la Universidad Nacional Autónoma de México, CIECO (Morelia, Michoacán).

Una vez que las plántulas emergieron, y con el primer par de hojas funcionales completamente desplegadas, se seleccionaron al azar 16 individuos de cada especie, ocho de los cuales fueron cosechados para obtener datos respecto a la biomasa de las plántulas al inicio del experimento. Las ocho plántulas restantes fueron retiradas cuidadosamente de

las camas de arena para medir en cada una la longitud de la raíz, la longitud del tallo y la longitud media de las hojas o de los folíolos, en el caso de las especies con hojas compuestas. Luego, cada plántula se transplantó a una maceta plástica de 14 cm de diámetro por 30 cm de alto (4.6 L) llena de arena. Las plántulas fueron mantenidas en el invernadero durante tres meses (entre agosto y noviembre de 2010) y el suelo de cada maceta se mantuvo en el punto de saturación durante la época de crecimiento.

Posteriormente, las plántulas fueron cosechadas después del período de crecimiento para la determinación de las variables morfológicas necesarias para la obtención de los atributos evaluados. En el invernadero, cada plántula fue extraída cuidadosamente de la maceta usando agua corriente a presión moderada para no dañar el sistema radicular, el cual luego fue lavado del mismo modo para remover las partículas de arena adheridas. Después de ser extraídas, las plántulas se transportaron inmediatamente al laboratorio para su procesamiento, donde a cada una se le midió la longitud del tallo y la profundidad máxima de la raíz con una regla. En el caso de las especies con cotiledones de reserva no fotosintéticos localizados por debajo o al nivel del suelo, el inicio de la raíz se ubicó justo por debajo de los cotiledones (Ricaño, 2007).

Cada plántula fue separada en sus distintos componentes (hojas, tallo y sistema radicular) y se procesó de la siguiente manera:

Hojas: se cuantificó el grosor de entre 10 y 15 hojas o folíolos sanos, haciendo de 1 a 5 mediciones en cada hoja o folíolo, dependiendo del tamaño, usando un micrómetro digital (0.00001 mm). Posteriormente, se obtuvo una imagen digital de todas las hojas expandidas y sanas, tomando en cuenta sólo la lámina foliar completamente extendida sin peciolo. Se seleccionaron entre 3 y 5 hojas de tamaño promedio de cada individuo, de las cuales se tomó una imagen por separado, y luego fueron puestas a hidratar entre hojas de papel húmedo durante un período de 12 horas para obtener su peso fresco a saturación. En el caso de las hojas compuestas, los folíolos y foliolulos fueron considerados como equivalentes funcionales de las hojas simples para la obtención de la imagen y del peso a

saturación. Las imágenes se tomaron en blanco y negro a una resolución de 200 ppp, usando un escáner de alta resolución (HP Laserjet 3670).

Raíces: para obtener una imagen digital del sistema radicular, las raíces se colocaron en una charola de vidrio con agua, donde fueron seccionadas con una navaja y separadas para evitar la sobreposición. La imagen se tomó en blanco y negro a una resolución de 400 ppp, con un escáner de alta resolución (Epson Expression 10000 XL). Posteriormente, los segmentos de raíces fueron secados para retirar el exceso de agua, separados según su diámetro en raíces finas (< 2 mm) y raíces gruesas (> 2 mm), y de las dos categorías se obtuvo el peso fresco.

Tallos: para determinar la densidad y el contenido de agua del tallo se tomó una sección de aproximadamente 3 cm de largo de la parte basal. Para calcular el volumen de cada fragmento se midió su longitud y diámetro en los dos extremos usando un vernier digital (0.001 mm). Cada fragmento fue sumergido en agua destilada durante un período de 24 h, luego retirado y secado para eliminar el exceso de humedad, y finalmente pesado para obtener su peso a saturación.

Una vez procesadas, las partes de cada individuo se colocaron en bolsas de papel y se secaron en un horno durante 48 horas a 65 °C, para obtener el peso seco. Los pesos en fresco y seco de los diferentes tejidos fueron obtenidos con una balanza analítica OHAUS modelo Adventure (Ohaus Corp. Parsippany, NJ, USA), con precisión de 0.0001 g. Para medir la longitud total del sistema radicular (discriminando entre raíces gruesas y finas), así como las áreas foliares, las imágenes de raíces y hojas se analizaron con el programa WinRHIZO (Regent Instruments, Inc, Neplean, ON, Canadá). A partir de los datos obtenidos se calcularon los siguientes atributos funcionales para cada plántula (ver en la Tabla 3 el listado de atributos con su correspondiente abreviatura):

1. Área foliar específica (AFE): es una medida de la superficie de captura de luz que una planta es capaz de desplegar por unidad de biomasa invertida en tejido foliar (Hunt, 1982). Morfológicamente, una hoja con mayor AFE es más eficiente capturando la luz.

$$AFE = AF / PF \text{ (cm}^2\text{/g)}$$

AF = área foliar, PF = peso seco de las hojas

2. Longitud radicular específica (LRE): es la relación entre la longitud y la biomasa radicular total, por lo que es el análogo, para el sistema radicular, del área foliar específica. Es un indicador de la eficiencia de captura de agua y/o nutrientes del suelo en términos de la capacidad de desplegar superficie radicular por unidad de biomasa asignada a las raíces (Comas y Eissenstat, 2004). Se calculó la longitud radicular específica para raíces finas.

$$LRE = LRT / PR \text{ (cm/g)}$$

LRT = longitud radicular total, PR = peso radicular

3. Fracción de área foliar (FAF): es la relación entre el área foliar total por unidad de peso seco de la planta. Refleja el tamaño de la superficie de captura de luz y asimilación de carbono en relación a la biomasa de la planta (Chiariello et al., 1989), y por lo tanto el esfuerzo de las plantas por mantener tasas fotosintéticas proporcionales a su biomasa total (Ricaño, 2007).

$$FAF = AFt / PT \text{ (cm}^2\text{/g)}$$

AFt = Área foliar total, PT = peso total de la planta

Para las especies con hojas compuestas, el valor de AFt se obtuvo a partir del valor de AFE obtenido previamente y el peso seco de todos los foliolos o foliolulos de cada plántula.

4. Contenido de masa seca de la hoja (CMSH): es la relación entre la biomasa seca y el peso fresco o de saturación de la hoja (Wilson et al., 1999). Es una medida de la densidad de las hojas y refleja la cantidad de hemicelulosa y celulosa con respecto a la del citoplasma en el tejido foliar (Garnier y Laurent, 1994).

$$CMSH = PS / PF \text{ (g/g)}$$

PS = peso seco, PF = peso fresco

5. Contenido de agua en tallo y raíces (CAT y CAR): expresa como porcentaje la relación entre el contenido hídrico o la capacidad de almacenar agua del tejido y la biomasa seca.

$$CA = (PF - PS) / PS \times 100 (\%)$$

6. Tamaño mínimo de unidad fotosintética (TUF): es el área promedio de la unidad fotosintética mínima expresado en unidades de área (cm²), la cual corresponde a hojas en el caso de las especies con hojas enteras, y a los foliolos o foliolulos en las especies con hojas compuestas.

7. Densidad del tallo (DT): relación entre la biomasa seca y el volumen de una sección del tallo.

$$DT = PS / V \text{ (g/cm}^3\text{)}$$

8. Cociente raíz/vástago (R/V): es una medida del patrón de asignación de biomasa a las estructuras de absorción de agua y nutrimentos con respecto a las estructuras de captura de luz y asimilación de carbono (Hunt, 1982).

$$R/V = PR / PPA$$

PR = peso seco del sistema radicular, PPA = peso seco de la parte aérea

9. Cociente de profundidad radicular máxima / área foliar total (PRM/AF): es la relación entre la profundidad máxima alcanzada por el sistema radicular respecto al área fotosintética total (cm/cm²). Esta medida refleja la eficiencia de las plantas para desplegar sus raíces en sentido vertical en relación a su superficie de pérdida de agua y asimilación de carbono (Paz, 2003).

10. Cociente de longitud radicular total / área foliar total (LRT/AF): expresa la longitud de raíz desplegada por unidad de área foliar (cm/cm²). El cociente indica la relación entre el despliegue de superficies de captura de luz y carbono, y de superficies de captura de agua y nutrimentos (Paz, 2003).

11. Grosor de las hojas (mm): es el grosor promedio de una hoja o foliolo de una especie (mm). El grosor es un indicador de la fuerza física o la resistencia al daño mecánico de las hojas y está relacionado con la palatabilidad, la eficiencia fotosintética y el equilibrio térmico (Lohbeck et al., 2012).

Tabla 3. Atributos funcionales evaluados

Órgano	Atributo funcional	Abreviatura	Unidades
Hoja	Área foliar específica	AFE	cm ² /g
Hoja	Contenido de masa seca de la hoja	CMSH	g/g
Hoja	Tamaño mínimo de unidad fotosintética	TUF	cm ²
Hoja	Grosor de las hojas	GH	mm
Raíz	Longitud radicular específica	LRE	cm/g
Raíz	Profundidad radicular máxima	PRM	cm
Raíz	Contenido de agua en raíces	CAR	%
Tallo	Contenido de agua en el tallo	CAT	%
Tallo	Densidad del tallo	DT	g/cm ³
Toda la planta	Fracción de área foliar	FAF	cm ² /g
Toda la planta	Cociente raíz / vástago	R/V	g/g
Toda la planta	Cociente de profundidad radicular máxima / área foliar total	(PRM/AF)	cm/cm ²
Toda la planta	Cociente de longitud radicular total / área foliar total	(LR/AF)	cm/cm ²

4.5 RECOLECCIÓN DE INDIVIDUOS EN CAMPO

Con el fin de hacer comparaciones entre plántulas que crecieron en el invernadero e individuos recolectados en el campo, se seleccionó un conjunto de 11 especies nuevas para incluir en el análisis de variación funcional (Tabla 4). La selección de las nuevas especies se realizó teniendo en cuenta los censos de vegetación realizados como parte del proyecto MABOTRO, y fueron clasificadas según su estatus sucesional de la misma forma que las especies que crecieron en el invernadero. De cada especie se recolectaron ocho individuos de entre 20 y 40 cm de altura. La recolección se realizó en las parcelas de sucesión secundaria al inicio de la época de lluvias en junio de 2011.

Tabla 4. Lista de especies leñosas recolectadas en campo.

Especie	Familia	Forma de crecimiento	Estatus sucesional	Abreviatura
<i>Bauhinia pauletia</i> Pers.	Fabaceae	Árbol	Secundaria	Ba-pau
<i>Croton alamosanus</i> Rose	Euphorbiaceae	Árbol	Madura	Cro-ala
<i>Croton pseudoniveus</i> Lundell	Euphorbiaceae	Arbusto	Generalista	Cro-pse
<i>Croton suberosus</i> Kunth	Zygophyllaceae	Arbusto	Generalista	Cro-sub
<i>Haematoxylum brasiletto</i> H. Karst.	Fabaceae	Árbol	Generalista	Ha-bra
<i>Jatropha malacophylla</i> Standl.	Euphorbiaceae	Árbol	Madura	Ja-mal
<i>Mimosa acantholoba</i> (Humb. & Bonpl. ex Willd.) Poir.	Fabaceae	Arbusto	Secundaria	Mi-aca
<i>Rauvolfia tetraphylla</i> L.	Apocynaceae	Arbusto	Secundaria	Ra-tet
<i>Senna</i> sp.	Fabaceae	Arbusto	Generalista	Se-sp.
<i>Spondias purpurea</i> L.	Anacardiaceae	Árbol	Generalista	Sp-pur
<i>Zapoteca Formosa</i> (Kunth) H.M. Hern.	Fabaceae	Árbol	Generalista	Za-for

A todos los individuos recolectados se les midió la longitud del tallo y la profundidad máxima de la raíz con una regla. Posteriormente, cada uno fue seccionado en sus distintos componentes, y se procesó de la misma manera que las plántulas que crecieron en invernadero. Debido a problemas logísticos para extraer el sistema radicular, los atributos relacionados con las raíces finas no fueron evaluados en las plantas obtenidas en el campo.

4.6 ANÁLISIS ESTADÍSTICOS

Con el fin de definir ejes multivariados que sinteticen los gradientes de variación microambiental a lo largo de la cronosecuencia, se realizó un Análisis de Componentes Principales (ACP) usando como datos a los valores promedio por parcela de las cinco variables físicas: contenido de agua en el suelo, temperatura del aire, humedad relativa, temperatura del suelo y déficit de presión de vapor. Posteriormente se examinó si los descriptores sencillos del desarrollo de la vegetación son buenos indicadores del microambiente que experimentan las plántulas, utilizando análisis de correlación de Pearson entre el eje microambiental sintético obtenido y el porcentaje de apertura del dosel, la densidad de árboles y la edad de abandono de las parcelas.

Los análisis estadísticos relacionados con la variación funcional de las especies se realizaron usando los promedios de los valores de cada atributo funcional por especie. En primer lugar, se empleó estadística descriptiva para explorar los niveles de variación intra e interespecífica en cada atributo funcional. Para evaluar las correlaciones y los patrones de covariación entre pares de atributos y en su conjunto, así como para determinar la identidad funcional de las especies, se usaron análisis de correlación de Pearson y se realizó un Análisis de Componentes Principales (ACP), esto para las plantas que crecieron en el invernadero y para las obtenidas en campo. Posteriormente, con base en el peso relativo de los atributos funcionales en los ejes principales 1 y 2, se determinó el conjunto de atributos que definen los ejes principales de la variación funcional y se identificaron estrategias. Asimismo, se determinó cuáles atributos son los mejores indicadores de las estrategias funcionales de las plantas mediante correlaciones entre los ejes principales del ACP y los atributos individuales.

