



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

**COMPARACIÓN DE ATRIBUTOS FUNCIONALES FOLIARES ENTRE
ÁRBOLES JÓVENES Y ADULTOS DEL BOSQUE TROPICAL CADUCIFOLIO**

TESIS

QUE PARA OPTAR POR EL GRADO DE
MAESTRA EN CIENCIAS BIOLÓGICAS
PRESENTA
GEORGINA GONZÁLEZ REBELES GUERRERO

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

COMITÉ TUTOR:
DRA. ALMA DELFINA LUCÍA OROZCO SEGOVIA, INSTITUTO DE ECOLOGÍA
DR. HORACIO ARMANDO PAZ HERNÁNDEZ, CENTRO DE INVESTIGACIONES EN ECOSISTEMAS

MÉXICO, D.F. FEBRERO DE 2015



Universidad Nacional
Autónoma de México

Dirección General de Bibliotecas de la UNAM

Biblioteca Central



UNAM – Dirección General de Bibliotecas
Tesis Digitales
Restricciones de uso

DERECHOS RESERVADOS ©
PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL

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

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



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

**COMPARACIÓN DE ATRIBUTOS FUNCIONALES FOLIARES ENTRE
ÁRBOLES JÓVENES Y ADULTOS DEL BOSQUE TROPICAL CADUCIFOLIO**

T E S I S

QUE PARA OPTAR POR EL GRADO DE
MAESTRA EN CIENCIAS BIOLÓGICAS
PRESENTA
GEORGINA GONZÁLEZ REBELES GUERRERO

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

COMITÉ TUTOR:
DRA. ALMA DELFINA LUCÍA OROZCO SEGOVIA, INSTITUTO DE ECOLOGÍA
DR. HORACIO ARMANDO PAZ HERNÁNDEZ, CENTRO DE INVESTIGACIONES EN ECOSISTEMAS

MÉXICO, D.F. FEBRERO DE 2015



UNIVERSIDAD NACIONAL
AUTÓNOMA DE
MÉXICO

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

OFICIO FCIE/DEP/022/15

ASUNTO: Oficio de Jurado

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

Me permito informar a usted que en la reunión ordinaria del Comité Académico del Posgrado en Ciencias Biológicas, celebrada el día **22 de septiembre de 2014** se aprobó el siguiente jurado para el examen de grado de **MAESTRA EN CIENCIAS BIOLÓGICAS** en el campo de conocimiento de **ECOLOGÍA** del (la) alumno (a) **GONZÁLEZ REBELES GUERRERO GEORGINA** con número de cuenta **304560190** con la tesis titulada "**Comparación de atributos funcionales foliares entre árboles jóvenes y adultos del bosque tropical caducifolio**", realizada bajo la dirección del (la) **DR. JORGE ARTURO MEAVE DEL CASTILLO**:

Presidente: DRA. ALMA DELFINA LUCÍA OROZCO SEGOVIA
Vocal: DRA. MARIANA YÓLOTL ÁLVAREZ AÑORVE
Secretario: DRA. MARÍA DEL CONSUELO BONFIL SANDERS
Suplente: DRA. MARIANA BENÍTEZ KEINRAD
Suplente: DR. HORACIO ARMANDO PAZ HERNÁNDEZ

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



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

M. del Coro Arizmendi Arriaga
Dra. María del Coro Arizmendi Arriaga
Coordinadora del Programa

MCAA/MJFM/ASR/mnm

AGRADECIMIENTOS

Agradezco al Posgrado en Ciencias Biológicas de la Universidad Nacional Autónoma de México por todo su apoyo durante la realización de la tesis.

Al CONACyT por la beca otorgada (No. 280508) para cursar mis estudios de maestría en ciencias biológicas en el periodo correspondiente de agosto 2012 a julio 2014, y también por otorgar el financiamiento para realizar el proyecto de investigación (CB-2009-01-128136), titulado “Perspectiva paisajística de la diversidad, dinámica y regeneración de la vegetación en el trópico estacionalmente seco”, otorgado al Dr. Jorge Arturo Meave del Castillo y en cuyo marco realicé mi trabajo de tesis.

Al programa de Apoyo a los Estudios de Posgrado (PAEP, UNAM) por el apoyo recibido para asistir al curso “Técnicas básicas en el estudio de ecofisiología y estrés en plantas” en el cual aprendí conceptos básicos de ecofisiología que me ayudaron para la realización de mi tesis (Tuxtla Gutiérrez, Chiapas, 2013).

Agradezco a mi tutor Dr. Jorge Arturo Meave del Castillo por todo su apoyo durante la realización de mi tesis.

Asimismo agradezco a los miembros del comité tutor: Dra. Alma Delfina Lucía Orozco Segovia y Dr. Horacio Armando Paz Hernández por sus aportaciones al proyecto.

Agradezco los comentarios y la revisión de la tesis realizada por la Dra. Alma Delfina Lucía Orozco Segovia, la Dra. Mariana Álvarez Añorve, la Dra. María del Consuelo Bonfil Sanders, la Dra. Mariana Benítez Keinrad y el Dr. Horacio Armando Paz Hernández.

AGRADECIMIENTOS A TÍTULO PERSONAL

Agradezco todo el apoyo que me dio mi asesor Jorge Meave. Aprendí mucho de él. Me ayudó a cambiar mi forma de ver a la ciencia. Me enseñó a tomar mis propias decisiones durante la realización del proyecto. Como dijo William Arthur Ward, “El profesor mediocre dice. El buen profesor explica. El profesor superior demuestra. El gran profesor inspira.” Jorge es un gran profesor que no sólo me enseñó cómo hacer un trabajo de investigación, sino que me inspiró a ser una mejor profesionista.

Quiero dar un agradecimiento especial a los otros miembros del comité tutor, a Alma Orozco y a Horacio Paz. Gracias por todos sus comentarios que ayudaron a mejorar esta tesis. Su contribución fue muy valiosa.

Agradezco a M. en C. María Esther Sánchez Coronado y a los demás miembros del laboratorio de Ecología Fisiológica del Instituto de Ecología, UNAM, así como a la Biól. Laura Patricia Olguín Santos de la Unidad de Ambientes Controlados, Facultad de Ciencias, UNAM, por su apoyo para poner a germinar semillas que utilicé para identificar especies de plantas durante la tesis.

Agradezco la gran ayuda que me concedieron en el campo Alberto Echeverría Serur, Stefan Kupers, Rodrigo Muñoz Áviles, Carlos Eduardo Rubio Valdéz, Diana Beatriz Romero Bustos, Gabriela Romo Díaz, Isabel Eunice Romero Pérez, Jafet Belmont Osuna y Enrique Hernández Martínez. No sé qué hubiera hecho sin su apoyo.

Gracias por el apoyo durante la escritura de mi tesis de Eunice Romero, Marcela Martínez, Daniel Sánchez y Gerardo Cervantes. Sus comentarios fueron muy valiosos para enriquecer el texto.

Gracias a Edgar Javier González Liceaga por ayudar en la ardua tarea del análisis de mis datos y gracias a Alexander Correa Metrio por sus recomendaciones objetivas para mejorar mi análisis de datos. Gracias a Marco Antonio Romero Romero por el apoyo técnico en relación al equipo de cómputo y por ayudarme a mejorar mi tesis. Gracias a Eduardo Alberto Pérez García y a Silvia Salas Morales por sus contribuciones en la identificación taxonómica de algunas de las especies

que se utilizaron en este estudio. Gracias a Carlos Martorell por sus recomendaciones. Su apoyo fue indispensable para la realización de este trabajo.

Gracias por los sabios consejos y por la ayuda de los demás miembros del laboratorio de Ecología y Diversidad Vegetal y del laboratorio de Ecología de Ambientes Limitantes. Sus ideas enriquecieron este estudio.

Gracias a mi familia González-Rebeles, mi familia Guerrero y a mi familia Rojas Guadrón por la alegría que me compartieron. Mi hermosa familia, ustedes siempre están en mi corazón y en mi mente. Ustedes son mi motor que me ayuda a salir adelante. Gracias a Olmo Yamaxtli Rojas Guadrón por ser mi principal fuente de motivación y por inspirarme a dar lo mejor de mí. Gracias a mis papás y mi hermano por su apoyo incondicional durante este proyecto. Ustedes nunca me dejaron de motivar y me dieron las fuerzas para seguir adelante. Gracias a mis abuelos maternos y paternos. Sus sabios consejos los tengo en mi memoria y me han ayudado a ser una mejor persona cada día. Les doy gracias por su apoyo incondicional a mis amigas Dafne Uscanga, Mariana Bermúdez, Raquel García, Mariana Sánchez, Daniela Fernández y Arisbel Barba.

A Olmo y a mi familia por ayudarme a crecer y por ser una importante fuente de inspiración

ÍNDICE

RESUMEN	viii
ABSTRACT	ix
1. INTRODUCCIÓN	1
1.1 Presentación del estudio	1
1.2 Atributos funcionales en las plantas.....	2
1.3 El papel de los atributos funcionales en el ensamblaje de las comunidades.....	2
1.4 Atributos funcionales foliares	5
1.5 Diferencias de los valores de los atributos funcionales foliares entre individuos vegetales jóvenes y adultos	9
1.6 Planteamiento del problema y objetivos	10
1.7 Hipótesis y predicciones.....	12
2. SITIO DE ESTUDIO	13
2.1 Localización geográfica	13
2.2 Clima, geología y edafología	13
2.3 Vegetación.....	14
2.4 Vegetación secundaria.....	15
3. MÉTODO	16
3.1 Selección de individuos y obtención de muestras foliares	16
3.2 Proceso de identificación de las plantas	16
3.3 Medición de atributos.....	17
3.4 Análisis estadísticos	19

4. RESULTADOS	22
4.1 Comparación general de los atributos foliares entre individuos jóvenes y adultos	22
4.2 Efecto de la etapa del desarrollo en los valores de los atributos funcionales foliares para las especies individuales.....	23
4.3 Ordenación de las especies en fase joven y adulta en el espacio de funcionalidad foliar	24
4.4 Efecto de la altura máxima en la diferencia de los valores de sus atributos en sus fases joven y adulta	25
5. DISCUSIÓN	35
5.1 Diferencias generales en los atributos foliares entre individuos jóvenes y adultos	35
5.2 Diferencias a nivel de especie del efecto de la etapa del desarrollo en los valores de los atributos funcionales foliares	39
5.3 Ordenación de las especies en fase joven y adulta en el espacio de funcionalidad foliar	41
5.4 Efecto de la altura máxima en la diferencia de los valores de sus atributos en fase joven y adulta	42
5.5 Implicaciones de las diferencias entre fases para los estudios de ensamblaje de las comunidades.....	43
5.6 Perspectivas futuras de investigación.....	44
5.7 Conclusiones finales.....	45
6. LITERATURA CITADA	47
ANEXO I	56
ANEXO II	60

ÍNDICE DE FIGURAS

Figura 1. Proceso de ensamblaje de las comunidades.....	3
Figura 2. Localización de Nizanda, Oaxaca.....	13
Figura 3. Relación entre los valores de los atributos funcionales foliares evaluados en individuos jóvenes y adultos de las especies de estudio	26
Figura 4. Relación entre los valores de los atributos funcionales foliares evaluados en individuos jóvenes y adultos de las especies de estudio para dos atributos en los que algunas especies mostraron valores atípicos.....	27
Figura 5. Relación entre el coeficiente de variación en los valores de los atributos funcionales foliares evaluados en individuos jóvenes y adultos de las especies de estudio.....	28
Figura 6. Ordenación obtenida por medio del Análisis de Factores con Datos Mixtos basado en atributos foliares evaluados en las fases joven y adulta de 32 especies de árboles de bosque tropical caducifolio	32
Figura 7. Correlación de los atributos funcionales foliares cuantitativos y de las medias condicionales de las categorías de los atributos funcionales cualitativos con respecto al eje 1 y el eje 2 del análisis de factores con datos mixtos.....	33
Figura 8. Correlaciones entre la altura máxima de los árboles por especie y la diferencia proporcional de las hojas entre el estado joven y adulto.....	34
Figura 9. Apertura del dosel promedio (\pm D.E.) en las cuales se encontraban los individuos de cada especie en su etapa joven	37

ÍNDICE DE CUADROS

Cuadro 1. Atributos funcionales foliares y la interpretación de su papel funcional	6
Cuadro 2. Especies de las que se recolectaron hojas en fase joven y de las cuales se midieron los atributos funcionales	18
Cuadro 3. Efecto de la etapa del desarrollo en 7 atributos de 32 especies de árboles	29
Cuadro 4. Valores de r de las correlaciones entre las variables cualitativas y las puntuaciones en los ejes 1 y 2 extraídos del FAMD	33

RESUMEN

Las plantas poseen características morfológicas, fisiológicas y fenológicas que tienen efectos en su adecuación, conocidas como atributos funcionales. Éstos juegan un papel importante en el ensamblaje de las comunidades, es decir, en el proceso de conformación de la riqueza y la composición de una comunidad, debido a que en él operan filtros ambientales que limitan el establecimiento de plantas con ciertos atributos funcionales. Los filtros actúan de manera distinta en las diferentes fases del desarrollo del ciclo de vida de las plantas. Los estudios de ensamblaje de las comunidades generalmente se concentran en una fase del desarrollo: la fase adulta. El objetivo del estudio fue evaluar las diferencias en los atributos funcionales foliares de un conjunto de árboles de bosque tropical caducifolio en su fase joven con respecto a la fase adulta. Además, se analizó si estas diferencias están relacionadas con la altura máxima potencial de las plantas en estado adulto. Se seleccionaron 32 especies abundantes del bosque secundario y primario de la localidad. Se recolectaron hojas de 5 individuos jóvenes de menos 0.5 m de altura por especie y se cuantificaron los siguientes atributos: área, área foliar específica, densidad, contenido de materia seca, grosor, longitud del peciolo, esbeltez, pubescencia y configuración laminar. Estos atributos fueron comparados con los medidos en individuos adultos en un estudio anterior. Se encontró que 31 de las 32 especies estudiadas presentaron diferencias entre las dos fases del desarrollo. Las plantas adultas tuvieron una menor área foliar específica y valores mayores de grosor, densidad y contenido de materia seca que las plantas jóvenes. Estos resultados sugieren la existencia de una disyuntiva (plantas jóvenes de crecimiento rápido y con hojas delgadas y poco resistentes vs. plantas adultas de crecimiento más lento e inversión preferencial en estructuras más resistentes). La altura máxima de las especies sólo tuvo efecto en la magnitud de las diferencias entre adultos y jóvenes en el área foliar, lo cual podría deberse a que las plantas que pueden alcanzar mayores alturas experimentan más cambios drásticos en el ambiente durante su desarrollo. La falta de relación entre la altura máxima y las diferencias proporcionales de los demás atributos puede deberse a que en la selva baja caducifolia los árboles suelen alcanzar alturas máximas menores a 15 m, mucho menores que en bosques húmedos. Las diferencias observadas en los atributos foliares de plantas jóvenes y adultas en la mayoría de las especies estudiadas apuntan a la necesidad de evaluar de forma rutinaria los atributos funcionales foliares de las plantas jóvenes y no sólo de las adultas con el fin de comprender mejor el proceso de ensamblaje de las comunidades.

Palabras clave: atributos funcionales foliares, área foliar específica, contenido de materia seca, grosor, densidad, cambios ontogénicos.

ABSTRACT

Plants possess morphological, physiological and phenological characteristics with effects on their fitness. Such characteristics are known as functional traits and play an important role in community assembly, i.e. the process through which a community acquires a given richness and composition. Through this process environmental filters operate that limit the establishment of plants with certain functional traits. Filters act differentially in the different development phases of a plant's life cycle. Studies on community assembly have mostly focused in a single developmental phase, namely the adult stage. The aim of this study was to evaluate the differences of several foliar functional attributes of a group of tropical dry forest trees between their young and adult phases. Further, the relationship of these differences with the maximum potential height that species reach in the adult phase was analyzed. A total of 32 species that were abundant in the secondary and primary forest of the region were selected. Five leaves of young individuals of < 0.5 m height were collected and the following attributes were measured: area, specific leaf area, dry matter content, density, thickness, petiole length, slenderness, pubescence, and compoundness. These attributes were compared with those measured in the adult phase in a previous study. Thirty-one out of the 32 species were found to exhibit differences between the two developmental phases. Adult plants had a smaller specific leaf area and lower values of thickness, density and dry matter content than young individuals. These results suggest a trade-off (fast growth, slender leaves with less resistance in young plants vs. slower growth and investment on more resistant structures in adults). The species' maximum height only had an effect on the magnitude of differences in leaf area between adults and young individuals. This may be so because plants that reach larger heights as adults generally experience stronger changes in the environment during their development. The lack of relationship between maximum height and the proportional differences of the other traits can be attributed to the relatively short stature of tropical dry forest trees, whose maximum heights are < 15 m, which is less than the ones trees typical of canopy species in tropical wet/rain forests. The observed differences in the foliar attributes of most species studied emphasize the necessity of assessing not only the functional attributes of adult plants, but also the functional attributes of young individuals in order to gain a better understanding of community assembly processes.

Key words: foliar functional attributes, specific leaf area, leaf dry matter content, thickness, density, ontogenetic changes

1. INTRODUCCIÓN

1.1 Presentación del estudio

Las plantas, como cualquier otro tipo de organismo, poseen algunas características morfológicas, fisiológicas y fenológicas que tienen efectos fundamentales sobre su adecuación, es decir, inciden directamente sobre su supervivencia y su éxito reproductivo. Estas características se conocen como atributos funcionales (Violle *et al.* 2007). Durante el proceso de ensamblaje o formación de las comunidades vegetales, las condiciones ambientales actúan como filtros, limitando o favoreciendo la entrada a la comunidad de especies, dependiendo de cuáles sean sus atributos funcionales (Belyea y Lancaster 1999, McGill *et al.* 2006). Las plantas en su fase joven son muy vulnerables a los filtros ambientales; por lo tanto, los atributos funcionales que presentan en esta fase son determinantes para el ensamblaje de las comunidades (Grubb 1977, Raven *et al.* 2005, Kitajima 2007, Poorter 2007). A pesar de esto, un gran número de estudios se han enfocado en los atributos de las plantas en su fase adulta para intentar comprender el proceso de ensamblaje de una comunidad (*e.g.*, Prior *et al.* 2003, Cornwell y Ackerly 2009, Kraft y Ackerly 2010, Thompson *et al.* 2010). En dichos estudios por lo general no se ha considerado que algunos de estos atributos, como los atributos foliares, pueden diferir notablemente entre la fases joven y adulta de las plantas (Thomas y Winner 2002, Cornelissen *et al.* 2003a, Ishida *et al.* 2005, Thomas 2010).

Los atributos foliares están relacionados con aspectos importantes del funcionamiento de las plantas, como la captura de carbono y el balance hídrico (Ishida *et al.* 2005). Debido a esto, la variación en los atributos foliares tiene implicaciones en la forma en que las plantas se relacionan con su ambiente. Estas diferencias no pueden ignorarse en los árboles de los bosques tropicales, cuyo tamaño varía mucho a lo largo de su desarrollo. Además, ellos enfrentan ambientes muy diferentes en las fases jóvenes con respecto a la fase adulta (Cornelissen *et al.* 2003a). Debido al papel fundamental que tienen las hojas en el funcionamiento y el desempeño general de las plantas, y a las diferencias que se han observado en estos órganos a través del desarrollo de estos organismos, en este estudio se hace una comparación de los atributos foliares que poseen los árboles más abundantes de un bosque tropical caducifolio en su fase joven con respecto a la fase de adulto. De esta manera, se espera contribuir a la comprensión del proceso complejo de ensamblaje de esta comunidad vegetal.