Para evaluar los patrones de variación morfo-funcional de la comunidad de plántulas con respecto a la variación en las condiciones del microambiente en los diferentes estadios sucesionales se hicieron tres análisis. En el primero se realizaron análisis de regresión entre las variables ambientales y los valores promedio de los atributos morfo-funcionales ponderados por la abundancia relativa de las especies presentes en cada parcela (métrica comúnmente conocida como medias comunitarias ponderadas del atributo funcional, Garnier et al., 2004). En el segundo, se realizaron análisis de regresión entre los dos primeros ejes sintéticos de la variación morfo-funcional en las especies (obtenidos a partir del ACP de los valores del atributo), y el primer eje principal de variación ambiental a lo largo de la cronosecuencia (obtenido a partir del ACP para las variables ambientales). En estas regresiones para cada especie, los puntajes del ACP fueron ponderados por su abundancia relativa en cada parcela; de esta forma, los valores (X) representan los valores que toma el eje sintético ambiental en la parcela (i), y los valores (Y) representan las medias ponderadas de los puntajes del ACP para las especies presentes en cada parcela. En el tercero, para evaluar si hay diferencias en el perfil funcional de las especies de diferente

estatus sucesional (Tabla 2), se realizó una prueba no-paramétrica de Kruskal-Wallis usando el valor de las especies obtenido en cada uno de los dos ejes sintéticos de variación morfo-funcional y para los atributos considerados informativos de las estrategias funcionales. En estos análisis no se utilizó una ponderación por la abundancia de las especies. Todos los análisis estadísticos se llevaron a cabo con el programa JMP 8.0 (SAS Institute, 2009).

5. RESULTADOS

5.1 VARIACIÓN AMBIENTAL A LO LARGO DE LA CRONOSECUENCIA

Los resultados obtenidos previamente por Pineda-García et al. (2013) indican que existe una gran variación en las condiciones microambientales entre las 12 parcelas de vegetación secundaria y de bosque maduro de la cronosecuencia estudiada. Entre las 12 parcelas, la temperatura del suelo varía entre 25.5 y 47.2 °C, la temperatura del aire entre 27.0 y 39.4 °C, el contenido de agua del suelo entre 2.3 y 10.3%, el déficit de presión de vapor entre 0.6 y 4.5 Kpa, y la humedad relativa entre 37.0 y 84.1%. Estos gradientes de las variables físicas a lo largo de la cronosecuencia indican que a medida que avanza la sucesión secundaria a partir del abandono de campos agrícolas en el BST, y se desarrolla la cobertura del dosel, el ambiente abiótico que las plántulas deben enfrentar durante su establecimiento y crecimiento, va de condiciones de alta radiación y temperatura y baja humedad, a ambientes más sombreados, relativamente más frescos y menos secos (Figura 1).

5.1.2 *Análisis multivariado*

El análisis multivariado mostró correlaciones fuertes entre todas las variables microambientales medidas. El componente principal 1 explicó 84 % de la variación y todas las variables contribuyeron con altos puntajes a éste (Figura 2, Tabla 5). Este componente se relacionó de forma positiva con aumentos en la temperatura del suelo, la temperatura del aire y el déficit de presión de vapor, y negativamente con la humedad relativa y el contenido de agua en el suelo. El contenido de agua del suelo fue la variable física correlacionada más débilmente con el resto de las variables físicas. Dado el fuerte poder explicativo del primer componente extraído en el análisis, éste es un buen eje sintético descriptor del gradiente de variación microambiental a lo largo de la cronosecuencia. Al analizar cuáles variables estructurales descriptoras de la sucesión vegetal se asocian con el

gradiente de variación microambiental, se detectó que la apertura del dosel fue el mejor indicador de este gradiente, explicando 64 % de la variación del eje sintético, seguido por la densidad de árboles, y en menor grado la edad de abandono, la cual explicó sólo 40 % de la variación en el ambiente físico a lo largo del gradiente sucesional (Tabla 6).

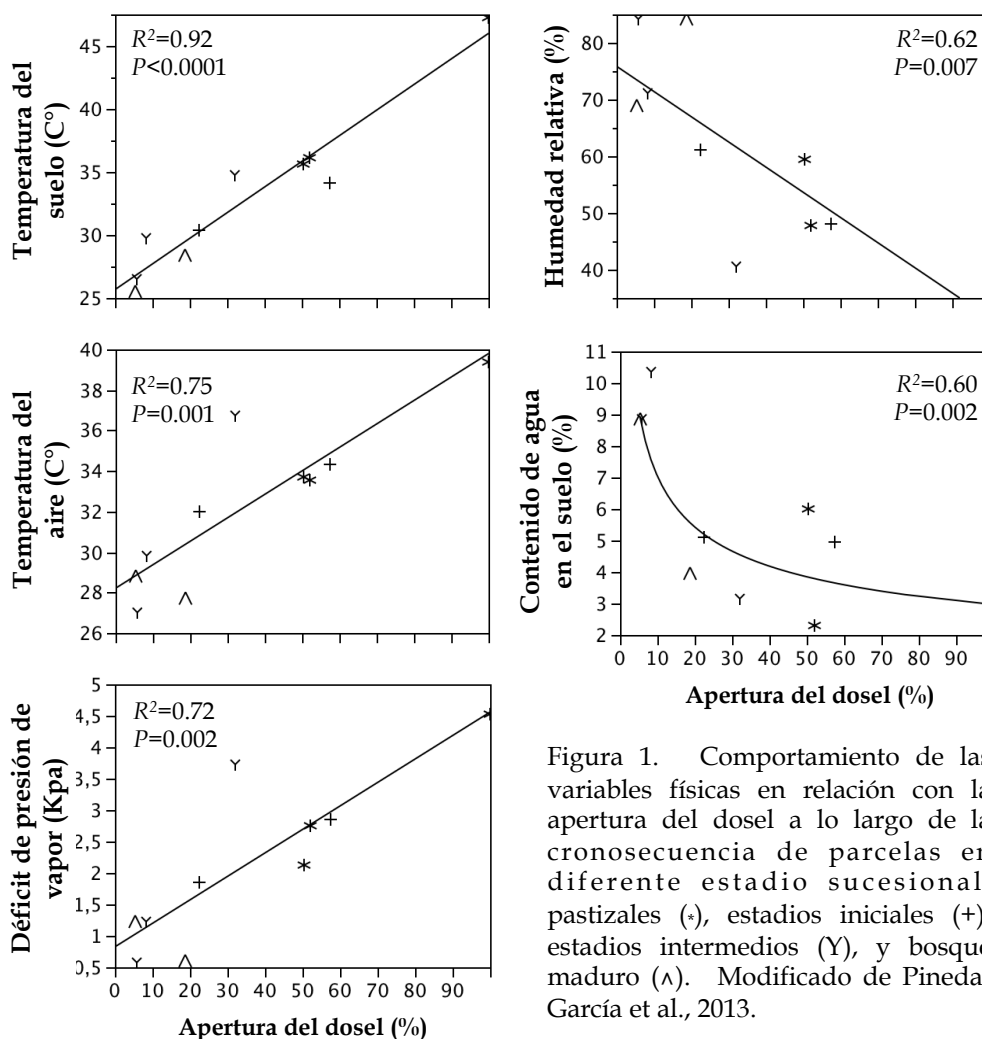


Figura 1. Comportamiento de las variables físicas en relación con la apertura del dosel a lo largo de la cronosecuencia de parcelas en diferente estadio sucesional: pastizales (*), estadios iniciales (+), estadios intermedios (Y), y bosque maduro (Λ). Modificado de Pineda-García et al., 2013.

Tabla 5. Pesos de las variables físicas dentro de los componentes 1 y 2 del ACP.

Variable	Eje 1	Eje 2
Temperatura del suelo	0.9265	0.0581
Temperatura del aire	0.9839	0.1191
Humedad relativa	-0.9472	-0.1883
Contenido de agua en el suelo	-0.7199	0.6921
Déficit de presión de vapor	0.9798	0.1520

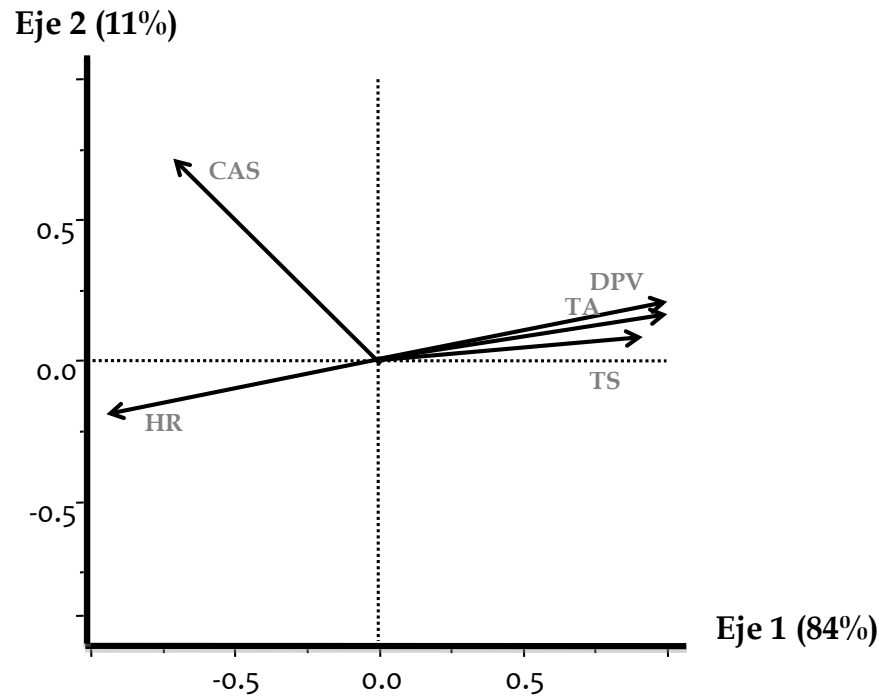


Figura 2. Ordenación por medio de un análisis de componentes principales, que muestra la relación de las variables ambientales con los dos ejes principales. Entre paréntesis se indica el porcentaje de variación explicado por cada eje. HR, humedad relativa. CAS, contenido de agua en el suelo. TA, temperatura del aire. DPV, déficit de presión de vapor. TS, temperatura del suelo.

Tabla 6. Correlaciones entre las variables estructurales descriptoras de la sucesión ambiental, y la variable sintética descriptora del gradiente microambiental (Eje 1 del ACP entre variables físicas).

Variable	r	P	R ²
Apertura del dosel	0.80	0.006	0.64
Densidad de árboles	0.64	0.044	0.42
Edad de abandono	0.62	0.051	0.40

5.2 COVARIACIÓN ENTRE ATRIBUTOS FUNCIONALES

5.2.1 Correlaciones pareadas entre atributos funcionales

Las variables indicadoras de la relación entre la biomasa seca y los contenidos de agua en diferentes órganos de la planta mostraron las correlaciones más fuertes ($R^2 > 0.60$, $P < 0.0001$; Tabla 7).

Tabla 7. Correlaciones de Pearson pareadas entre los atributos evaluados. Sólo se muestran las correlaciones significativas para N = 40 especies. AFE, Área foliar específica. LRE, Longitud radicular específica. FAF, Fracción de área foliar. CMSH, Contenido de masa seca de la hoja. CAT, contenido de agua en tallo. CAR, contenido de agua en raíz. TUF, Tamaño mínimo de unidad fotosintética. GH, grosor promedio de las hojas. DT, densidad del tallo. PRM/AF, Cociente de profundidad radicular máxima/área foliar. LR/AF, Cociente de longitud radicular total/área foliar. PRM, profundidad radicular máxima.

Variable 1	Variable 2	<i>r</i>	<i>P</i>
AFE	FAF	0.57	0.0001
CMSH	CAR	-0.82	<0.0001
CMSH	CAT	-0.78	<0.0001
CMSH	DT	0.62	0.0002
CMSH	GH	-0.62	0.0002
CMSH	PRM	0.51	0.0036
CMSH	TUF	-0.43	0.0200
TUF	CAR	0.51	0.0038
TUF	CAT	0.45	0.0100
GH	CAT	0.61	0.0003
GH	CAR	0.47	0.0100
LRE	LR/AF	0.69	<0.0001
LRE	PRM/AF	0.63	<0.0001
LRE	FAF	0.58	0.0001
LRE	DT	-0.51	0.0011
LRE	PRM	-0.44	0.0100
PRM	DT	0.73	<0.0001
PRM	CAT	-0.63	0.0002
PRM	PRM/AF	-0.46	0.0031
PRM	FAF	-0.34	0.0300
CAR	CAT	0.71	<0.0001
CAR	DT	-0.54	0.0022
DT	CAT	-0.65	0.0001
DT	FAF	-0.45	0.0039
DT	PRM/AF	-0.41	0.0100
FAF	PRM/AF	0.38	0.0100
PRM/AF	LR/AF	0.75	<0.0001

El contenido de masa seca de las hojas (CMSH) se correlacionó de forma negativa con el contenido de agua en el tallo (CAT) y en la raíz (CAR) (Tabla 7). El área foliar específica (AFE) sólo se correlacionó positivamente con la fracción de área foliar (FAF), mientras que la longitud radicular específica (LRE) lo estuvo con la FAF, los cocientes LR/AF (longitud radicular fina/área foliar total) y PRM/AF (profundidad radicular máxima/área foliar

total), y de manera negativa con la densidad del tallo (DT), y la profundidad radicular máxima (PRM) (Tabla 7). El cociente raíz/vástago (R/V) no se correlacionó significativamente con ningún otro atributo, ni de hojas, tallos, raíces o la planta completa, por lo que no se incluyó en los análisis multivariados.

5.2.2 *Análisis multivariado*

El análisis de componentes principales mostró una fuerte coordinación entre grupos de atributos de las hojas, los tallos y las raíces, así como de la planta completa (los dos primeros ejes principales explicaron 63% de la variación). El primer componente explicó 36% de la variación y se correlacionó positivamente con las variables que reflejan el contenido de agua en los tejidos de la plántula, el contenido de agua en el tallo (CAT) y el contenido de agua en la raíz (CAR), y con el grosor de las hojas (GH) y el tamaño mínimo de unidad fotosintética (TUF). Este componente se relacionó negativamente con las variables que indican un mayor contenido de masa seca de las hojas y mayor densidad del tallo (CMSH y DT) (Figura 3).