1.2 Atributos funcionales en las plantas

Cuando se estudian a las plantas y a cualquier ser vivo se tiene que considerar que no crecen de manera aislada sino que se encuentran interactuando con el ambiente circundante. El ambiente influye en el crecimiento, la reproducción y la supervivencia de una planta. A su vez, estos procesos intervienen en su desempeño y adecuación. La forma en que responde una planta al ambiente depende de las características morfológicas, fisiológicas y fenológicas que posee. Estas características se conocen como atributos funcionales (McGill *et al.* 2006, Violle *et al.* 2007).

Es importante considerar que hay atributos funcionales que se correlacionan entre sí. Esta correlación podría deberse a limitaciones físicas, a que hay hábitats que favorecen ciertos atributos y a que hay combinaciones de los atributos persistiendo en linajes posteriores (Westoby *et al.* 2002). Esto ocasiona que la funcionalidad de la hoja sea una consecuencia de interacciones no lineales entre atributos. Por ejemplo, se ha visto que hay atributos de la hoja y del tallo relacionados con el balance hídrico se encuentran fuertemente correlacionados en árboles de selva baja caducifolia (Méndez-Alonzo *et al.* 2012). Los atributos funcionales nos permiten comprender diferentes aspectos relacionados con la vida vegetal, desde cómo una planta obtiene recursos del medio y cómo funciona la población a la que pertenece, hasta el efecto de las plantas individuales en el funcionamiento de los ecosistemas y los mecanismos de ensamblaje de las comunidades vegetales (Cornelissen *et al.* 2003b).

1.3 El papel de los atributos funcionales en el ensamblaje de las comunidades

El ensamblaje de las comunidades se define como el proceso que produce una determinada configuración de la composición de especies en una comunidad y de sus abundancias relativas (Chase 2003). De hecho, desde hace mucho tiempo una de las grandes preguntas de la ecología de comunidades ha sido saber cómo se forman o ensamblan las comunidades. En el siglo pasado se presentó una controversia fuerte sobre esta cuestión. Desde el punto de vista de Frederic E. Clements, se consideraba que las comunidades eran entidades análogas a un organismo y por lo tanto que se estructuraban de una forma esencialmente determinista. Por el contrario, Henry Gleason consideraba que las comunidades de plantas sólo eran una coincidencia, es decir, que se conformaban fundamentalmente a través de procesos estocásticos (Lortie *et al.* 2004).

En la actualidad, esta controversia ha perdido vigencia, pues hay una aceptación generalizada de que las comunidades se forman a través de la combinación de procesos estocásticos y determinísticos (Belyea y Lancaster 1999, Lortie *et al.* 2004). Estos últimos autores sugieren que las comunidades se ensamblan a partir del siguiente proceso: En un principio hay un conjunto de especies presentes a nivel regional potencialmente capaces de colonizar cualquier sitio de la región. Estas especies pueden colonizar debido a eventos aleatorios, como las particularidades históricas y ambientales, y por procesos no aleatorios relacionados por ejemplo con sus vectores de dispersión. A continuación, las especies capaces de colonizar tienen que superar las condiciones abióticas y las interacciones bióticas que hay en la comunidad. Las condiciones

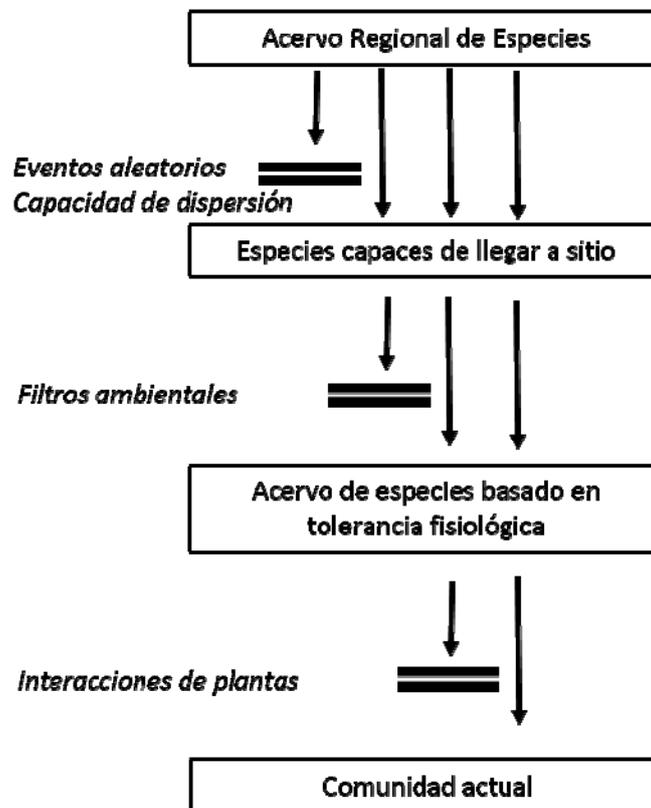


Figura 1. Proceso de ensamblaje de las comunidades. No todas las especies que forman parte del acervo regional pueden colonizar el sitio debido a eventos aleatorios y a la capacidad de dispersión de los organismos. De las especies que logran llegar al sitio, algunas logran superar los filtros ambientales. A partir de esto se forma el acervo de especies basado en tolerancia fisiológica. De las especies que forman este acervo, algunas logran superar las interacciones bióticas y formar la comunidad actual (modificado de Lortie *et al.* 2004).

ambientales y las interacciones bióticas representan filtros que permiten o impiden el establecimiento de algunas especies (Belyea y Lancaster 1999; Fig. 1).

De acuerdo con este esquema, los atributos funcionales son precisamente las características que se seleccionan dependiendo de los filtros ambientales y las interacciones bióticas que hay en una comunidad (Belyea y Lancaster 1999). Los filtros abióticos y las interacciones bióticas tienen un papel distinto en la selección de atributos funcionales. Los filtros abióticos y las interacciones bióticas mutualistas permiten la selección de especies con atributos funcionales similares, ya que las especies convergen en adaptaciones exitosas. La interacción biótica conocida como competencia, a su vez, impide la selección de especies ecológicamente similares, ya que las especies compiten entre sí y esto da lugar a que los atributos funcionales diverjan. El hecho de que éstos diverjan o converjan durante el ensamblaje de las comunidades depende de los tipos de atributos funcionales, de la escala espacial del estudio y del tipo de interacción biótica predominante en una comunidad. Hay comunidades vegetales en donde prevalece el mutualismo más que la competencia interespecífica o viceversa. Además, hay atributos que están más relacionados con los cambios en las condiciones ambientales que con las interacciones y viceversa. Por otra parte, en estudios llevados a cabo en áreas reducidas se percibe mejor el efecto de las interacciones bióticas que el de las condiciones ambientales, mientras que en estudios regionales donde se comparan áreas de grandes dimensiones el efecto del ambiente puede ser más evidente que el efecto de las interacciones bióticas. Debido a las diferencias de los efectos de los filtros en las especies con ciertos atributos funcionales, es importante elegir atributos funcionales para los que se han documentado cambios con respecto a los filtros ambientales que se van a estudiar (Weiher y Keddy 1995, Valiente-Banuet y Verdú 2007).

El efecto de los filtros ambientales en las especies con diferentes atributos funcionales también varía dependiendo de la etapa del desarrollo. En sus fases de plántula y de individuo joven, las plantas son muy vulnerables a los filtros ambientales debido a que poseen pocas estructuras de defensa que les permiten enfrentarse a los herbívoros y a que poseen raíces poco profundas (Raven *et al.* 2005, Kitajima 2007). Sumado a esto, las plantas jóvenes, debido a su tamaño reducido, reciben de forma limitada ciertos recursos (*e.g.*, luz), debido a que son afectadas por la competencia asimétrica de plantas de mayor tamaño (Schwinning y Weiner 1998). El tamaño reducido también limita la cantidad de reservas que pueden acumular y dificulta la posibilidad de

que sea mayor la tasa fotosintética con respecto a la tasa de respiración (Kitajima 2007). Los patrones de distribución agregada de las plántulas como resultado de la dispersión de las semillas concentrada en la planta madre pueden dar lugar a una densodependencia negativa, lo cual puede ocasionar una elevada tasa de mortalidad de muchas plántulas (Antonovics y Levin 1980, Queenborough *et al.* 2007). Debido a esta vulnerabilidad, los atributos funcionales que tengan las plantas en estas fases serán determinantes para su establecimiento en la comunidad (Grubb 1977, Raven *et al.* 2005, Kitajima 2007, Poorter 2007). A pesar de la importancia de conocer y analizar los atributos funcionales en las plantas de corta edad, llama la atención que numerosos estudios se han enfocado en los atributos funcionales que presentan los individuos adultos para explicar los procesos de sucesión, ensamblaje y establecimiento de árboles en un sitio (*e.g.*, Prior *et al.* 2003, Kraft *et al.* 2008).

1.4 Atributos funcionales foliares

Un grupo de atributos funcionales conocido por su notable variación en las diferentes etapas del desarrollo de los árboles es el relacionado con las características de las hojas; a éstos se les conoce como atributos foliares (Thomas y Winner 2002, Cornelissen *et al.* 2003a, Ishida *et al.* 2005). Las hojas juegan un papel crucial en la vida de las plantas, pues en ellas no sólo se lleva a cabo la mayor parte de la fotosíntesis, sino que también allí se regula su temperatura y transpiración (Cornelissen *et al.* 2003b). Por lo tanto, el conocimiento sobre cómo varían las características de las hojas durante el desarrollo de la planta es fundamental, ya que estas variaciones pueden tener efectos en diferentes aspectos funcionales de los árboles. En el Cuadro 1 se enlistan algunos atributos funcionales foliares y su papel funcional. Asimismo, en los siguientes párrafos se explican con detalle las interpretaciones que se han propuesto sobre el papel funcional de algunos atributos foliares.

Área de la hoja. La magnitud de este atributo está relacionada con la eficiencia en la captación de luz en condiciones de sombra (Niinemets y Sack 2006). Los individuos de la misma especie que viven en condiciones más limitadas de luz suelen tener hojas de mayor área que los individuos de la misma especie expuestos a mayor cantidad de luz (Lichtenthaler *et al.* 1981, Gurevitch *et al.* 2002, Markesteijn *et al.* 2007). La mayor área en condiciones de sombra permite una mayor eficiencia en la captura de luz (Evans y Poorter 2001). Además, está relacionado con la tolerancia al estrés hídrico y a las altas temperaturas (Chabot y Hicks 1982, Cornelissen *et al.*

2003b). El estrés hídrico puede limitar el tamaño de las hojas, ya que las hojas de menor tamaño tienen una mayor pérdida de calor a partir de las corrientes de aire circundantes, una menor temperatura y una menor transpiración que hojas de mayor tamaño (Niinemets 1998). Algunas comparaciones realizadas entre plantas de varios sitios han mostrado que las que se encuentran

Cuadro 1. Atributos funcionales foliares y la interpretación de su papel funcional

Atributos foliares	Papel funcional
Área de la hoja	Eficiencia en la captación de luz, balance hídrico, tolerancia a las altas temperaturas (Chabot y Hicks 1982, Westoby <i>et al.</i> 2002, Cornelissen <i>et al.</i> 2003b, Niinemets y Sack 2006).
Área foliar específica	Inversión de biomasa para la captura de luz, tasa relativa de crecimiento, longevidad foliar (Wright y Westoby 2000, Westoby <i>et al.</i> 2002, Cornelissen <i>et al.</i> 2003b, Wright <i>et al.</i> 2004, Poorter y Bongers 2006).
Cantidad de materia seca de la hoja	Resistencia de la hoja a romperse por daño mecánico (Cornelissen <i>et al.</i> 2003b).
Configuración laminar	Tolerancia a la sequía, tolerancia a temperaturas altas, capacidad de enfriamiento de la hoja (Niinemets 1998).
Densidad de la hoja	Tolerancia al estrés hídrico (Garnier y Laurent 1994, Niinemets 2001).
Esbeltez	Eficiencia en la intercepción de luz (Takenaka 1994).
Grosor de la hoja	Eficiencia fotosintética y en la transferencia de CO ₂ (Hanba <i>et al.</i> 1999, Niinemets 2001).
Longitud del peciolo	Eficiencia en la intercepción de la luz (Takenaka 1994).
Pubescencia de las hojas	Tolerancia al estrés hídrico, al estrés generado por altas temperaturas y defensa contra herbívoros (Ehleringer and Mooney 1978, Hanley <i>et al.</i> 2007).

en lugares con mayor estrés hídrico o con temperaturas extremas tienden a tener hojas de menor tamaño (Chabot y Hicks 1982, Cornelissen *et al.* 2003a).

Área foliar específica (AFE). Este atributo se calcula dividiendo el área de una hoja fresca entre su peso seco, y se define como la cantidad de área superficial que es utilizada para capturar luz con respecto a la inversión de peso seco (Milla *et al.* 2007). El AFE de individuos de una misma especie disminuye conforme aumenta la exposición a la luz (Rijkers *et al.* 2000). Esto puede deberse a que al incrementar el área por unidad de biomasa, incrementa la intercepción de luz en

condiciones de poca luz (Evans y Poorter 2001, Poorter *et al.* 2009). Además, este atributo se encuentra relacionado con la tasa de crecimiento de los individuos. Las especies de crecimiento lento tienen un AFE más bajo que las plantas de crecimiento rápido (Poorter *et al.* 2009).

Cantidad de materia seca de la hoja. Este atributo está relacionado con la resistencia física y se obtiene dividiendo el peso seco entre el peso fresco de la hoja. Mientras mayor cantidad de materia seca tenga la hoja, mayor resistencia tendrá a las fuerzas mecánicas (Cornelissen *et al.* 2003b). Además, esta característica está relacionada con la densidad de la hoja (Garnier y Laurent 1994). Hay poca información de la relación del CMS con la anatomía de la hoja. Sin embargo, se encontró una relación entre el contenido de agua, el cual es el inverso aditivo del contenido de materia seca y el volumen de las células que no se encuentra ocupado por las paredes celulares, es decir, el protoplasma (Garnier y Laurent 1994). Por lo tanto el contenido de materia seca posiblemente está relacionado con la cantidad de volumen ocupado por las paredes celulares. Este atributo también está relacionado con otros aspectos. Se dice que el CMS de individuos de una misma especie es diferente dependiendo de la fertilidad del suelo en que crecen (Hodgson *et al.* 2011).

Configuración laminar. Este atributo se basa en la clasificación de las hojas en simples o compuestas y está relacionado con la tolerancia a la sequía y con el enfriamiento de la hoja (Niinemets 1998). En general, las plantas con hojas compuestas se encuentran en ambientes más secos que las plantas con hojas simples; las hojas compuestas se enfrían por convección más rápidamente que las hojas simples debido a que están formados por folíolos de menor tamaño que tienen mayor superficie de contacto con el aire y por lo tanto se pueden enfriar más fácilmente por las corrientes de aire (Niinemets 1998).

Densidad de la hoja. La densidad de la hoja se obtiene dividiendo el peso seco entre el área superficial y el grosor de la hoja. La densidad es alta cuando la proporción de tejidos que tienen células de paredes celulares gruesas con respecto a tejidos con paredes celulares delgadas es alta, cuando hay mayor número de tejidos con células pequeñas o cuando muchas células de una hoja tienen paredes celulares gruesas (Lambers y Poorter 1992). Además está relacionado con factores ambientales. En regiones del planeta con menor disponibilidad de agua hay una mayor dominancia de especies de árboles con mayor densidad foliar; por lo tanto, la densidad de la hoja parece estar relacionada con la tolerancia al estrés hídrico (Niinemets 2001). En condiciones de

estrés hídrico, las hojas posiblemente tienen una mayor densidad debido a que, en el proceso de formación de las hojas, la presión de turgencia y la expansión celular se reducen, dando lugar a una disminución de los espacios intercelulares que resulta en hojas con una mayor densidad (Chartzoulakis *et al.* 2002, Guerfel *et al.* 2009). Se ha documentado que las hojas con mayor densidad tienen una mayor resistencia al daño físico ocasionado por la desecación y por ello toleran mejor el estrés hídrico (Mediavilla *et al.* 2001)

Esbeltez de la hoja. Se calcula al dividir la longitud foliar entre el ancho foliar: Mientras mayor sea el cociente longitud/ancho foliar, la lámina foliar es más esbelta. Mientras más esbelta sea la lámina, hay mayor separación exposición de la superficie foliar y una menor agregación de las hojas alrededor del tallo y por lo tanto, se disminuye el autosombreo (Takenaka 1994).

Grosor de la hoja. Este atributo está relacionado con la eficiencia fotosintética y la transferencia de CO₂ a través de la hoja. El volumen y área superficial de las células del mesófilo incrementa al aumentar el grosor de la hoja (Yun y Taylor 1986). El mesófilo es un tejido que posee numerosos cloroplastos y muchos espacios intercelulares que facilitan el intercambio gaseoso. Por lo tanto, mientras más gruesa es la hoja, más grueso es el mesófilo y hay una mayor transferencia de CO₂ y una mayor eficiencia fotosintética. Sin embargo hay que tener cuidado con esta relación porque el aumento del grosor no solo está relacionado a un incremento del volumen de las células del mesófilo. El aumento de grosor también está relacionado con un aumento en grosor de la cutícula y epidermis de la hoja (Niinemets y Sack 2006). Este atributo también está relacionado con el intercambio de gases y la cantidad de irradiación solar recibida (Niinemets 2001, Hanba *et al.* 1999). En ambientes con mayor irradiación las hojas tienen mayor grosor (Niinemets 2001).

Longitud del peciolo. El peciolo es una estructura tubular que conecta a la hoja con el tallo (Raven *et al.* 2005). El tamaño de esta estructura está relacionado con la eficiencia de la hoja en la intercepción de luz. Mientras más grande sea el peciolo, la lámina foliar recibe menos sombra por parte de otras hojas y por ello, la hoja posiblemente intercepta mayor cantidad de luz (Takenaka 1994, Niinemets *et al.* 2004).

Pubescencia de las hojas. Este atributo es más difícil de precisar porque se han propuesto varias definiciones para el término 'pubescencia'. Algunos autores afirman que la pubescencia consiste

en la presencia de una capa de tricomas en la superficie de la hoja. Esta definición incluye a cualquier tipo de tricoma, es decir, a cualquier tipo de excrecencia de origen epidérmico que puede tener diversas formas (*e.g.*, estrellada, pelo y escamas; Judd *et al.* 2002, Hanley *et al.* 2007). Otros autores consideran que una planta es pubescente sólo cuando tiene tricomas finos y suaves en forma de pelo (Font Quer 1985, Hickey y King 2000). En este estudio se consideraron como pubescentes a las plantas que presentan tricomas en forma de pelo, sin importar si son suaves o duros. Esta decisión se debe a que las estructuras en forma de pelo tienen un papel funcional muy importante, sin importar su forma o grado de dureza (Karabourniotis y Bornman 1999). La presencia de pubescencia está relacionada con el estrés hídrico y el estrés generado por las altas temperaturas. Los tricomas producen una capa reflectora que disminuye la absorción de rayos UV y, en menor porcentaje, la de los rayos infrarrojos. Algunos tricomas poseen pigmentos (*e.g.* flavonoides) que absorben los rayos UV y protegen a las células de los tejidos inferiores. Estos pigmentos permiten controlar la temperatura de la hoja y por lo tanto, disminuir la transpiración. Este efecto es crucial en sitios de altas temperaturas y con una baja disponibilidad de agua (Ehleringer y Mooney 1978, Karabourniotis *et al.* 1992, Slaton *et al.* 2001). La pubescencia también se relaciona con la defensa de las plantas contra herbívoros, ya que los tricomas afectan la ingestión de las hojas (Hanley *et al.* 2007).

1.5 Diferencias de los valores de los atributos funcionales foliares entre individuos vegetales jóvenes y adultos

En varios ecosistemas (*e.g.*, bosque templado, vegetación mediterránea, bosque de coníferas y bosque tropical perennifolio), varios autores han reportado que las hojas de especies arbóreas difieren entre la fase joven y la fase adulta de sus individuos. Estos autores han dado diferentes interpretaciones a estas diferencias, pues las atribuyen a cambios en el ambiente de vida de las plantas conforme crecen, a la temporalidad de la expresión genética y a efectos de su alometría (Bond 2000, Day *et al.* 2002, Thomas y Winner 2002; Martínez-Garza y Howe 2005).