El segundo componente explicó 27% de la varianza total y se relacionó positivamente con las variables que reflejan el despliegue de superficies de captura de recursos por arriba y por debajo del suelo, incluyendo el cociente entre profundidad radicular máxima y área foliar (PRM/AF) y el cociente entre longitud radicular de raíces finas y área foliar (LR/AF). Asimismo, se relacionó de manera positiva con aquellas variables que reflejan la relación entre superficie y biomasa de los tejidos, área foliar específica (AFE), longitud radicular específica (LRE), y con la fracción de área foliar (FAF), la cual expresa la relación entre la superficie total de captura de luz y la biomasa de la planta (Figura 3, Tabla 8).

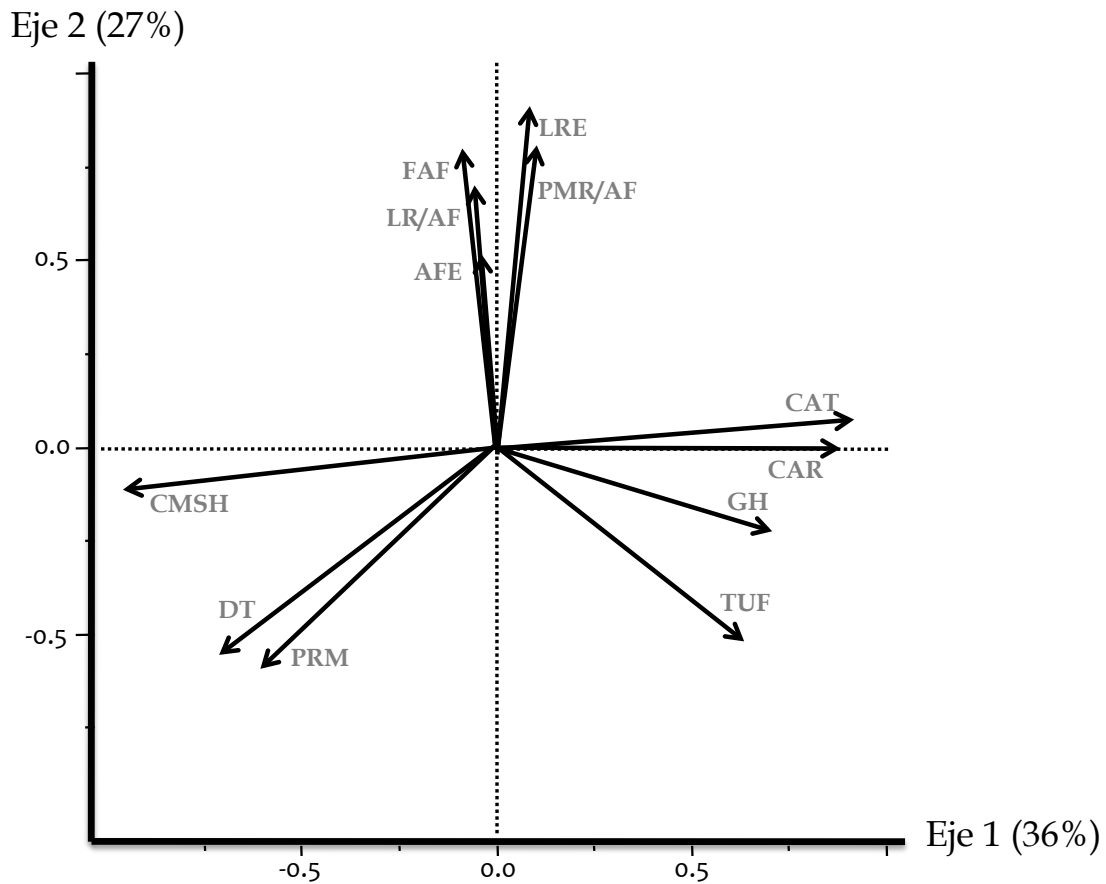


Figura 3. Ordenación por medio análisis de componentes principales que muestra los patrones de covariación entre atributos funcionales. Entre paréntesis se indica el porcentaje de variación explicada por cada eje. Los vectores indican la dirección y magnitud de la correlación de cada atributo con cada eje. AFE, Área foliar específica. LRE, Longitud radicular específica. FAF, Fracción de área foliar. CMSH, Contenido de masa seca de la hoja. CAT, contenido de agua en tallo. CAR, contenido de agua en raíz. TUF, Tamaño mínimo de unidad fotosintética. GH, grosor promedio de las hojas. DT, densidad del tallo. PRM/AF, Cociente de profundidad radicular máxima/área foliar. LR/AF, Cociente de longitud radicular total/área foliar. PRM, profundidad radicular máxima.

A partir de los dos primeros componentes resultantes del ACP se obtuvieron dos ejes de covariación continua de los atributos funcionales: la dispersión de las especies sobre estos ejes indicó una variación continua de las estrategias funcionales de las plántulas, especialmente sobre el primer eje, el cual indica el estatus de contenido hídrico y la densidad de los tejidos. En los extremos de los dos ejes se pueden distinguir tres grupos de especies que representan los perfiles más contrastantes de los tipos de estrategia funcional observados (Figura 4).

Tabla 8. Pesos de los atributos funcionales dentro de los componentes 1 y 2 del ACP. Se resaltan los valores de las variables más fuertemente correlacionadas con los componentes.

Atributo	Eje 1	Eje 2
AFE	-0.020053	0.491828
CMSH	-0.906636	-0.097114
TUF	0.6067416	-0.484156
GH	0.7099065	-0.221224
LRE	0.101326	0.8610381
PRM	-0.574475	-0.559274
CAR	0.8535907	0.0071384
CAT	0.9124133	0.083754
DT	-0.701123	-0.550105
FAF	-0.089122	0.7573504
PRM/AF	0.0892143	0.7948011
LR/AF	-0.036094	0.6376516

El grupo 1, ubicado en el extremo positivo del primer eje, incluye especies como *Plumeria rubra*, *Erythrina lanceolata* y *Jatropha chamelensis*, y está definido por un alto contenido de agua en los tejidos (CAT y CAR), unidades fotosintéticas mínimas grandes y tallos poco densos (valores bajos de DT y de CMSH). Hacia el extremo negativo del primer eje se encuentran las especies del grupo 2 que se caracterizan, al contrario de las anteriores, por tener unidades mínimas fotosintéticas pequeñas, altos valores de densidad de los tallos y altos valores de contenido de masa seca en las hojas, siendo especies representativas leguminosas como *Lysiloma microphyllum*, *Mimosa arenosa*, *Caesalpinia coriaria* y *Caesalpinia eriostachys*. En el grupo 3, ubicado hacia el extremo positivo del segundo eje de covariación funcional, las especies presentan valores altos de AFE y LRE (hojas y raíces delgadas o poco densas), así como valores altos de PRM/AF y LR/AF. Estas especies representan una estrategia funcional que maximiza la superficie de captura de recursos con respecto a la inversión en biomasa de raíces y hojas, y a su vez despliegan un mayor sistema radicular (longitud de raíces finas y profundidad radicular máxima) con respecto al área foliar total. Son características del tercer grupo especies como *Heliocarpus pallidus*, *Hintonia latiflora* y *Apoplanesia paniculata*.

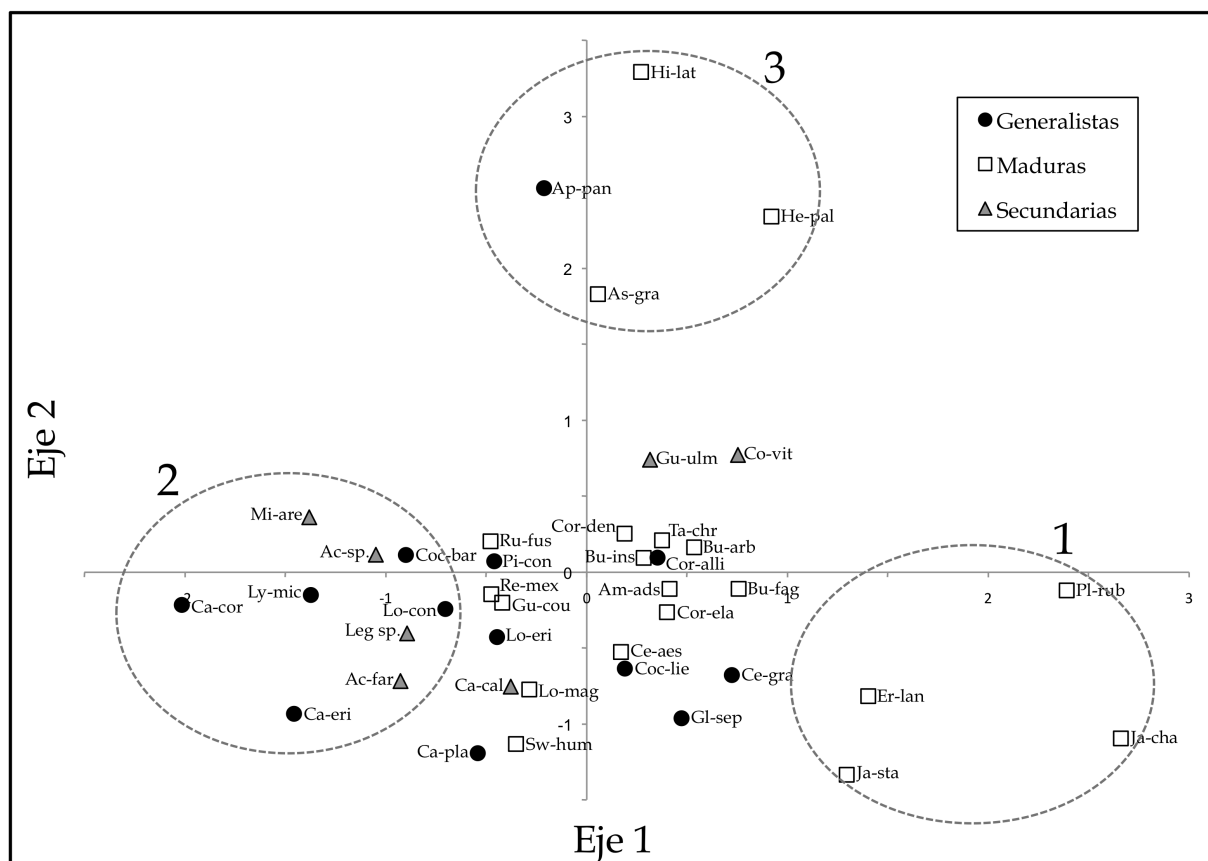


Figura 4. Relación entre las especies evaluadas y los componentes 1 y 2 del ACP. Se señalan las especies representativas dentro de los grupos 1, 2 y 3. Las especies se encuentran diferenciadas según su estatus sucesional. Ac-far: *Acacia farnesiana*. Ac-sp.: *Acacia sp.* Am-ads: *Amphipterygium adstringens*. Ap-pan: *Apoplanesia paniculada*. As-gra: *Astronium graveolens*. Bu-arb: *Bursera arborea*. Bu-fag: *Bursera fagaroides*. Bu-ins: *Bursera instabilis*. Ca-cal: *Caesalpinia caladenia*. Ca-cor: *Caesalpinia coriaria*. Ca-eri: *Caesalpinia eriostachys*. Ca-pla: *Caesalpinia platyloba*. Ce-aes: *Ceiba aesculifolia*. Ce-gra: *Ceiba grandiflora*. Coc-bar: *Coccoloba barbadensis*. Coc-lie: *Coccoloba liebmannii*. Co-vit: *Cochlospermum vitifolium*. Cor-alli: *Cordia alliodora*. Cor-ela: *Cordia elaeagnoides*. Er-lan: *Erythrina lanceolata*. Gl-sep: *Gliricidia sepium*. Gu-cou: *Guaiacum coulteri*. Gu-ulm: *Guazuma ulmifolia*. He-pal: *Heliocarpus pallidus*. Hi-lat: *Hintonia latiflora*. Ja-cha: *Jatropha chamelensis*. Ja-sta: *Jatropha standleyi*. Leg-sp.: *Leguminosae. sp.* Lo-con: *Lonchocarpus constrictus*. Lo-eri: *Lonchocarpus eriocarinalis*. Lo-mag: *Lonchocarpus magallanesii*. Ly-mic: *Lysiloma microphyllum*. Mi-are: *Mimosa arenosa*. Pi-con: *Piptadenia constricta*. Pl-rub: *Plumeria rubra*. Re-mex: *Recchia mexicana*. Ru-fus: *Ruprechtia fusca*. Sw-hum: *Swietenia humilis*. Ta-chr: *Tabebuia chrysantha*.

5.2.3 Exploración de variables indicadoras de estrategias funcionales

Para definir cuáles atributos pueden ser buenos indicadores del tipo de estrategia funcional de las especies, se analizó la correlación entre los atributos CMSH y CAT y el componente 1 del ACP, y entre las variables LRE y FAF y el componente 2 (Figuras 5 y 6). Las variables incluidas en este análisis se seleccionaron por estar entre las que más contribuyeron a los

dos componentes del ACP (Tabla 8). El contenido de masa seca de la hoja y el contenido de agua en el tallo se correlacionaron fuertemente con la estrategia funcional de las especies definida por el eje principal 1 (81% y 83%, Figura 5), y la longitud radicular específica con las estrategias definidas por el eje principal 2 (70%, Figura 6).