Los cambios debido al ambiente pueden ejemplificarse con estudios realizados en las selvas altas perennifolias. En dichos sistemas, los árboles de dosel de etapas sucesionales tardías se encuentran en la sombra cuando son jóvenes, mientras que en su fase adulta están expuestos a una gran cantidad de luz. Estas diferencias en el ambiente tienen un efecto en varios atributos, entre ellos, el AFE (Poorter *et al.* 2005, Houter y Pons 2012).

La temporalidad de la expresión genética ocasiona que, a través del tiempo y al avanzar la edad o el tamaño del árbol, se produzcan primordios foliares que son intrínsecamente diferentes, sin importar el ambiente externo en donde se desarrolla la planta. De esta manera, se pueden generar cambios en la respuesta a ciertas hormonas, cambios en el DNA y cambios en la expresión de genes. Estos cambios, a su vez, pueden ocasionar cambios en la morfología y fisiología foliar (Day *et al.* 2002).

A su vez, la alometría se define como los cambios en los tamaños relativos de las hojas con respecto al tamaño total de la planta (Gayon 2000). El tamaño de la hoja puede ser afectado por el tamaño del tronco o el diámetro del entrenudo en donde se encuentra la hoja (Ryan y Yoder 1997, Brouat *et al.* 1998). Por ejemplo, la altura del tronco de un árbol puede generar una resistencia hidráulica, es decir, mientras mayor altura tenga el árbol mayor resistencia se genera en el árbol para transportar el agua desde las raíces hasta las hojas de la copa (Ryan y Yoder 1997). Thomas y Winner (2002) consideran que esta limitación en el transporte del agua limita la expansión de las hojas y ocasiona que las hojas sean de menor área y mayor grosor en plantas adultas con respecto a plantas jóvenes.

En un bosque tropical perennifolio en México (Martínez-Garza y Howe 2005) y en un bosque de Malasia (Thomas y Bazzaz 1999) se encontró que las plantas que presentaban una mayor altura en estado adulto son las que presentaban mayores diferencias en área foliar y área foliar específica entre la fase adulta y la fase joven. Estas diferencias se podrían deber a que las plantas cuya altura máxima en estado adulto es muy grande se enfrentan a mayores cambios en las condiciones ambientales a lo largo de su crecimiento, principalmente en el ambiente lumínico, con respecto a las plantas que no presentan una gran altura máxima en estado adulto (Thomas y Bazzaz 1999).

1.6 Planteamiento del problema y objetivos

Muchos estudios no han reconocido el hecho de que algunos atributos de los árboles presentes desde las etapas iniciales de crecimiento de la planta, como los rasgos de las hojas, pueden cambiar durante su crecimiento (Thomas y Winner 2002, Cornelissen *et al.* 2003a, Thomas 2010). Como se explicó, estas diferencias pueden deberse a que las plantas jóvenes crecen en ambientes que son diferentes de aquellos en los que viven los adultos o a cambios que están

determinados por el desarrollo de la planta, independientemente del ambiente en que se encuentre (Martínez-Garza y Howe 2005, Houter y Pons 2012).

Los bosques tropicales caducifolios se presentan en las regiones tropicales donde hay patrones estacionales marcados de precipitación. En México se desarrollan principalmente en la vertiente del Pacífico, desde el sur de Sonora hasta Chiapas (Rzedowski 1978, Mooney *et al.* 1995), aunque también hay porciones importantes en la vertiente atlántica, sobre todo en la Península de Yucatán. En todas estas regiones la temporada de sequía dura de cinco a ocho meses, y por lo tanto los bosques están dominados por especies de árboles caducifolios que pierden sus hojas durante esta temporada (Rzedowski 1978). En los bosques tropicales caducifolios no se han estudiado las diferencias en los atributos foliares de la fase joven con respecto a la fase adulta. El ecosistema más similar en el cual se han estudiado estas diferencias ha sido el bosque tropical subperennifolio (Kitajima y Poorter 2010).

En un bosque tropical caducifolio del sur de México Lebrija-Trejos *et al.* (2010a) analizaron el papel de los filtros ambientales abióticos en el ensamblaje de comunidades, por medio del estudio de los cambios en la estructura de la comunidad, en las condiciones ambientales y en los atributos funcionales a través de la sucesión; estos autores encontraron que la temperatura del aire en el sotobosque y los atributos foliares en plantas adultas son importantes para el ensamblaje de las comunidades. En este mismo sistema, van den Elzen (2010) analizó los cambios de los atributos funcionales medidos en individuos adultos de las especies de diferentes etapas sucesionales y encontró que las plantas de etapas tempranas de la sucesión tienen características que les permiten un crecimiento más rápido y las plantas de etapas tardías de la sucesión tienen características que les permiten una mayor supervivencia. Sin embargo, debido a la importancia potencial de las fases tempranas del desarrollo en el ensamblaje de comunidades, es necesario cuantificar los atributos de las plantas jóvenes de este tipo de vegetación para poder determinar en qué medida son diferentes respecto a los de las plantas adultas.

La pregunta general de este estudio es: ¿cómo son los atributos funcionales de las plantas jóvenes y qué diferencias presentan con respecto a los de los adultos? A partir de esta pregunta se establecieron los siguientes objetivos generales: (1) describir y cuantificar los atributos funcionales foliares de árboles del bosque tropical caducifolio en su fase joven, (2) evaluar las posibles diferencias que presentan los atributos funcionales en individuos jóvenes con respecto a

individuos adultos de la misma especie.

De los objetivos generales se desprenden los siguientes objetivos particulares: (1) conocer la tendencia general de las diferencias entre adultos y jóvenes, (2) conocer a nivel de especie el efecto de la etapa del desarrollo en los valores de los atributos funcionales foliares, (3) evaluar la ordenación de los jóvenes y adultos en el espacio de funcionalidad foliar (4) determinar, como lo han sugerido Thomas e Ickes (1995), Thomas y Bazzaz (1999) y Martínez-Garza y Howe (2005), si las diferencias entre adultos y jóvenes se relacionan con la altura máxima que presentan los individuos en fase adulta.

1.7 Hipótesis y predicciones

En este estudio se hipotetizó que los atributos funcionales foliares de individuos jóvenes y adultos de árboles del bosque tropical caducifolio difieren entre sí. Estas diferencias podrían deberse, por un lado, a que las hojas están funcionando en condiciones ambientales distintas y, por el otro, a cambios intrínsecos de la planta durante su ontogenia. Es difícil saber cuál de estos factores tiene un mayor efecto en las posibles diferencias que se pudieran observar en los atributos funcionales.

Suponiendo que el ambiente juega un papel central en las diferencias de los atributos funcionales, es esperable que los atributos funcionales foliares de las plantas jóvenes les confieran una mayor eficiencia en la captura de luz con respecto a los adultos; es decir, las plantas jóvenes deberían tener hojas con mayor AFE, más esbeltas y peciolo más largos. Sumado a esto, si el ambiente es importante en las diferencias de los atributos funcionales, también se espera que las especies con mayor altura máxima en estado adulto, presenten diferencias mayores en los atributos funcionales en la fase adulta respecto a la fase joven, en comparación con las plantas que tienen alturas máximas menores en su fase adulta.

2. SITIO DE ESTUDIO

2.1 Localización geográfica

El estudio se llevó a cabo en los alrededores de la localidad de Nizanda, Oaxaca ($16^{\circ}39'$ N, y $95^{\circ}00'$ O). Nizanda se encuentra en el municipio de Asunción Ixtaltepec, en la vertiente pacífica del Istmo de Tehuantepec (Pérez-García *et al.* 2001, Fig. 2).

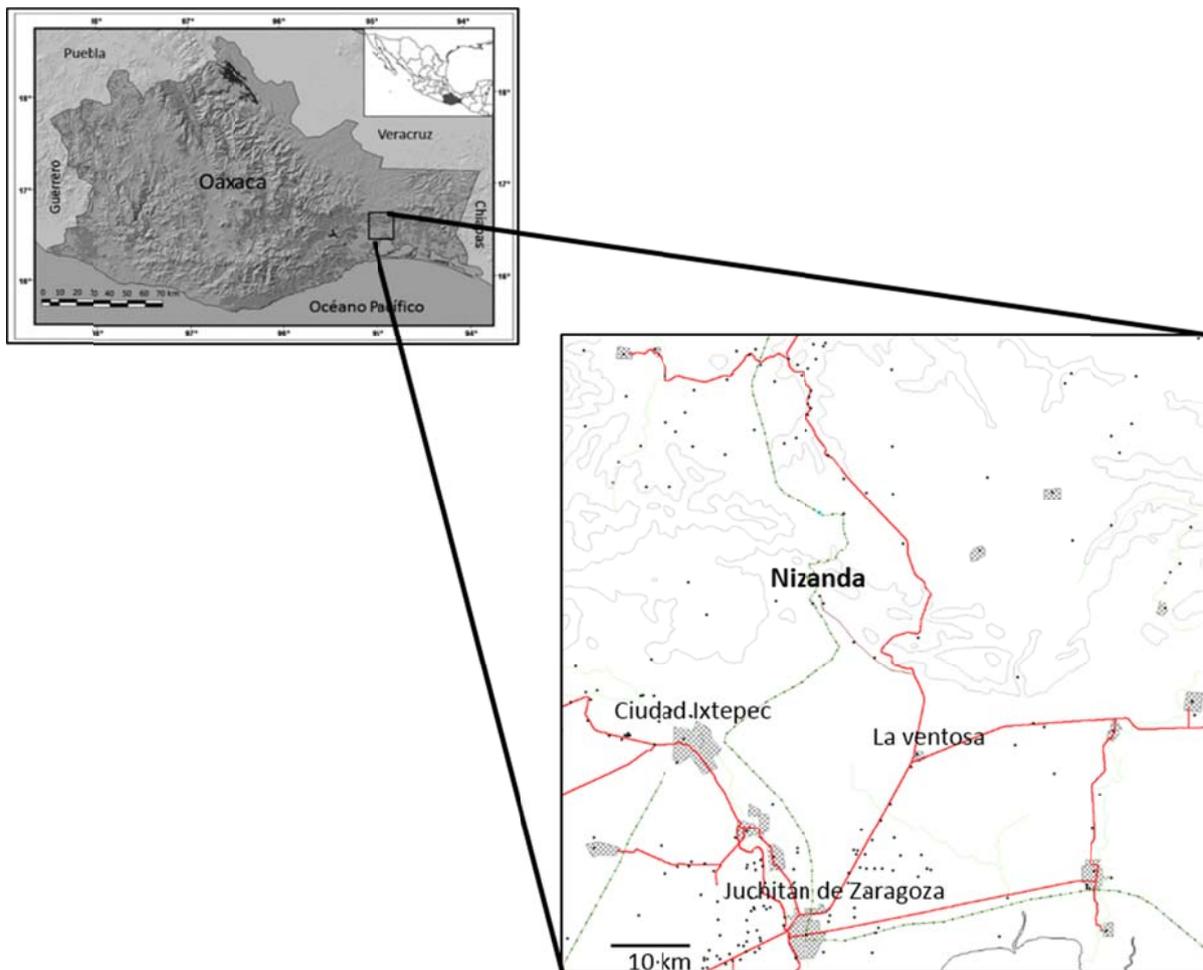


Figura 2. Localización de Nizanda, Oaxaca.

2.2 Clima, geología y edafología

El clima de la región es cálido isotermal, subhúmedo, con lluvias en verano ($Aw_0(w)igw''$) y se caracteriza por tener un régimen de canícula, es decir, una sequía breve de medio verano (García 2004). La región presenta una temperatura promedio de 27.7 °C, una precipitación promedio anual de 898 mm (Kupers 2013), y una temporada de lluvias que va de mayo a octubre y una de secas de octubre a abril (Pérez-García *et al.* 2001, Lebrija-Trejos *et al.* 2008).

Desde el punto vista geológico, Nizanda forma parte del Terreno Cuicatleco, que está limitado por el occidente por la falla Oaxaca y al oriente por la falla Vistahermosa. Esta unidad geológica es resultado de la actividad magmática, del proceso de formación de una cuenca oceánica y de tres eventos de deformación, y está caracterizada por ser una unidad compleja con varios tipos de rocas: filita siliciclástica, caliza, filita vulcanoclástica, mármol, anfibolita, serpentinita, así como rocas volcánicas e intrusivas. Alrededor de Nizanda principalmente hay filita siliciclástica y rocas de caliza del periodo Cretácico (Pérez-Gutiérrez *et al.* 2009).

Los principales suelos que hay en el municipio de Asunción Ixtaltepec, y en el municipio colindante de Ciudad Ixtepec, son Vertisol (suelos con gran proporción de arcilla), Acrisol (suelos ácidos de zonas húmedas) y Cambisol (suelos con poca cantidad de materia orgánica y arcilla). En menor proporción hay Luvisol (suelos más fértiles que los acrisoles, con mucha arcilla acumulada en el subsuelo) y Gleysol (suelos pantanosos o inundados), (INEGI 1998, WRB 2007, INEGI 2004). En Nizanda, los suelos son principalmente Cambisoles (Pérez-García *et al.* 2001, INEGI 2004).

2.3 Vegetación

La cubierta vegetal de la región es notablemente heterogénea, ya que comprende diversas comunidades vegetales que en gran medida están relacionadas con las unidades geológicas o geomorfológicas (Gallardo-Cruz *et al.* 2010). En la vegetación de Nizanda se han distinguido los siguientes tipos de vegetación: bosque tropical caducifolio, sabana, vegetación xerofítica, bosque de galería y bosque perennifolio de montaña. El bosque tropical caducifolio es la vegetación con mayor riqueza florística y con mayor cobertura, y de hecho este bosque forma una especie de matriz continua que contiene a las demás comunidades (Pérez-García *et al.* 2010, Gallardo-Cruz *et al.* 2010).

La estructura de la comunidad del bosque tropical caducifolio es variable y depende del tipo de sustrato en el que se desarrolla. Cuando el bosque tropical crece sobre esquistos, está dominado por varias especies de leguminosas (*e.g.*, *Lonchocarpus emarginatus* y *Acacia picachensis*). A su vez, cuando se desarrolla sobre roca caliza, generalmente se presentan especies arbóreas que pueden crecer en suelos rocosos poco desarrollados como *Bursera excelsa*, *Jacaratia mexicana* y *Erythrina lanata*, y los cactus columnares *Neobuxbaumia scoparia* y *Pachycereus pecten-aboriginum* (Pérez-García *et al.* 2001).

2.4 Vegetación secundaria

Además de las zonas conservadas de bosque maduro que existen en la región, también hay numerosas áreas de bosque secundario muy heterogéneas que se han ido desarrollando después del abandono de campos agrícolas, principalmente de maíz, en donde se eliminó la vegetación a partir del método de roza tumba y quema (Lebrija-Trejos 2004, Lebrija-Trejos *et al.* 2008).

La estructura y la composición del bosque secundario varían fuertemente dependiendo de la edad desde el abandono de estos sitios. A través del tiempo aumenta la altura del dosel, la densidad, el área basal, y la cobertura de la copa hasta llegar a estabilizarse, pero cada una de estas variables tiene una dinámica diferente (Lebrija-Trejos *et al.* 2008; Lebrija-Trejos *et al.* 2010b). En los primeros tres años de abandono dominan arbustos como *Waltheria indica*; posteriormente la dominancia recae en las leguminosas *Mimosa tenuiflora* y *Mimosa acantholoba*, particularmente en las parcelas que tienen hasta 40 años de abandono. En el sotobosque se observa, a través de la sucesión, un aumento de especies de bosque maduro como *Lysiloma divaricatum* y *Euphorbia schlechtendalii* (Lebrija-Trejos *et al.* 2008). Las condiciones ambientales del sotobosque o la zona de regeneración también van evolucionando dependiendo de la edad de abandono: los sitios recientemente abandonados (de sucesión temprana) son menos húmedos, más calientes y reciben una mayor cantidad de radiación, incluyendo la luz fotosintéticamente activa, que los sitios de sucesión tardía (Lebrija-Trejos *et al.* 2011). La dominancia de ciertos atributos foliares en la comunidad también varían dependiendo de la etapa de la sucesión. Los sitios de sucesión temprana están dominados por plantas con hojas compuestas con folíolos de poco tamaño que permiten el enfriamiento de la hoja mientras que los sitios de sucesión tardía abundan plantas con hojas simples de mayor tamaño (Lebrija-Trejos *et al.* 2010a).

3. MÉTODO

3.1 Selección de individuos y obtención de muestras foliares

Con el fin de evaluar los atributos funcionales foliares presentes en la fase temprana de desarrollo ontogenético (fase joven), se hizo una búsqueda extensa de individuos en esta etapa de su vida, de las 32 especies que han sido registradas en distintas fases de desarrollo sucesional del BTC de Nizanda (Cuadro 2). La apertura del dosel se midió con un densiómetro; a una altura de 1.3 m del suelo se hizo una estimación visual a través del espejo cóncavo del porcentaje de apertura en cuatro direcciones cardinales (norte, sur, este y oeste) y se obtuvo una apertura promedio. Estas especies representan el 62.7 % del conjunto de 51 especies cuyos atributos funcionales fueron estudiados en la fase adulta por van den Elzen (2010). Para cada especie se intentó seleccionar al menos cinco individuos con alturas < 50 cm pero > 5 cm (lo que no fue posible en dos especies), y de cada uno se recolectaron cinco hojas. Las hojas se mantuvieron unidas al tallo principal, se envolvieron en papel humedecido y se colocaron en bolsas de plástico. Posteriormente se introdujeron en un refrigerador para evitar la pérdida de humedad y poder evaluar las distintas variables seleccionadas al día siguiente.

3.2 Proceso de identificación de las plantas

Con el objetivo de tener una base sólida que ayudara en el proceso de identificación de las plantas jóvenes en el campo, se pusieron a germinar semillas que se recolectaron de algunos adultos de especies que se habían identificado previamente (Cuadro 2). Para ello, se recolectaron 500 semillas por especie y se almacenaron en bolsas de papel. A las semillas que tenían cubierta seminal impermeable se les lijó la testa en la región chalazal antes de sembrarlas (Cervantes *et al.* 2001). Las semillas se sembraron sobre placas de agar (1 %) en cajas de Petri de plástico, y se pusieron a germinar una cámara de ambientes controlados de la Facultad de Ciencias, UNAM, con un fotoperiodo de 16/8 h, una temperatura de 26 ± 2 °C y una intensidad luminosa de 35 a 40 $\mu\text{moles m}^{-2} \text{s}^{-1}$. Después de que germinaron, las plántulas se trasladaron a macetas y se dejaron crecer en un lugar cerrado en donde entraba la luz del sol. Se tomaron fotografías a las plantas en diferentes tiempos posteriores a su germinación (10, 30 y 60 días). Las fotografías fueron utilizadas para dar mayor certeza a la identificación de las plantas en el campo. Las demás plantas se identificaron con ayuda de ejemplares de plantas adultas identificados previamente.

3.3 Medición de atributos

A cada hoja se le midió el área superficial, el peso, la longitud, el ancho, el grosor y la longitud del peciolo, siguiendo principalmente los procedimientos de Cornelissen *et al.* (2003b) y los de van den Elzen (2010) cuando el primer trabajo no incluía un método específico para algún atributo. El grosor de las hojas se midió con un micrómetro digital 0.001 mm (Digimatic 293-831, Mitutoyo, USA). El ancho y la longitud de la hoja, de los foliolos y los foliolulos, así como la longitud del peciolo (LP), se midieron con un vernier. Las hojas se escanearon a color con una resolución de 300 ppp en un escáner de alta resolución (Scanjet G3110, Hewlett Packard, China). Posteriormente, se midió el área de las hojas, los foliolos y los foliolulos escaneadas con el programa Image J (Abràmoff *et al.* 2004). El peso fresco y seco se midió con una balanza analítica (Adventurer N13123, Ohaus, China). Se clasificaron las hojas en “sí” y “no” dependiendo de si eran pubescentes o no. Asimismo, dependiendo de su configuración laminar, se clasificaron en simples, compuestas o doblemente compuestas. Para obtener el peso seco de las hojas, se secaron en un horno (ED-53, Binder, Germany) a 60 °C hasta obtener un peso constante.