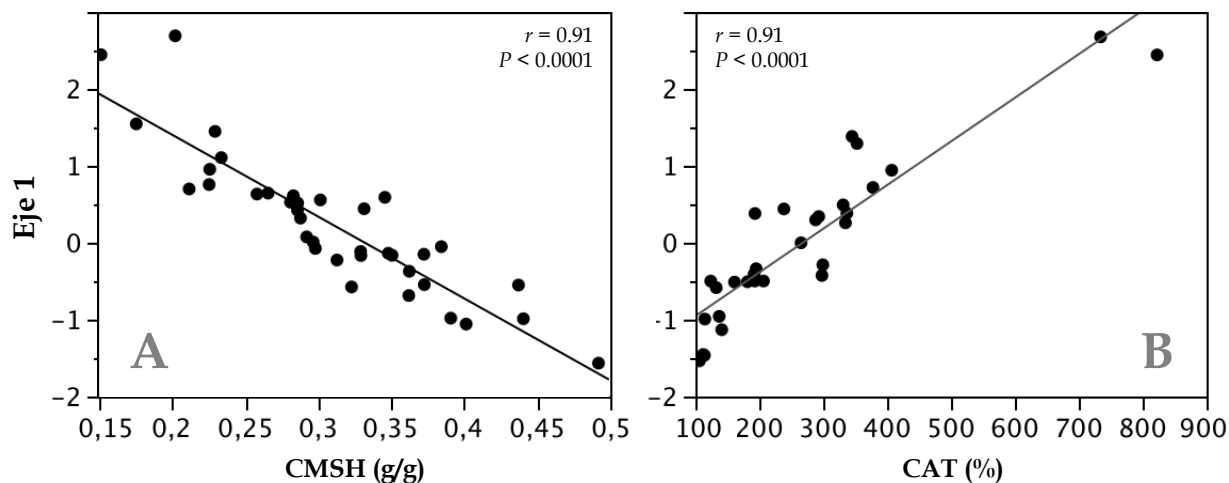


Figura 5. Correlación lineal entre el contenido de masa seca de las hojas, CSMH (A) y el contenido de agua en el tallo, CAT (B) con el eje funcional 1 obtenido a partir del ACP.

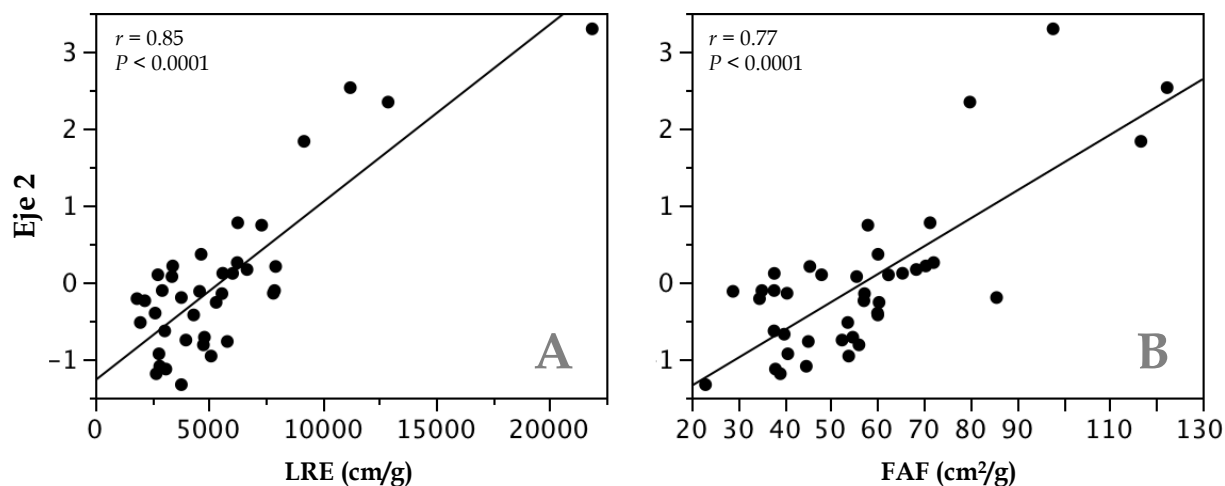


Figura 6. Correlación lineal entre la longitud radicular específica de raíces finas, LRE (A) y la fracción de área foliar, FAF (B) con el eje funcional 2 obtenido a partir del ACP.

5.2.4 Covariación entre atributos funcionales en plántulas del campo

De manera general, el resultado del análisis de la covariación entre atributos funcionales de las plántulas colectadas en campo fue muy similar al detectado en las plántulas que crecieron en invernadero. Los dos primeros componentes del ACP explicaron 77% de la variación de los datos (Figura 7). El primer componente explicó 58% de la variación y se relacionó positivamente con el contenido de agua en el tallo (CAT), el tamaño mínimo de unidad fotosintética (TUF) y el grosor de las hojas (GH). Este componente se relacionó de manera negativa con las variables que indican un mayor contenido de masa seca de las hojas y mayor densidad del tallo (CMSH y DT) (Figura 7, Tabla 9). El segundo componente explicó 19% de la variación y se relacionó negativamente con el CMSH, y positivamente con el área foliar específica (AFE), la cual fue la única variable que expresó la relación entre superficie y biomasa que se incluyó en el análisis.

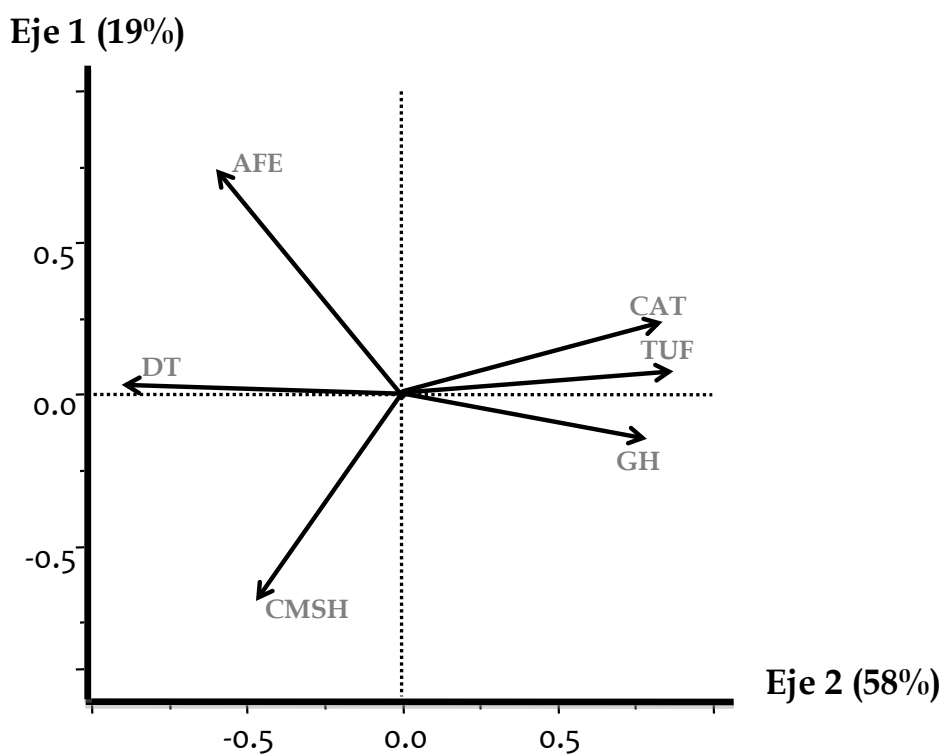


Figura 7. Ordenación por medio análisis de componentes principales que muestra los patrones de covariación entre atributos funcionales de las plántulas cosechadas en campo. Entre paréntesis se indica el porcentaje de variación explicado por cada eje principal. Los vectores indican la dirección y magnitud de la correlación de cada atributo con cada eje. AFE, Área foliar específica. CMSH, Contenido de masa seca de la hoja. CAT, contenido de agua en tallo. TUF, Tamaño mínimo de unidad fotosintética. GH, grosor promedio de las hojas. DT, densidad del tallo.

Tabla 9. Pesos de las variables en los componentes 1 y 2 del ACP. Se resaltan los valores de las variables más fuertemente correlacionadas con los componentes.

Atributo	Eje 1	Eje 2
AFE	-0.5636	0.7246
CMSH	-0.4723	-0.7088
TUF	0.8763	0.0568
GH	0.8146	-0.1567
CAT	0.8397	0.2329
DT	-0.9035	0.0488

5.3 RELACIÓN SUCESIONAL ENTRE ATRIBUTOS Y ESTRATEGIAS FUNCIONALES Y LA VARIACIÓN AMBIENTAL

5.3.1 *Relación entre los gradientes ambientales y los atributos y estrategias funcionales*

Al analizar cómo cambian los valores promedio por parcela de cada atributo funcional en relación a las variables microambientales, se detectó que fueron principalmente los atributos relacionados con el contenido de agua y de densidad de los tejidos (contenido de masa seca en las hojas, contenido de agua en el tallo, densidad del tallo) los que presentaron relaciones significativas con algunas de las variables físicas, junto con la profundidad radicular máxima y la fracción de área foliar (Tabla 10). La fuerza de estas relaciones varió entre 57% y 83%. El contenido de masa seca en las hojas promedio de la comunidad de individuos jóvenes mostró las relaciones más fuertes con todas las variables microambientales, y fue el único atributo relacionado con todas ellas. El eje sintético de variación en el ambiente estuvo relacionado fuertemente de manera positiva con el contenido de masa seca en las hojas, la profundidad radicular máxima y la densidad del tallo, y de forma negativa con el contenido de agua en el tallo y la fracción de área foliar (Tabla 10). El contenido de agua en el tallo se relacionó positivamente con la temperatura del aire y el déficit de presión de vapor, pero con una tendencia relativamente débil ($R^2 =$

0.33 y $R^2 = 0.36$, respectivamente), y no mostró relaciones significativas con las otras variables del microambiente. La FAF, atributo propuesto como indicador de la estrategia explotadora, sólo estuvo relacionado con la humedad relativa y el déficit de presión de vapor, además de estarlo con el eje ambiental sintético (Tabla 10).

Tabla 10. Regresiones ponderadas de los atributos funcionales en la comunidad de individuos jóvenes (30-100 cm) con respecto a la variación ambiental a lo largo de la cronosecuencia. Se señalan en negritas las regresiones significativas. La relación entre CMSH y la humedad relativa, el contenido de agua en el suelo y el déficit de presión de vapor no es de tipo lineal. TS, temperatura del suelo. TA, temperatura del aire. HR, humedad relativa. CAS, contenido de agua en el suelo. DPV, déficit de presión de vapor.

Atributo		TS	TA	HR	CAS	DPV	Eje ambiental sintético
AFE	R^2	0.0784	0.0784	0.2304	0.1521	0.1681	0.16
	P	0.3652	0.3606	0.1092	0.2137	0.1876	0.1948
CMSH	R^2	0.4761	0.4489	0.6889	0.4225	0.5929	0.5776
	P	0.0125	0.0162	0.0054	0.0234	0.0187	0.0045
TUF	R^2	0.0289	0.04	0.01	0.0289	0.04	0.0324
	P	0.5954	0.555	0.7788	0.6169	0.5258	0.5808
GH	R^2	0.04	0.09	0.04	0.09	0.0289	0.0625
	P	0.5406	0.3557	0.5498	0.3537	0.5627	0.4353
LRE	R^2	0.0484	0.1024	0.0529	0.0676	0.0484	0.0324
	P	0.4656	0.3069	0.47	0.3953	0.4897	0.5665
PRM	R^2	0.3844	0.5041	0.4225	0.2401	0.5041	0.49
	P	0.0338	0.0089	0.022	0.1101	0.0083	0.0112
CAR	R^2	0.0196	0.04	0.0009	0.0289	0.0049	0.0049
	P	0.672	0.5571	0.9327	0.5708	0.8232	0.8383
CAT	R^2	0.2809	0.3249	0.3249	0.1024	0.36	0.3364
	P	0.0726	0.0496	0.0524	0.3011	0.038	0.0489
DT	R^2	0.2916	0.3481	0.36	0.04	0.4096	0.3364
	P	0.0668	0.0421	0.0388	0.523	0.0252	0.0487
FAF	R^2	0.2401	0.3136	0.5184	0.1681	0.4489	0.3969
	P	0.1021	0.0578	0.0074	0.1778	0.0158	0.027
PRM/AF	R^2	0.16	0.2601	0.1369	0.01	0.2025	0.1681
	P	0.1939	0.0907	0.2283	0.7516	0.146	0.1804
LR/AF	R^2	0.0289	0.0676	0.0025	0.0009	0.0196	0.0196
	P	0.5817	0.3957	0.8887	0.9176	0.6394	0.6597

5.3.2 Correlaciones entre los ejes de variación funcional y el eje de variación microambiental

Se encontraron relaciones negativas entre los dos ejes principales de variación funcional descritos, y el eje de variación ambiental (Figura 8). Estas relaciones describen la importancia ecológica relativa de las estrategias relacionadas con la resistencia a la sequía y con la eficiencia para explotar recursos, con respecto a la variación en el estrés hídrico y térmico que impone el ambiente.

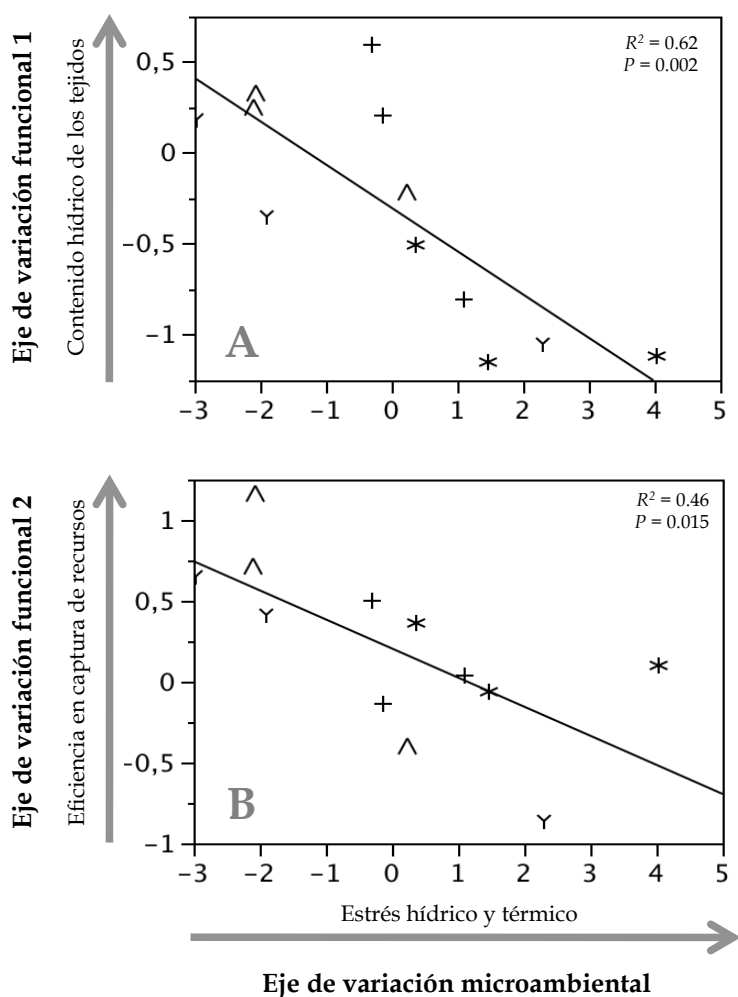


Figura 8. Relaciones entre los ejes de variación funcional y el eje de variación microambiental, a lo largo de la cronosecuencia de parcelas de diferente estadio sucesional: pastizales (*), estadios iniciales (+), estadios intermedios (Y) y bosque maduro (^).