A partir de estas mediciones se obtuvo el área foliar específica (AFE), la densidad, la esbeltez y el contenido de materia seca de la hoja (CMS) con las siguientes fórmulas (Cornelissen *et al.* 2003b):

$$AFE = \frac{\text{área superficial}}{\text{peso seco}}$$

$$\text{Densidad} = \frac{\text{peso seco}}{\text{área superficial} \times (\text{grosor de la hoja} / 10,000)}$$

$$\text{Esbeltez} = \frac{\text{longitud}}{\text{ancho foliar máximo}}$$

$$CMS = \frac{\text{peso seco}}{\text{peso húmedo}}$$

Los valores de los atributos funcionales de las hojas en estado adulto fueron obtenidos por van den Elzen (2010), quien seleccionó individuos que tuvieran entre 10 y 30 cm de diámetro a la altura del pecho (DAP) y recolectó cinco hojas por individuo. Su selección de individuos se basó en el criterio de que las hojas estuvieran expuestas a la luz directa del sol. Para obtener la altura

Cuadro 2. Especies de las que se recolectaron hojas en fase joven en las cuales se midieron los atributos

funcionales. Se registra el número de individuos muestreados por cada especie. Los asteriscos (*) indican las especies de las que se recolectaron semillas y se pusieron a germinar para coadyuvar en el proceso de identificación. § Esta especie pertenece al complejo *Bursera simaruba* y su identidad puede cambiar en el futuro.

Familia	Especie	No. de individuos
Apocynaceae	<i>Cascabela ovata</i> (Cav.) Lippold*	13
	<i>Tabernaemontana odontadeniiflora</i> A. O. Simões et M.E. Endress*	10
Bignoniaceae	<i>Handroanthus impetiginosus</i> (Mart. ex DC.) Mattos	6
Boraginaceae	<i>Cordia dentata</i> Poir.	4
Burseraceae	<i>Bursera simaruba</i> (L.) Sarg. §	10
Caesalpinaceae	<i>Senna atomaria</i> (L.) H.S. Irwin et Barneby*	10
	<i>Senna holwayana</i> (Rose) H.S. Irwin et Barneby*	9
Capparaceae	<i>Quadrella incana</i> (Kunth) Iltis et Cornejo	12
	<i>Forchhammeria pallida</i> Liebm.	13
Euphorbiaceae	<i>Cnidoscolus megacanthus</i> Breckon*	13
	<i>Croton niveus</i> Jacq.	10
	<i>Euphorbia schlechtendalii</i> Boiss.	10
	<i>Manihot oxacana</i> D.J. Rogers et Appan	12
Fabaceae	<i>Aeschynomene compacta</i> Rose	12
	<i>Apoplanesia paniculata</i> C.Presl	10
	<i>Lonchocarpus lanceolatus</i> Benth.	4
	<i>Myrospermum frutescens</i> Jacq.	13
Hernandiaceae	<i>Gyrocarpus mocinnoi</i> Espejo	5
Mimosaceae	<i>Vachellia campechiana</i> (Mill.) Seigler et Ebinger*	12
	<i>Vachellia farnesiana</i> (L.) Wight et Arn. *	9
	<i>Havardia campylacantha</i> (L.Rico et M.Sousa) Barneby et J.W.Grimes	15
	<i>Leucaena lanceolata</i> S.Watson*	9
	<i>Lysiloma divaricatum</i> (Jacq.) J.F.Macbr.*	6
	<i>Mimosa acantholoba</i> (Humb. et Bonpl. ex Willd.) Poir. var. <i>eurycarpa</i> (B.L.Rob.) Barneby*	10
	<i>Mimosa goldmanii</i> B.L.Rob.*	11
<i>Mimosa tenuiflora</i> (Willd.) Poir.	9	
Polygonaceae	<i>Coccoloba liebmanni</i> Lindau	12
Rhamnaceae	<i>Krugiodendron ferreum</i> (Vahl) Urb.	5
Rubiaceae	<i>Randia thurberi</i> S.Watson	8
Sapindaceae	<i>Thouinia</i> sp.	11
	<i>Thouinidium decandrum</i> (Bonpl.) Radlk.	9
Theophrastaceae	<i>Bonellia macrocarpa</i> (Cav.) B. Ståhl et Källersjö *	10

máxima (h max) de los árboles en estado adulto, van den Elzen (2010) utilizó una base de datos regional de estructura y composición del bosque tropical caducifolio. En el caso de los atributos cuantitativos, se calcularon para cada especie los valores promedio de cada fase del desarrollo a partir de los atributos medidos en cada hoja de cada individuo.

3.4 Análisis estadísticos

Los análisis estadísticos se llevaron a cabo con el programa de estadística R (R Core Team, 2013). En primer lugar, para cada atributo foliar cuantitativo se realizó una regresión lineal del promedio y el coeficiente de variación de cada especie en fase adulta con respecto al promedio y el coeficiente de variación en fase joven. El objetivo de este análisis era conocer la tendencia general de las diferencias entre adultos y jóvenes. Por ello se comparó la función obtenida de la regresión lineal con la función identidad, que es:

$$y = x$$

En este estudio, y simboliza al promedio de los individuos adultos por especie y x al promedio de los individuos jóvenes por especie. La función identidad considera que los atributos en fase adulta son iguales a los atributos en fase joven; tiene una pendiente de 1 y una elevación u ordenada al origen de 0. Se realizaron pruebas para comprobar si las pendientes de las funciones obtenidas a partir de la regresión lineal eran diferentes a uno. El hecho de que las pendientes no fueran significativamente distintas de 1 no implicaba que las funciones fueran iguales a la función identidad, ya que podrían tener una ordenada al origen distinta de cero. Por ello, se realizó una prueba de elevación en las funciones para ver si la ordenada al origen era distinta de cero. Estas dos pruebas se hicieron con las funciones de ‘slope.test’ y ‘elev.test’ en el paquete de R llamado ‘smatr’ (Warton *et al.* 2012).

Con el objetivo de saber si la fase del desarrollo (*i.e.*, la condición de joven o adulto de cada individuo) tenía un efecto en el valor de los atributos funcionales, se generaron dos modelos lineales de efectos mixtos (McCulloch y Searle 2001) para cada especie y atributo. En el modelo 1 se analizó el efecto del valor de los atributos funcionales considerando la etapa del crecimiento y los individuos.

$$\text{modelo 1} = \ln x \sim T|A$$

En donde x simboliza al atributo funcional en cuestión, T representa a la etapa del desarrollo (joven o adulto), y A se refiere al individuo. Todos los valores de todos los atributos fueron transformados a una escala logarítmica para cumplir el supuesto de normalidad.

En el modelo 0 se analizó el valor que adquieren los atributos funcionales considerando los individuos sin tomar en cuenta la etapa de crecimiento:

$$\text{modelo 0} = \ln x \sim A$$

Posteriormente, se obtuvo el criterio de información de Akaike (AIC) de cada modelo, el cual permitió seleccionar el que mejor representara a los datos (Burnham y Anderson 2002). El modelo 1 fue seleccionado en los casos en que el AIC de este modelo fuera dos unidades menor que el modelo 0 (*i.e.*, $AIC_0 - AIC_1 > 2$). Se seleccionó el modelo 0 en los otros casos. La selección del modelo 1 implica que la etapa de desarrollo tuvo un efecto en el valor de los atributos funcionales. Por el contrario, si se escogía el modelo 0 se consideraba que la etapa del desarrollo no tenía un efecto en el valor de dichos atributos funcionales. Cuando la diferencia entre los dos AIC era ≤ 2 , no se pudo seleccionar ninguno de los dos modelos.

Los atributos funcionales de pubescencia y configuración laminar no fueron analizados con este procedimiento debido a que estos datos sólo se registraron por cada especie y por cada fase del desarrollo y no se estudió su variación a nivel individual. Posteriormente se hizo un análisis de factores con datos mixtos (FAMD, *Factor Analysis on Mixed Data*), el cual permitió visualizar la manera en la que se ordenan (*i.e.*, qué tan lejos o cerca quedan) los individuos de fase joven con respecto a individuos de fase adulta de las distintas especies en el espacio de funcionalidad foliar. Para este fin, se construyó una matriz de las especies en fase joven y adulta, así como los atributos funcionales promedio. Este análisis permitió ordenar a las especies con respecto a variables tanto categóricas como continuas (Lê *et al.* 2008)

Para conocer la importancia de las categorías de los atributos cualitativos respecto a los ejes 1 y 2 obtenidos a partir del FAMD se hizo una prueba de χ . Esta prueba permite determinar si las especies se diferenciaron en cada eje con respecto a esa categoría y se lleva a cabo de la siguiente manera. Primero se realiza una prueba de t para ver si la media de las puntuaciones de las especies que son explicadas por una variable categórica (*e.g.*, hoja simple) es diferente de las puntuaciones promedio de la variable categórica (*e.g.*, configuración laminar). El valor de P resultante es transformado a

un cuantil de la distribución normal a través de una prueba de ν . Si la ν es significativamente mayor que 0 significa que el promedio de la categoría es mayor al promedio de la variable categórica y por lo tanto, que las especies se diferenciaron con respecto a esa categoría a lo largo de ese eje (Lê *et al.* 2008).

Para conocer la relación entre la altura máxima y la diferencia entre los atributos en fase adulta con respecto a la fase joven, para cada especie y cada atributo se calculó la diferencia proporcional de la fase joven con respecto a la fase adulta (DPJA).

$$DPJA = \frac{A_{max} - A_{min}}{A_{max}}$$

Al considerar los valores promedio de las distintas fases del desarrollo, con el fin de que DPJA no tuviera valores negativos, se seleccionó el valor máximo, representado como A_{max} y el valor mínimo representado como A_{min} .