En el caso del eje funcional 1, relacionado con el estatus hídrico de los tejidos, la relación con la variación ambiental indica que las especies con un mayor contenido de agua en sus

tejidos son relativamente más importantes en los ambientes con un menor estrés hídrico y térmico, mientras que las especies con tejidos más densos lo son en ambientes donde las condiciones son más estresantes para las plantas (Figura 8A). Por su parte, la relación entre el eje funcional 2, relacionado con la eficiencia para explotar recursos, y el eje de variación ambiental indica que las especies que despliegan mayor superficie de captura de recursos con respecto a la masa de sus tejidos son relativamente más importantes en ambientes con menor estrés hídrico y térmico (Figura 8B).

5.3.3 Comparación de estrategias funcionales entre grupos de diferente estatus sucesional

Se observaron diferencias significativas entre las especies de diferente estatus sucesional por el valor que ocupan sobre el eje funcional 1 (Kruskal-Wallis $X^2 = 10.3$, $P = 0.0056$), pero no en el eje funcional 2 (Kruskal-Wallis $X^2 = 1.76$, $P = 0.4142$) (Figura 9). A su vez, hubo diferencias significativas en los valores promedio del contenido de masa seca de las hojas (Kruskal-Wallis $X^2 = 11.80$, $P = 0.0027$), profundidad radicular máxima (Kruskal-Wallis $X^2 = 9.54$, $P = 0.0085$), densidad del tallo (Kruskal-Wallis $X^2 = 11.47$, $P = 0.0032$), tamaño mínimo de unidad fotosintética (Kruskal-Wallis $X^2 = 11.47$, $P = 0.0032$) y contenido de agua en el tallo (Kruskal-Wallis $X^2 = 11.47$, $P = 0.0032$) entre las especies de diferente estatus sucesional (Figura 10). No hubo diferencias significativas para los valores promedio de los demás atributos evaluados, entre los grupos sucesionales (Kruskal-Wallis $X^2 < 5.58$, $P > 0.0615$).

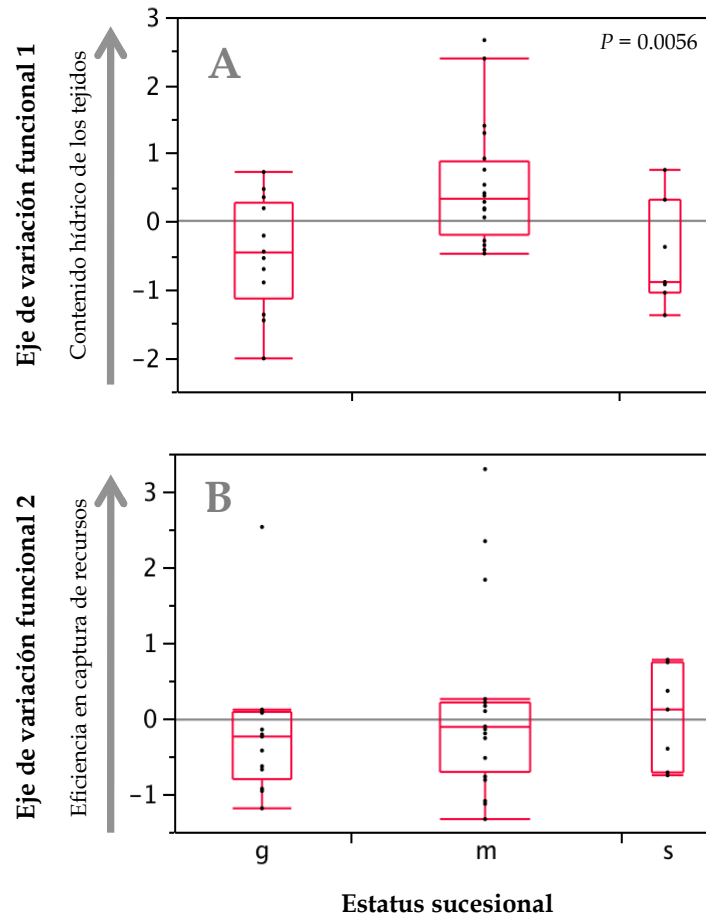


Figura 9. Comparación entre los grupos de diferente estatus sucesional g: generalistas, m: maduras, y s: secundarias, con respecto a la posición de cada especie sobre los ejes principales de variación morfofuncional 1 y 2 (Figuras A y B, respectivamente).

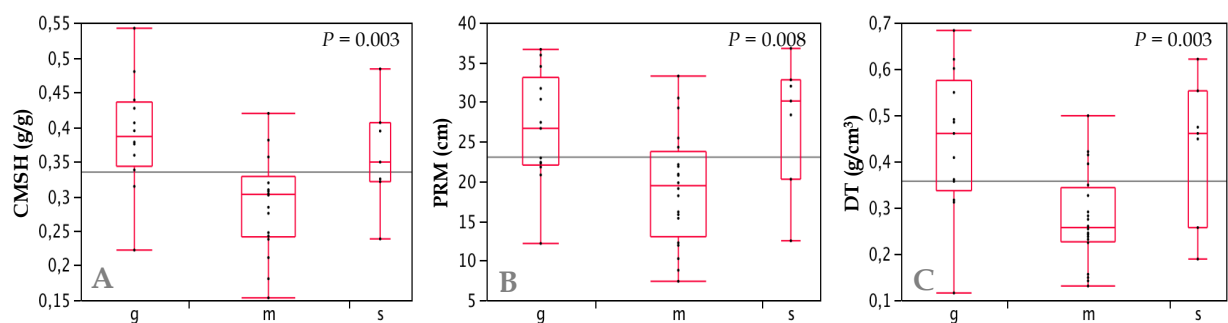


Figura 10. Comparación entre los grupos de diferente estatus sucesional g: generalistas, m: maduras, y s: secundarias, con respecto a los valores de los atributos contenido de masa seca en las hojas (A), profundidad radicular máxima (B), y densidad del tallo (C).

6. DISCUSIÓN

6.1 VARIACIÓN AMBIENTAL A LO LARGO DE LA CRONOSECUENCIA

En el presente estudio se construyó un eje sintético descriptor del gradiente de variación en las condiciones microambientales a lo largo de una cronosecuencia de sucesión secundaria del BST, y se detectó que algunas variables del desarrollo de la vegetación, como el porcentaje de apertura del dosel y en menor medida la densidad de árboles, son buenos indicadores de dicho gradiente. En paisajes sucesionales secundarios del BST, la apertura del dosel es un indicador de las barreras que el ambiente impone para el desempeño de las plántulas; sitios con cobertura baja son más calientes y secos, e imponen más riesgos de sequía, en tanto que sitios con mayor cobertura ofrecen condiciones menos estresantes para las plántulas, pero pueden imponer limitaciones por sombra. Este resultado indica, por lo tanto, que para fines de restauración ecológica en ambientes degradados y secundarios del bosque seco tropical es posible inferir cuáles barreras podrían limitar el establecimiento exitoso de las plántulas a partir de una medida de la apertura del dosel, y con base en esto tomar decisiones sobre las acciones más adecuadas y el tipo de especies que pueden ser utilizadas en estas acciones.

La edad sucesional no resultó ser un buen indicador de las condiciones microambientales. Si bien las parcelas de abandono reciente presentan en general condiciones de mayor estrés hídrico y térmico para las plántulas en comparación con los sitios sucesionalmente más avanzados y de bosque maduro, existe una variación ambiental grande entre parcelas de edades similares. Es posible que tal variación se deba en parte a la incertidumbre en la estimación de la edad de abandono de los sitios y a factores como las diferencias en la historia previa de uso, la presencia de vegetación remanente alrededor de las parcelas, los procesos de colonización inicial durante la sucesión y el grado de fragmentación del paisaje, entre otros, que pueden afectar fuertemente el desarrollo estructural del bosque y

por lo tanto del microambiente en cada parcela (Lieberman y Li, 1992; Guariguata y Ostertag, 2001; Lebrija et al., 2008).

6.2 EJES PRINCIPALES DE VARIACIÓN FUNCIONAL Y CARACTERIZACIÓN DE ESTRATEGIAS FUNCIONALES

Los patrones de covariación observados entre los atributos morfofuncionales evaluados reflejan la forma en la que diferentes tejidos y órganos de las plántulas se encuentran coordinados en su funcionamiento, y también definen los ejes principales de variación funcional a lo largo de los cuales se puede ubicar la forma en que las distintas especies explotan y usan los recursos por arriba y por debajo del suelo, es decir su estrategia funcional. A su vez, la capacidad potencial de cada especie para enfrentar factores de estrés ambiental puede ser inferida a partir de los valores particulares de un conjunto de atributos morfológicos ubicados en el espacio funcional de la comunidad (Paz, 2003).

Los análisis pareados y multivariados de correlación indican que en las plántulas de especies leñosas del bosque tropical seco evaluadas se presentan dos ejes de variación funcional principales. En el primer eje se encontró una variación coordinada entre el contenido de agua en todos los tejidos (hojas, tallos y raíces), que varía de manera inversa con la densidad de los tejidos y su contenido de masa seca. Estos patrones de correlación han sido reportados previamente en las plántulas de bosques tropicales húmedos y secos (Poorter y Markesteijn, 2008). Este resultado sugiere una disyuntiva funcional entre dos estrategias para resistir la sequía, una relacionada con almacenar reservas de agua en los tejidos para retrasar el efecto de la sequía en el suelo, y otra del desarrollo de tejidos más densos, que reducen la vulnerabilidad a la cavitación del xilema (Meinzer et al., 2008; Pineda-García et al., 2013).

Las asociaciones positivas del tamaño de la unidad mínima fotosintética y del el grosor de la hoja, con los contenidos de agua en los tejidos, también indican la disyuntiva entre

tolerancia y almacenamiento como adaptaciones para resistir la sequía. Por un lado, un tamaño pequeño de hoja ha sido señalado como una adaptación a la sequía, pues las hojas pequeñas presentan mayor ramificación de venas vasculares y por tanto mayor redundancia hidráulica y menor riesgo de falla hidráulica (Scoffoni et al., 2011). Por otro lado, para el BST, el grosor de las hojas parece estar directamente relacionado con la cantidad de agua que éstas contienen, indicando que hojas gruesas confieren una alta resistencia a la sequía vía el uso de almacenes de agua en las mismas, particularmente en especies con hojas grandes.

Un segundo eje principal de covariación entre los atributos indica una disyuntiva entre la capacidad de explotar recursos, en particular agua y luz, y la capacidad de hacer un uso conservador de los mismos, maximizando la persistencia de los tejidos. De esta manera, las especies que tienen raíces finas muy delgadas o poco densas con alta eficiencia morfológica para capturar agua y nutrientes (LRE alta) también presentan hojas relativamente delgadas o poco densas, con una eficiencia alta para capturar la luz (AFE alta), y una mayor inversión en tejido fotosintético al nivel de toda la planta (FAF alta), así como una alta capacidad del sistema radicular para suplir al tejido productivo en pie (altos valores de LRT/AFT y PRM/AFT). Las especies que presentan este conjunto de características parecen tener una capacidad elevada para capturar y utilizar recursos. Al contrario, las especies con eficiencia y capacidad bajas para capturar recursos por arriba y por debajo del suelo (con valores bajos de AFE, FAF, LRE, LRT/AFT y PRM/AFT), tienden a presentar tejidos (hojas, tallos y raíces), más densos, con menor eficiencia en el despliegue de superficies, pero con una mayor inversión en la persistencia de los tejidos, y por lo tanto con una mayor capacidad para conservar el carbono y los recursos fijados en éstos, así como una mayor resistencia a condiciones de estrés. Además, hojas, tallos y raíces densos, con una alta inversión en fibras, son menos susceptibles a los ataques de herbívoros y patógenos (Coley y Barone, 1996). La existencia de un eje de variación funcional que implica una disyuntiva entre la capacidad de explotar o la capacidad de tolerar el estrés parece ser general para bosques tropicales, como lo indica la concordancia con estudios

previos basados tanto en atributos funcionales aéreos (Lebrija-Trejos et al., 2010 Lohbeck et al., 2012), como aéreos y subterráneos (Ricaño, 2007; Poorter y Markesteijn, 2008).

Un aspecto interesante en el presente estudio se refiere a las correlaciones entre la profundidad máxima de la raíz y otros atributos funcionales. En particular, se detectó que las especies con altos contenidos de agua en sus tejidos y raíces finas muy delgadas (LRE alta), presentan raíces más bien superficiales. Esto sugiere disyuntivas entre dos mecanismos alternativos para resistir la sequía en el suelo; almacenar agua en los tejidos vs. favorecer el acceso al agua a mayor profundidad en el suelo, y aumentar la capacidad de captura de agua en la superficie vs. la captura a profundidad (Eissenstat, 1997). Se han observado evidencias de estas dos disyuntivas previamente en el bosque tropical seco en Chamela (H. Paz y colaboradores, datos no publicados) y en un bosque húmedo en la región de Chajul, Chiapas (Ricaño, 2007).

De esta manera, con base en el espacio morfofuncional generado, fue posible detectar tres tipos de estrategias funcionales que representan tres polos a lo largo de los dos ejes principales de covariación obtenidos, estos son: especies almacenadoras de agua, especies tolerantes a la sequía y especies explotadoras de recursos. Las especies almacenadoras, potencialmente resistentes a la sequía, se caracterizan por tener altos contenidos hídricos en los tejidos (hojas, tallo y raíz), bajos contenidos de materia seca en hojas y tallos poco densos, así como hojas o folíolos grandes y gruesos (valores altos de TUF y GH). Las especies que presentan una estrategia de tolerancia a la sequía exhiben los atributos opuestos a las especies almacenadoras, es decir, presentan tejidos muy densos y hojas o folíolos pequeños y delgados. Cabe resaltar que las especies de ambos grupos tienen un potencial alto para resistir a la sequía, unas mediante el uso de almacenes de agua que les permiten evitar el estrés hídrico, y otras mediante la presencia de tejidos de conducción tolerantes a la falla hidráulica. Por otra parte, si bien las especies pertenecientes a estos dos grupos desarrollan sistemas radiculares relativamente extensos, éstos difieren en la profundidad máxima, siendo que las especies almacenadoras tienen raíces superficiales

mientras que las raíces de las especies tolerantes llegan a alcanzar mayor profundidad. Dos especies que ejemplifican esta diferencia son *Erythrina lanceolata* y *Recchia mexicana* (con raíces superficiales y raíces profundas, respectivamente).

Al igual que las especies almacenadoras, las especies explotadoras no presentan raíces profundas, sino que más bien se caracterizan por desarrollar raíces muy finas que maximizan la absorción de los recursos por debajo del suelo. Además, presentan hojas delgadas que maximizan la captura de luz en relación con la biomasa invertida en las hojas (valores altos de AFE), mientras que los valores altos de los cocientes entre la longitud radicular y el área foliar, y entre la profundidad radicular máxima y el área foliar, indican una buena capacidad del sistema radicular para proveer a las hojas de agua y nutrientes. Un aspecto interesante de las especies explotadoras es que presentan atributos funcionales que sugieren una resistencia baja a la sequía, pues sus maderas no son densas y por lo tanto son más vulnerables a la cavitación, y tampoco tienen tallos almacenadores de agua que permitan retrasar el estrés hídrico. Especies representativas de esta estrategia explotadora son *Hintonia latifolia*, *Apoplanesia paniculata*, *Astronium graveolens* y *Heliocarpus pallidus*.

Es preciso señalar que los grupos funcionales definidos aquí son divisiones arbitrarias que describen los patrones más extremos sobre ejes de covariación que reflejan una variación continua de los atributos. La distribución de las especies a lo largo de estos ejes indica que existe un continuo de estrategias funcionales de las plántulas, el cual debe estar relacionado con la heterogeneidad tanto espacial (microambientes) como temporal (estaciones y tiempo de sucesión), en los ambientes secundarios del BST.

Los patrones de covariación entre los atributos de las plántulas cosechadas en campo definieron los dos mismos ejes de variación encontrados en las especies que crecieron en el invernadero, y se puede concluir que los grupos funcionales descritos previamente se mantienen, a pesar de que la magnitud de los valores absolutos de ciertas variables haya sido diferente entre los dos grupos de plántulas. Específicamente, los valores promedio de

área foliar específica (AFE) son mayores y los contenidos promedio de materia seca en las hojas (CMSH) presentan valores más bajos en las plántulas del campo respecto a las del invernadero.

6.3 RELACIÓN SUCESIONAL ENTRE ATRIBUTOS Y ESTRATEGIAS FUNCIONALES Y LA VARIACIÓN AMBIENTAL

En el presente estudio se planteó la hipótesis de que el perfil funcional de la comunidad al nivel de las plántulas cambia a lo largo de la sucesión en respuesta al gradiente principal de estrés hídrico y térmico. En particular, se hizo la predicción de que las especies con morfologías que indican una alta resistencia a la sequía y a temperaturas altas dominarían las primeras etapas sucesionales, en tanto que las especies con atributos indicadores de una alta capacidad para explotar recursos, particularmente la luz, dominarían las etapas más avanzadas del gradiente sucesional. En general, los resultados obtenidos apoyaron dicha hipótesis, a partir de la correlación negativa entre el eje multivariado que sintetiza la importancia ecológica de la estrategia funcional explotadora de recursos y el eje que expresa el aumento coordinado del estrés hídrico y térmico. Al comparar los grupos de especies de diferente estatus sucesional, no se encontró una relación clara entre el eje que representa la disyuntiva funcional entre la eficiencia para explotar recursos vs. la capacidad para resistir el estrés, y el éxito ecológico en diferentes estadios de la sucesión. Esto puede deberse a que la clasificación de las especies sólo se basó en la incidencia (presencia/ausencia) de las especies en cada grupo sucesional y no en una medida del éxito relativo de las especies en estos grupos.

La expresión de la disyuntiva funcional entre la capacidad de las plantas para explotar los recursos vs. resistir el estrés ambiental parece ser un fenómeno general en las zonas tropicales secas, y se ha documentado no sólo a nivel de las plántulas en el gradiente sucesional secundario (Pineda-García et al., 2013), sino también en el bosque prístino (Poorter y Markensteijn, 2008) y en la fase de adultos (Lebrija-Trejos et al., 2011; Álvarez-

Añorve, 2012; Fu et al., 2012; Méndez-Alonzo et al., 2012). El patrón general es que las estrategias que confieren una resistencia alta al estrés hídrico y/o térmico son más exitosas en los ambientes más secos y calientes, como los que se presentan en los pastizales abandonados y en las primeras etapas de la sucesión secundaria de las regiones del trópico seco, en tanto que las estrategias que sugieren alta capacidad para explotar recursos, particularmente luz, son más exitosas en etapas con mayor desarrollo de la cobertura vegetal, donde las condiciones del sotobosque imponen menor riesgo de sequía y probablemente permiten que haya tasas más altas de crecimiento de las plantas.

Un hallazgo particularmente interesante es la existencia de una gama amplia de estrategias para resistir la sequía, dada la distribución continua de las especies sobre el eje relacionado con este aspecto del desempeño ecológico, y que la importancia relativa de estas estrategias en la comunidad de plántulas parece cambiar a lo largo del gradiente sucesional. Esto se infiere a partir de la correlación negativa entre el eje multivariado que sintetiza la importancia ecológica de las estrategias almacenadora vs. tolerante, con respecto al eje que expresa el gradiente de variación microambiental. A su vez, a partir de la comparación entre grupos de diferente estatus sucesional, que mostró una tendencia de las especies restringidas a los ambientes maduros a exhibir estrategias de tipo almacenador, mientras que las especies que se establecen en ambientes secundarios y las generalistas exhiben estrategias de tipo tolerante. En síntesis, las especies que presentan una estrategia de tipo tolerante a la sequía, con tejidos (tallos y hojas) densos y resistentes a la desecación, parecen ser más exitosas en los ambientes con mayor estrés térmico e hídrico (estadios tempranos de la sucesión secundaria). Por su parte, las especies que retardan o evaden los efectos de la sequía vía la utilización de reservas de agua, al igual que las especies explotadoras de recursos, parecen ser más importantes en ambientes de menor estrés (estadios avanzados y bosque maduro).

Los alcances del presente estudio no permiten discernir por qué se presenta esta segregación de estrategias a lo largo del gradiente sucesional, pero se pueden plantear

varias hipótesis. Por ejemplo, es posible que las especies almacenadoras no prosperen en los sitios con más riesgo de sequía, debido a que tienden a tener raíces superficiales, lo cual las hace más vulnerables a la desecación, especialmente en etapas muy tempranas de su desarrollo, antes de que acumulen reservas suficientes de agua (Pineda-García et al., 2013). Además, la presencia de unidades foliares grandes y gruesas en estas especies puede hacer el tejido foliar más vulnerable al estrés térmico (ver Álvarez-Añorve et al., 2012), en cuyo caso, las especies almacenadoras podrían ser especialmente favorecidas en ambientes con mayor desarrollo de la vegetación y donde haya micrositos con sombra parcial que reduzcan el riesgo de daño. Estos micrositos pueden ser más seguros para las plántulas, porque la sombra contrarresta la limitación de agua en los períodos de poca precipitación y reduce la desecación de semillas y plántulas recién emergidas (Lieberman y Li, 1992; Ray y Brown, 1995; Gerhardt, 1996; McLaren y McDonald, 2003). Finalmente, es posible además que las especies almacenadoras de agua no se dispersen de manera efectiva a sitios abiertos debido a que tienden a presentar semillas grandes y, por lo tanto, un bajo potencial de dispersión (H. Paz y colaboradores, datos no publicados).

Una de las restricciones para la recuperación de los ambientes tempranos después de disturbios antrópicos sostenidos y de largo plazo como la roza, tumba y quema de y el establecimiento de pastizales, es el deterioro de la capacidad del sistema para retener agua (Burgos, 2004). En suelos con baja capacidad de retención de agua, los patrones irregulares en las lluvias, característicos del BST pueden ocasionar mayores fluctuaciones en la disponibilidad de agua. Estos suelos se secan muy rápido y alcanzan un estado de desecación extrema durante la época seca, el cual se interrumpe abruptamente al inicio de las lluvias, por lo que en la transición entre secas y lluvias se pueden presentar oscilaciones extremas de disponibilidad de agua, potencialmente perjudiciales para la supervivencia de las plántulas (Blain y Kellman, 1991). Es probable que los atributos relacionados con una estrategia funcional del tipo tolerante, como la presencia de tallos densos y el desarrollo de raíces profundas y densas, sean más eficaces para hacer frente a estas fluctuaciones extremas en la disponibilidad de agua, e incrementen la resistencia a la cavitación del

xilema (Markesteyjn y Poorter, 2009; Pineda-García et al., 2013), al permitir a las plántulas mejorar su acceso al agua en las capas profundas del suelo, donde está disponible la mayor parte de este recurso durante los periodos sin precipitación (Markesteyjn et al., 2010).

Es preciso resaltar que varias de las especies de estrategia funcional tolerante son leguminosas (p. ej: *Mimosa arenosa*, *Lysiloma microphyllum*, *Caesalpinia coriaria*, *Caesalpinia eriostachys* y *Acacia farnesiana*). Se ha registrado que algunas especies de leguminosas son comunes e incluso dominantes en los estadios iniciales de la sucesión secundaria del BST (Lebrija-Trejos et al., 2008). Además de los atributos relacionados con el establecimiento de las plántulas, esto puede estar relacionado con atributos de las semillas de estas especies que las harían más resistentes a las condiciones de mayor temperatura y menor humedad de los ambientes sucesionales iniciales, como la presencia de tegumentos impermeables, y la mayor longevidad asociada a este atributo (Ray y Brown, 1995). Los nódulos fijadores de nitrógeno presentes en algunas especies de leguminosas podría significar otra ventaja para el establecimiento de las plántulas en los estadios iniciales de la sucesión, pues compensarían bajos niveles de este elemento en suelos muy empobrecidos (Vázquez-Yanes y Batis, 1996).

Si bien las estrategias funcionales de las especies fueron caracterizadas tomando en cuenta todos los atributos aquí estudiados, un resultado notable es que tres atributos parecen tener especial relevancia en el éxito ecológico de las especies a lo largo del gradiente ambiental. Éstos fueron el contenido de masa seca de las hojas, la profundidad máxima de la raíz y la densidad del tallo, atributos que en su conjunto indican una alta resistencia a la sequía. Este resultado está relacionado con el hecho de que en el trópico seco la disponibilidad de agua es el principal factor que influye sobre la germinación y el establecimiento de las plántulas, y a su vez, la posterior supervivencia requiere de la habilidad para hacer frente al estrés hídrico y evitar la desecación durante los periodos de sequía (Lieberman y Li, 1992; Rincón y Huante, 1993; Ray y Brown, 1995; Gerhardt, 1996; Khurana y Singh, 2001). Como resultado, las estrategias funcionales involucran

adaptaciones fisiológicas, morfológicas y anatómicas energéticamente costosas, directamente enfocadas en incrementar la obtención de agua o reducir su pérdida (McLaren y McDonald, 2003; Markesteijn y Poorter, 2009; Markesteijn et al., 2010). La fuerte correlación entre los tres atributos indicados y variables microambientales como el déficit de vapor de agua y la temperatura del aire, así como con el eje que sintetiza el gradiente de variación en el ambiente, indica que estos atributos clave pueden ser buenos indicadores del éxito ecológico de las especies en el gradiente microambiental. A su vez, los resultados obtenidos al comparar los valores promedio de masa seca de las hojas, profundidad máxima de la raíz y densidad del tallo entre los grupos de especies de diferente estatus sucesional, indican que existe una tendencia en las especies generalistas y de ambientes secundarios a tener valores mayores de estos atributos que las especies restringidas al bosque maduro.

6.4 SELECCIÓN DE ESPECIES ÚTILES EN LA RESTAURACIÓN ECOLÓGICA DEL BOSQUE SECO TROPICAL A PARTIR DE ATRIBUTOS FUNCIONALES DE LAS PLÁNTULAS

6.4.1 Utilidad de los atributos funcionales para la selección de especies

En conjunto, los resultados obtenidos en este estudio sugieren que es posible utilizar el conocimiento de los atributos y las estrategias funcionales para inferir el éxito potencial de las plántulas y plantones de diferentes especies del bosque seco tropical en el gradiente de riesgo de desecación que se expresa en los escenarios de degradación ambiental y posible restauración ecológica. Tres resultados principales indican esto. Primero, el hallazgo de una fuerte estructura de coordinación entre atributos morfológicos funcionales asociados a los tres principales órganos de las plantas (hojas, tallos y raíces). Segundo, un ajuste fuerte entre las estrategias funcionales y el gradiente ambiental físico indicador del riesgo de

estrés hídrico-térmico, el cual explicó entre 46% y 62% de la dominancia en las estrategias funcionales de las plántulas. Tercero, el hallazgo de tres atributos funcionales de fácil medición con un alto poder informativo de las estrategias funcionales de las especies y de su éxito relativo a lo largo del gradiente ambiental.

Este conocimiento abre la posibilidad de seleccionar especies adecuadas para restaurar sitios degradados y ambientes secundarios a partir del conjunto de las especies nativas que existen en las regiones del trópico seco, expandiendo de manera significativa el banco de especies potencialmente útiles. Por ejemplo, las especies evaluadas de estatus generalista, que crecen en todo el gradiente sucesional y son por supuesto de gran interés para la restauración, tienden a presentar atributos relacionados con una estrategia de tipo tolerante, como tallos y hojas densas, hojas finamente segmentadas con unidades mínimas fotosintéticas muy pequeñas, y raíces profundas. Esto sugiere que muchas especies del bosque maduro que comparten estas características podrían también ser exitosas en etapas tempranas del gradiente sucesional, y ser consideradas para restaurar ambientes degradados, aun cuando normalmente no se presentan en estos sitios, probablemente por limitaciones de dispersión. Se proporciona de esta manera información básica de utilidad en los programas que busquen recuperar la cobertura vegetal y la diversidad de especies en ambientes perturbados. Debe tenerse en cuenta además, que las estrategias de restauración apropiadas para un sitio particular deben considerar además del nivel de degradación o de regeneración natural, la tasa de recuperación o el nivel de similitud con la composición de especies del bosque nativo que se deseen obtener (Aide et al., 2000).

La disponibilidad de herramientas sencillas para la selección de especies que puedan ser introducidas a partir del estadio de plántula en los sitios a restaurar, resulta de gran utilidad teniendo en cuenta la gran diversidad de especies del BST, el bajo número de especies que actualmente se propagan en los viveros en México (Bonfil y Trejo, 2010), así como el alto grado de amenaza bajo el que se encuentra este ecosistema en la actualidad (Rincón et al., 2000). Los atributos morfológicos propuestos como indicadores de la

estrategia funcional y del éxito potencial de las especies en gradientes ambientales físicos, como el contenido de masa seca de las hojas, la densidad del tallo y la profundidad radicular máxima, pueden usarse para diseñar herramientas sencillas para la selección de las especies. El desarrollo de estas herramientas debe considerar el diseño de métodos simples para medir estos atributos, que permitan su uso por cualquier persona interesada en proyectos de restauración o recuperación de ambientes degradados del trópico seco.

6.4.2 Recomendaciones para la restauración ecológica del bosque seco tropical

A partir de los resultados obtenidos, se propone que el tipo funcional de especies más adecuado para introducir en campos de reciente abandono, o con un nivel mínimo de recuperación de la cobertura vegetal, son las especies tolerantes a la sequía, caracterizadas por una alta densidad y contenidos de materia seca en los tejidos, principalmente en los tallos y hojas, y por tener raíces profundas. Los resultados sugieren que entre las especies evaluadas que exhiben este tipo de estrategia hay especies generalistas que pueden establecerse en estadios tempranos y avanzados de la sucesión secundaria, por lo que resulta ser de interés identificar especies de este grupo funcional que además de ser útiles para recuperar la cobertura, permitan incrementar la diversidad en ambientes muy degradados, como los pastizales abandonados, así como en etapas más avanzadas de la sucesión secundaria. Una vez que estas especies forman un dosel, pueden favorecer el establecimiento de especies menos resistentes al estrés ambiental, muchas de las cuales están naturalmente restringidas a estadios avanzados de la sucesión. Se ha propuesto que esta función facilitadora se presenta en especies de unos cuantos géneros de leguminosas dominantes de los estadios tempranos (p. ej: *Mimosa* y *Acacia* spp.), pero las especies de estadios avanzados se establecen gradualmente y sólo se hacen conspicuas aproximadamente después de 30 años de abandono (Lebrija-Trejos et al., 2010). De esta manera, la introducción activa de especies del bosque maduro que puedan tolerar la sequía y el estrés térmico desde los estadios iniciales, y de especies maduras o potencialmente más

exitosas en aquellos lugares donde ya exista un dosel de especies tolerantes, es crucial para acelerar los procesos de recuperación y restaurar la composición de especies (Aide et al., 2000).

Las especies de tipo funcional almacenador pueden ser más útiles para enriquecer ambientes en estados intermedios o avanzados de la sucesión secundaria, pues los resultados de éste y otros estudios indican que las especies con una alta capacidad para almacenar agua son menos exitosas en los ambientes tempranos (Pineda-García et al., 2013). En relación con el grupo funcional de las especies explotadoras, los resultados indicaron que dichas especies también pueden ser útiles para enriquecer ambientes avanzados de la sucesión secundaria, con niveles bajos de estrés hídrico y térmico. No obstante, teniendo en cuenta que el número de especies con atributos característicos de esta estrategia funcional fue menor que el de las especies de estrategias almacenadora y tolerante, es recomendable evaluar los patrones observados considerando un mayor número de especies. Por otro lado, la presencia de una especie con atributos característicos de una estrategia explotadora entre las especies de estatus generalista (*Apoplania paniculata*) sugiere que valdría la pena realizar estudios sobre el éxito potencial de las especies explotadoras en ambientes tempranos o intermedios de la sucesión.

La diversidad de estrategias exitosas en diferentes partes del gradiente ambiental descrito es, sin duda, mayor que la documentada en el presente estudio. Por ejemplo, estudios recientes de fisiología ecológica indican que algunas especies con una alta capacidad de explotar recursos pueden ser exitosas en los ambientes más secos y calientes si presentan además mecanismos para evadir la sequía, tales como la caída rápida de hojas (Pineda-García et al., 2011; Pineda-García et al., 2013), y altas tasas de enfriamiento de las hojas por transpiración y mecanismos de fotoprotección (Álvarez-Añorve et al., 2012). Por lo tanto, la búsqueda de las estrategias funcionales exitosas y sus indicadores morfológicos de fácil medición debe ampliarse para incorporar otros atributos funcionales clave, tales como la

caducidad en respuesta a la sequía y los mecanismos de enfriamiento y tolerancia de las hojas al estrés térmico, entre otros.

7. CONCLUSIONES

- La apertura del dosel puede ser una variable estructural útil para realizar inferencias sobre las condiciones microambientales que limitan el establecimiento de plántulas introducidas con fines de restauración ecológica en distintos ambientes secundarios del BST.
- Se observó una variación del perfil funcional de la comunidad de plántulas a lo largo de la cronosecuencia de sucesión secundaria del BST, relacionada principalmente con la estrategia de respuesta de las plántulas a las limitaciones en la disponibilidad de agua, y que se manifiesta en los atributos morfológicos relacionados con la capacidad de almacenar agua, desarrollar tejidos densos y desplegar raíces profundas.
- La evaluación morfo-funcional a partir de análisis multivariados, permitió definir tres tipos de estrategia funcional principales en el conjunto de especies evaluadas: especies almacenadoras de agua en sus tejidos, especies tolerantes a la desecación que desarrollan tejidos densos, y especies explotadoras de recursos que realizan una mayor inversión en las superficies de captura de raíces y hojas.
- Las especies que exhiben estrategias funcionales de tipo explotador de recursos o almacenador de agua presentan un mejor establecimiento en estadios avanzados de la sucesión, mientras que las que exhiben una estrategia de tipo tolerante, se establecen exitosamente en ambientes tempranos de la sucesión o presentan un comportamiento generalista.
- Tres atributos morfo-funcionales: contenido de masa seca en las hojas, profundidad radicular máxima, y densidad del tallo, resultaron ser buenos indicadores de las estrategias funcionales y del éxito potencial de las plántulas de especies leñosas en diferentes escenarios de restauración ecológica del BST.

8. LITERATURA CITADA

- Aide, T.M., Zimmerman, J.K., Pascarella, J.B., Rivera, L. y Marcano-Vega, H. 2000. Forest regeneration in a chronosequence of tropical abandoned pastures: implications for restoration ecology. *Restoration Ecology* 8: 328-338.
- Álvarez-Añorve, M.Y. 2012. Identificación de grupos funcionales de plantas en diferentes estados sucesionales del bosque tropical caducifolio: una herramienta en el estudio de bosques secundarios. Tesis de Doctor en Ciencias. Posgrado en Ciencias Biológicas. Universidad Nacional Autónoma de México, México, México.
- Álvarez-Añorve, M.Y., Quesada, M., Sánchez-Azofeifa, G.A. Cabadilla, L.D. y Gamon, J.A. 2012. Functional regeneration and spectral reflectance of trees during succession in a highly diverse tropical dry forest ecosystem. *American Journal of Botany* 99: 816-826.
- Blain, D. y Kellman, M. 1991. The effect of water supply on tree seed germination and seedling survival in a tropical seasonal forest in Veracruz, Mexico. *Journal of Tropical Ecology* 7: 69-83.
- Bonfil, C. y Trejo, I. 2010. Plant propagation and the ecological restoration of Mexican tropical deciduous forests. *Ecological Restoration* 28: 369-376.
- Bullock, S.H. y Solís-Magallanes, J.A. 1990. Phenology of canopy trees of a tropical deciduous forest in Mexico. *Biotropica* 22: 22-35.
- Bullock, S. H., Mooney, H. A. y Medina, E. (eds.) 1995. *Seasonally dry tropical forests*. Cambridge University Press, Cambridge. 450 pp.
- Burgos, T.A. 2004. Estrategia para el abordaje ecosistémico de una investigación en restauración ecológica, aplicada al caso del bosque tropical seco de la región de Chamela. Tesis de Doctor en Ciencias. Centro de Investigaciones en Ecosistemas. Universidad Nacional Autónoma de México, Morelia, México.
- Cabin, R.J., Weller, S.G., Lorence, D.H, Cordell, S. y Hadway, L.J. 2002. Effects of microsite, water, weeding, and direct seeding on the regeneration of native and alien species within a Hawaiian dry forest preserve. *Biological Conservation* 104: 181-190.
- Castellanos-Castro, C. y Bonfil, C.J. 2011. Establecimiento y crecimiento inicial de estacas de tres especies de *Bursera* Jacq. ex L. *Revista Mexicana de Ciencias Forestales* 1: 93-108.
- Ceccon, E., Huante, P. y Rincón, E. 2006. Abiotic factors influencing tropical dry forests regeneration. *Brazilian Archives of Biology and Technology* 49:305-312.
- Cervantes, V., Arriaga, V. y Carabias, J. 1996. La problemática socioambiental e institucional de la Región de la Montaña, Guerrero, México. *Boletín de la Sociedad Botánica de México* 59: 67-80.
- Chazdon, R. L. 2008. Beyond deforestation: restoring forests and ecosystem services on degraded lands. *Science* 320: 1458-1460.

- Chiariello, N., Mooney, H. y Williams, K. 1989. Growth, carbon allocation and cost of plant tissues. En: Pearcy, R., J. Ehleringer., H. Mooney. y P. Rundell (eds). *Plant Physiological Ecology. Field Methods and Instrumentation*, pp. 327-365. Chapman y Hall, Nueva York, EUA.
- Coley, P.D. y Barone, J.A. 1996. Herbivory and plant defenses in tropical forests. *Annual Review of Ecology and Systematics* 27: 305-335.
- Comas, L., y Eissenstat, D. 2004. Linking fine root traits to maximum potential growth rate among 11 mature temperate species. *Functional Ecology* 18:388-397.
- Díaz, S., Cabido, M. y Casanoves, F. 1999. Functional implications of trait-environment linkages in plant communities. En *Ecological Assembly Rules: Perspectives, Advances, Retreats* (eds E. Weiher y P. Keddy), pp. 338- 362. Cambridge University Press, Cambridge, R.U.
- Díaz, S. y Cabido, M. 2001. Vive la différence: plant functional diversity matters to ecosystem processes. *Trends in Ecology y Evolution* 16: 646-655.
- Díaz-Barradas, M.C., Zunzunegui, M., Tirado, R., Ain-Lhout, F. y García Novo, F. 1999. Plant functional types and ecosystem function in Mediterranean shrubland. *Journal of Vegetation Science* 10: 709-716.
- Dyer, A.R., Goldberg, D.E, Turkington, R. y Sayre, C. 2001. Effects of growing conditions and source habitat on plant traits and functional group definition. *Functional Ecology*, 15: 85-95.
- Eissenstat, D.M. 1997. Trade-offs in root form and function. En: L.E. Jackson (Ed.) *Ecology in Agriculture*, pp. 173-199. Academic Press, San Diego, EUA.
- Fu, P.L, Jiang, Y.J, Wang, A.Y., Brodribb, T.J., Zhang, J.L., Zhu, S.D. y Cao, K.F. 2012. Stem hydraulic traits and leaf water-stress tolerance are co-ordinated with the leaf phenology of angiosperm trees in an Asian tropical dry karst forest. *Annals of Botany* 111:189-199.
- Funk, J.L., Cleland, E.E., Suding, K.N. y Zavaleta, E.S. 2008. Restoration through reassembly: plant traits and invasion resistance. *Trends in Ecology and Evolution* 23: 695-703.
- García-Oliva, F., Ezcurra, E. y Galicia, L. 1991. Pattern of rainfall distribution in the Central Pacific coast of Mexico. *Geografiska Annaler* 73: 179-186.
- Garnier, E. y Laurent, G. 1994 Leaf anatomy, specific mass and water content in congeneric annual and perennial grass species. *New Phytologist* 128: 725-736.
- Garnier, E., Cortez, J., Billès, G., Navas, M-L., Roumet, C., Debussche, M., Laurent, G., Blanchard, A., Aubry, D., Bellmann, A., Neill, C. y Toussaint, J-P. 2004. Plant functional markers capture ecosystem properties during secondary succession. *Ecology* 85: 2630-2637.
- 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.

- Guariguata, M.R. y Ostertag, R. 2001. Neotropical secondary forest succession: Changes in structural and functional characteristics. *Forest Ecology and Management* 148: 185-206.
- Hodgson, J.G., Wilson, P.J., Hunt, R., Grime, J.P. y Thompson, K. 1999. Allocating C-S-R plant functional types: a soft approach to a hard problem. *Oikos* 85: 282-294.
- Holl, K. D. 2002. Tropical moist forest. En: M. Perrow y A. J. Davy (Eds.) *Handbook of Ecological Restoration*, Vol. II., pp. 539-558. Cambridge University Press, Cambridge, R.U.
- Hunt, R. 1982. *Plant Growth Curves. The Functional Approach to Growth Analysis*. Edward Arnold, Londres, R.U. 248 pp.
- Hunt, R. y Cornelissen, J.H.C. 1997. Components of relative growth rate and their interrelations in 59 temperate plant species. *New Phytologist* 135: 395-417.
- Janzen, D.H. 2008. Restauración del bosque seco tropical: Área de Conservación Guanacaste (ACG), noroeste de Costa Rica. En: M. González-espinosa, J.M. Rey-Benayas y N. Ramírez-Marcial (Eds.) *Restauración de Bosques en América Latina*, pp. 181-210. Fundación Internacional para la Restauración de Ecosistemas (FIRE) y Editorial Mundi-Prensa México, México.
- Keddy, P.A. 1992. Assembly and response rules: two goal for predictive community ecology. *Journal of Vegetation Science* 3: 157-164.
- Khurana, E. y Singh, J.S. 2001. Ecology of seed and seedling growth for conservation and restoration of tropical dry forest: a review. *Environmental Conservation* 28:39-52.
- Lamb, D., Erskine, P.D. y Parrotta, J.A. 2005. Restoration of degraded tropical forest landscapes. *Science* 310: 1628-1632.
- Lavorel, S. y Garnier, E. 2002. Predicting changes in community composition and ecosystem functioning from plant traits: revisiting the Holy Grail. *Functional Ecology* 16: 545-556.
- Lavorel, S., Grigulis, K., Lamarque, P., Colace, M., Garden, D., Girel, J., Pellet, G. y Douzet, R. 2010. Using plant functional traits to understand the landscape distribution of multiple ecosystem services. *Journal of Ecology* 99: 135-147.
- 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., Pérez-García, E.A., y Bongers, F. 2010. Pathways, mechanisms and predictability of vegetation change during tropical dry forest succession. *Perspectives in Plant Ecology Evolution and Systematics* 12: 268-275.
- Lebrija-Trejos, E., Pérez-García, E.A., Meave, J.A., Bongers, F. y Poorter, L. 2010. 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.
- Leishman, M.R. y Westoby, M. 1992. Classifying plants into groups on the basis of associations of individual traits - evidence from Australian semi-arid woodlands. *Journal of Ecology* 80: 417-424.
- Lieberman, D. y Li, M. 1992. Seedling recruitment patterns in a tropical dry forest in Ghana. *Journal of Vegetal Science* 3: 375-382.
- Lohbeck, M., Poorter, L., Paz, H., Plac, L., 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.
- Lott, E.J. 1993. Listados florísticos de México III. La Estación Biológica Chamela, Jalisco. *Occasional Papers of the California Academy of Sciences* 148: 1-60.
- 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., Bongers, F., Paz, H. y Sack, L. 2010. Hydraulics and life history of tropical dry forest tree species: coordination of species drought and shade tolerance. *New Phytologist* 191: 480-495.
- Martínez-Garza, C. y Howe, H.F. 2003. Restoring tropical diversity: beating the time tax on species loss. *Journal of Applied Ecology* 40: 423-429.
- Martínez-Garza, C., Peña, V., Ricker, M., Campos, A. y Howe, H.F. 2005. Restoring tropical biodiversity: leaf traits predict growth and survival of late-successional trees in early-successional environments. *Forest Ecology and Management* 217: 365-379.
- Martínez-Garza, C., Osorio-Beristain, M., Valenzuela-Galván, D. y Nicolás-Medina A. 2011. Intra and inter-annual variation in seed rain in a secondary dry tropical forest excluded from chronic disturbance. *Forest Ecology and Management* 262: 2207-2218.
- Martínez-Ramos, M., Barraza, L., Balvanera, P., Benítez- Malvido, J., Bongers, F., Castillo, A., Cuarón, A., Ibarra-Manríquez, G., Paz-Hernández, H., Pérez-Jiménez, A., Quesada, M., Pérez-Salicrup, D., Sánchez-Azofeifa, A., Schondube, J.E., Stoner, K., Alvarado, J., Boege, K., del-Val, E., Favila, M., Suazo-Ortuño, I., Ávila- Cabadilla, L.D., Álvarez-Añorve, M., Cano, M., Castillo, J., Chaves, O., de la Peña, E., Corzo, A., Godínez, M.C., Gómez-Bonilla, A.P., González, A.M., Fuentealba-Durán, B., Gudiño, W., Hernández, O., Kaláscka, M., Lobeck, M., López-Carretero, A., Manrique, C., Maza- Villalobos, S., Méndez-Toribio, M., Mora-Ardila, F., Muench, C., Peñaloza, C.P, Pinzón, L.F., Páramo- Pérez, M.E., Pineda-García, F., Ricaño, A., Rocha, M., Rodríguez-Velázquez, J., Schroeder, N., Trilleras-Motha, J., Van Breugel, M., Van der Sleen, P., Villa, E. y Zermeño, I. 2012. Manejo de bosques tropicales: bases científicas para la conservación, restauración y aprovechamiento de ecosistemas en paisajes rurales. *Investigación Ambiental, Ciencia y Política Pública* Vol. 4 No. 2, pp. 111-129. Instituto nacional de Ecología-Semarnat, México.

- Maza-Villalobos, S., Lemus-Herrera, C. y Martínez-Ramos, M. 2011. Successional trends in soil seed banks of abandoned pastures of a Neotropical dry region. *Journal of Tropical Ecology* 27: 35-49.
- McLaren, K.P. y McDonald, M.A. 2003. 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.
- Meave, J.A., Flores-Rodríguez, C., Pérez-García, E.A. y Romero-Romero, M.A. 2012. Edaphic and seasonal heterogeneity of seed banks in agricultural fields of a tropical dry forest region in southern Mexico. *Botanical Sciences* 90: 313-329.
- Meinzer, F.C., Campanello, P.I., Domec, J.C., Gatti, M.G., Goldstein, G., Villalobos-Vega, R. y Woodru, D.R. 2008. Constraints on physiological function associated with branch architecture and wood density in tropical forest trees. *Tree Physiology* 28: 1609-1617.
- Meli, P. 2003. Restauración ecológica de bosques tropicales. Veinte años de investigación académica. *Interciencia* 28: 581-589.
- Méndez-Alonzo, R., Paz, H., Cruz-Zuluaga, R., Rosell, J.A. y Olson, M.E. 2012. Coordinated evolution of leaf and stem economics in tropical dry forest trees. *Ecology* 93: 2397-2406.
- Miller, P.M. 1999a. Coppice shoot and foliar crown growth alter disturbance of a tropical deciduous forest in Mexico. *Forest Ecology and Management* 116: 163-173.
- Miller, P.M. 1999b. Effects of deforestation on seed banks in a tropical deciduous forest of western Mexico. *Journal of Tropical Ecology* 15: 179-188.
- 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.
- Murphy, P. G. y Lugo, A.E. 1995. Dry forests of Central America and the Caribbean. En: Bullock, S.H., H. A. Mooney y E. Medina (eds). *Seasonally dry tropical forests*, pp. 9-34. Cambridge University Press, Nueva York, EUA.
- Murphy, P.G. y Lugo, A.E. 1986a. Ecology of tropical dry forest. *Annual Review of Ecology and Systematics* 17: 67-88.
- Murphy, P.G. y Lugo, A.E. 1986b. Structure and biomass of a subtropical dry forest in Puerto Rico. *Biotropica* 18: 89-96.
- Ordóñez, M.J. y Flores-Villela, O. 1995. Áreas Naturales Protegidas. Serie Cuadernos de Conservación. Pronatura. A.C. México.
- Páramo-Perez, M. 2009. Análisis temporal de los eventos de sequías cortas y su efecto en la fisiología y supervivencia de plántulas de cuatro especies arbóreas de la selva baja caducifolia. Tesis de Maestría. Universidad Nacional Autónoma de México, Morelia, México.
- Paz, H. 2003. Root/shoot allocation and root architecture in seedlings: variation among forest sites, microhabitats, and ecological groups. *Biotropica* 35: 318-332.

- 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 y Environment* 34: 1536–1547.
- Pineda-García, F., Paz, H. y Meinzer, F.C. 2013. Drought resistance in early and late secondary successional species from a tropical dry forest: the interplay between xylem resistance to embolism, sapwood water storage and leaf shedding. *Plant, Cell y Environment* 36: 405-418.
- Poorter, L. y Bongers, F. 2006. Leaf traits are good predictors of plant performance across 53 rain forest species. *Ecology* 87: 1733-1743.
- Poorter, L. y Markesteijn, L. 2008. Seedling traits determine drought tolerance of tropical tree species. *Biotropica* 40: 321-331.
- Pywell, R.F., Bullock, J.M., Roy, D.B., Warman, L., Walker, K.J. y Rothery, P. 2003. Plant traits as predictors of performance in ecological restoration. *Journal of Applied Ecology* 40: 65-77.
- Quesada, M., Sanchez-Azofeifa, G.A., Álvarez-Añorve M., Stoner, K.E., Avila-Cabadilla, L., Calvo-Alvarado, J., Castillo, A., Espírito-Santo, M.M., Fagundes, M., Fernandes, G.W., Gamon, J., Lopezaraiza-Mikel, M., Lawrence, D., Cerdeira Morellato, L.P., Powers, J.S., Neves, F., 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. 1995. Restoring Caribbean dry forests: evaluation of tree propagation techniques. *Restoration Ecology* 3:86–94.
- Ricaño, R.A. 2007. Morfología aérea y subterránea de plántulas tropicales: variación a lo largo del gradiente sucesional en campos abandonados en una selva alta. Tesis de Maestría. Centro de Investigaciones en Ecosistemas. Universidad Nacional Autónoma de México, Morelia, México.
- Rico-Gray, V. y García-Franco, J. 1992. Vegetation and soil seed bank on successional stages in tropical low land deciduous forest. *Journal of Vegetal Science* 3: 617–624.
- Rincón, E. y Huante, P. 1993. Growth responses of tropical deciduous tree seedlings to contrasting light conditions. *Trees: Structure and Function* 7: 202-207.
- Rincón, E., Alvarez, A.M., González, D.G, Huante, P. y Hernández, R.A. 2000. Restauración en selvas bajas caducifolias. *Gaceta Ecológica* 53: 62-71.
- 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.
- Sampaio, E.V.S.B., Salcedo, L.H. y Kaufman, J.B. 1993. Effect of different fire severities on coppicing of caatinga vegetation in Serra Talhada, PE, Brasil. *Biotropica* 25: 452-460.
- Sánchez-Azofeifa, G.A, Kalacska, M., Quesada, M., Calvo-Alvarado, J.C., Nassar, J.M., y Rodríguez, J.P. 2005. Need for integrated research for a sustainable future in tropical dry forests. *Conservation Biology* 19: 285–286.

- SAS. 2009. JMP version 8.0.2 (8.0). SAS Institute, Cary, North Carolina, USA.
- Scoffoni, C., Rawls, M., McKown, A., Cochard, H. y Sack, L. 2011. Decline of leaf hydraulic conductance with dehydration: relationship to leaf size and venation architecture. *Plant Physiology* 156:832-843.
- Segura, G., Balvanera, P., Durán, E. y Pérez, J.A. 2003. Tree community structure and stem mortality along a water availability gradient in a Mexican tropical dry forest. *Plant Ecology* 168:259-271.
- SER - Society for Ecological Restoration International, Grupo de trabajo sobre ciencia y políticas. 2004. Principios de SER International sobre la restauración ecológica. www.ser.org y Tucson: Society for Ecological Restoration International.
- Trejo, I. y Dirzo, R. 2000. Deforestation of seasonally dry tropical forests: a national and local analysis in Mexico. *Biological Conservation* 94: 133-142.
- Vázquez-Yanes, C. y Batis, A. 1996. Adopción de árboles nativos valiosos para la restauración ecológica y la reforestación. *Boletín de la Sociedad Botánica de México* 58: 75-84.
- Vieira, D. L. M. y Scariot, A. 2006. Principles of natural regeneration of tropical dry forests for Restoration. *Restoration Ecology* 14: 11-20.
- Vieira, D. L. M., Scariot, A., Sampaio, A.B. y Holl, K.D. 2006. Tropical dry-forest regeneration from root suckers in Central Brazil. *Journal of Tropical Ecology* 22:353-357.
- Walker, L. R. y del Moral, R. 2003. Primary succession and ecosystem rehabilitation. Cambridge University Press, Cambridge, R.U.
- Walker, L. R., Walker, J. y Hobbs, R.J. 2007. Linking restoration and ecological succession. Springer, Nueva York, EUA.
- Weiher, E., van der Werf, A., Thompson, K., Roderick, M., Garnier, E. y Eriksson, O. 1999. Challenging Theophrastus: A common core list of plant traits for functional ecology. *Journal of Vegetation Science* 10: 609-620.
- Westoby, M., Leishman, M. y Lord, J. 1996. Comparative ecology of seed size and dispersal. *Philosophical Transactions: Biological Sciences* 351: 1309-1318.
- Westoby, M., Falster, D.S., Moles, A.T., Vesk, P.A. y Wright, I. 2002. Plant ecological strategies: some leading dimensions of variation between species. *Annual Review of Ecology and Systematics* 33: 125-159.
- Wilson P.J., Thompson, K. y Hodgson, J.G. 1999. Specific leaf area and leaf dry matter content as alternative predictors of plant strategies. *New Phytologist* 143: 155-162.