Por cada atributo, se analizó la relación entre la altura máxima y la diferencia proporcional entre fase adulta y joven por medio de una correlación. Al realizar una prueba de Shapiro-Wilk, se vio que los datos de altura máxima no tenían una distribución normal, por lo tanto se realizó una correlación no paramétrica de Spearman.

4. RESULTADOS

4.1 Comparación general de los atributos foliares entre individuos jóvenes y adultos

Los valores promedio por individuo y por especie de los atributos foliares evaluados en las 32 especies de Nizanda se muestran en los Anexos I y II. En las Figuras 3 y 4 se presenta una comparación gráfica de los valores que toman estos atributos en los individuos jóvenes y adultos del conjunto de especies. En estas gráficas, la línea roja está definida por una pendiente de 1 ya que representa la función idéntica. Las pendientes obtenidas para los datos observados fueron significativamente menores que 1 en el caso de tres atributos (AFE, densidad y esbeltez); es decir, para estos atributos los valores fueron mayores en hojas de los individuos jóvenes que de los adultos. En todos los demás casos (área, grosor, CMS, LP) la pendiente no difirió de 1, es decir, para estos atributos las diferencias entre etapas son constantes entre las especies. En el caso de dos atributos funcionales, la diferencia significativa entre la pendiente observada y una pendiente de 1 pareció ser consecuencia de que un número reducido de especies (tres en el caso de la densidad y dos en el de la esbeltez) tuvieron valores atípicos; al repetir el análisis habiendo excluido estas especies, se mantuvieron las diferencias significativas respecto a una pendiente de 1 en el caso de la densidad pero no en el de la esbeltez (Fig. 4).

El hecho de que las pendientes no hayan diferido de 1 no significa necesariamente que la relación sea en efecto una función idéntica, ya que también puede ser diferente de ella respecto a la elevación de la función (es decir, la ordenada al origen). Por lo tanto, para los atributos cuyas pendientes fueron indistinguibles estadísticamente de un valor de 1, se hicieron pruebas de elevación para determinar si las rectas tenían una ordenada al origen diferente de 0. La ordenada al origen difirió significativamente de dicho valor para los atributos área, CMS y grosor. Por cierto, cuando se excluyeron los valores atípicos en la esbeltez, la ordenada al origen no difirió significativamente de 0. LP fue el único atributo foliar para el que no se observaron diferencias entre los valores medidos en individuos jóvenes y adultos tomando en cuenta a todas las especies.

En síntesis, para la mayoría de las especies se observaron valores mayores de área, CMS y grosor en las hojas de los adultos que en las de los jóvenes. Para estos atributos, las diferencias entre fases fueron consistentes para las distintas especies. En contraste, la mayoría de las especies tuvieron valores menores de AFE y esbeltez (cuando se incluyen todas las especies) en su fase adulta, mientras que los valores de LP fueron esencialmente iguales. Para la densidad se obtuvo

una pendiente < 1 , pero dicha pendiente es afectada únicamente por cinco especies que tienen una mayor densidad en los individuos jóvenes que en los adultos.

Aunque en términos generales la variación en los atributos funcionales fue semejante en hojas de individuos jóvenes y adultos, esto no fue así en el caso del AFE, ya que se observó una variabilidad interespecífica mucho mayor en la fase joven en comparación con la fase adulta.

En la Figura 5 se observa la relación entre el coeficiente de variación de los individuos adultos con respecto a los individuos jóvenes de cada especie. Se observa que, para cada atributo, las pendientes obtenidas para los datos observados fueron significativamente menores que 1. Es decir, el coeficiente de variación fue mayor en los individuos jóvenes con respecto a los adultos.

4.2 Efecto de la etapa del desarrollo en los valores de los atributos funcionales foliares para las especies individuales

De acuerdo con el AIC, la etapa del desarrollo (joven vs. adulto) tuvo un efecto en el grosor, el AFE, el CMS y la densidad en más de la mitad de las especies estudiadas (Cuadro 3). La comparación entre los modelos 1 (que incluían a la etapa de desarrollo como variable predictiva) y los modelos 0 (que la excluían) reveló que la mayoría de las especies tuvieron un mayor grosor, un AFE menor, un mayor CMS y una mayor densidad en los individuos adultos que en los jóvenes.

La etapa de desarrollo únicamente tuvo un efecto en el área en la mitad de las especies estudiadas. En las especies para las que se detectó dicho efecto, el área fue menor en los individuos jóvenes que en los adultos. La etapa del desarrollo sólo tuvo un efecto en la esbeltez de 13 especies, y en la longitud del pecíolo en siete de ellas. En la mayoría de las especies en las que la etapa del desarrollo sí tuvo un efecto, la esbeltez promedio fue mayor en los jóvenes que en los adultos. En el caso de LP, la etapa de desarrollo tuvo un efecto contrario, ya que en la mayoría de las especies para las que se seleccionó el modelo 1 este atributo fue menor en las plantas jóvenes con respecto a las plantas adultas (Cuadro 3).

Bursera simaruba fue la única especie que mostró diferencias en la configuración de la lámina en su fase joven con respecto a su etapa adulta: sus individuos jóvenes tuvieron hojas simples y en fase adulta tuvieron hojas compuestas (Anexos I y II). Las plantas jóvenes de *Vachellia campechiana* y *Lysiloma divaricatum* observadas en el campo únicamente tuvieron –como los

adultos– hojas doblemente compuestas (Anexos I y II). Sin embargo, es importante mencionar que en las plantas de estas especies que germinaron en el laboratorio previamente al trabajo de campo, se observó que las primeras hojas que brotaron después de los cotiledones eran simplemente compuestas y más tarde se produjeron hojas doblemente compuestas. Esto significa que la configuración de la lámina puede cambiar en fases del desarrollo más tempranas que las incluidas en este estudio. No hubo diferencias en la pubescencia foliar entre plantas jóvenes y adultas (Anexos I y II).

Bonellia macrocarpa fue la única especie para la que no se observaron diferencias en los valores de los atributos funcionales medidos en individuos jóvenes y adultos. A su vez, en *Coccoloba liebmannii* la etapa de desarrollo únicamente tuvo un efecto en el CMS, mientras que en *Vachellia farnesiana* la fase del ciclo de vida sólo tuvo efectos en el área y el CMS (Cuadro 3).

4.3 Ordenación de las especies en fase joven y adulta en el espacio de funcionalidad foliar

La figura 5 muestra los dos primeros ejes extraídos en la ordenación producida por el Análisis Factorial de Datos Mixtos (FAMD). Estos dos ejes explicaron en conjunto 46.8 % de la variación total. Llama la atención que las especies no se hayan segregado a lo largo del eje 1 de acuerdo con su fase de desarrollo (Figs. 6 y 7). En el eje 2, a pesar de que tampoco se observa una segregación clara de las fases adultas de las especies con respecto a sus fases jóvenes, sí es posible apreciar un gradiente relacionado con la etapa de desarrollo. El conjunto de individuos jóvenes se concentró principalmente en la región negativa del segundo eje, aunque hubo algunas excepciones notables, como *Quadrella incana* y *Bonellia macrocarpa*, cuyas fases jóvenes tuvieron puntuaciones positivas en el eje 2. En contraste, las fases adultas de las especies se concentraron principalmente en la región positiva del 2, con excepción de *Vachellia campechiana*, *Senna holwayana*, *Myrospermum frutescens* y *Manihot oaxacana*. Independientemente del sector del espacio de ordenación donde se acomodaron las dos fases de desarrollo de las especies, en general, las fases jóvenes tuvieron puntuaciones menores en el eje 2 que sus contrapartes adultas; la única especie que tuvo una puntuación mayor en el eje 2 en fase joven con respecto a la fase adulta fue *Bonellia macrocarpa*.

En la Figura 7 se muestra cómo se correlacionaron o quedaron colocados los atributos funcionales, tanto cuantitativos (Fig. 7a) como cualitativos (Fig. 7b), respecto a los dos primeros ejes extraídos en el FAMD. El AFE se correlacionó negativamente ($r = -0.86$) con el eje 2,

mientras que el grosor ($r = 0.78$) y el CMS ($r = 0.55$) se correlacionaron positivamente con el mismo eje (Cuadro 4, Fig. 7a); estas tres correlaciones fueron significativas ($P < 0.001$). Los individuos jóvenes tuvieron una mayor AFE, un menor grosor y un menor CMS que los adultos. En contraste, la esbeltez, la densidad, el área y la LP no estuvieron correlacionados significativamente con el eje 2. Esto significa que los atributos que principalmente segregaron a las etapas de desarrollo de las especies fueron el AFE, el grosor y el CMS. Este resultado coincide con los obtenidos a partir de las comparaciones a nivel de atributo y a nivel de especie. En más de la mitad de las especies estudiadas, la etapa de desarrollo tuvo un efecto en el AFE, el grosor y el CMS. Sin embargo, a pesar de que en la ordenación se encontró una correlación débil entre la densidad y las puntuaciones del eje 2, la comparación de los modelos 0 y 1 mostró que la etapa del desarrollo tuvo un efecto sobre la densidad de más de la mitad de las especies.

A diferencia del eje 2, las puntuaciones de las etapas de desarrollo de las especies estudiadas en el eje 1 tuvieron correlaciones significativas con todos los atributos (Cuadro 4).

En el eje 1 todas las categorías de las distintas variables cualitativas presentaron valores significativos de P , mientras que en el eje 2, es decir, el eje a lo largo del cual se segregaron las especies de acuerdo con su etapa de desarrollo, la categoría de hojas simples fue la única que presentó un valor significativo de P ($v = 2.6$; $P < 0.05$).

4.4 Efecto de la altura máxima de las especies en la diferencia de los valores de sus atributos foliares en sus fases joven y adulta

El análisis del efecto de las alturas máximas que pueden alcanzar los árboles de cada especie en el campo sobre la magnitud de las diferencias en los atributos foliares observadas entre individuos jóvenes y adultos mostró que dicha variable está relacionada pobremente con tales diferencias (Fig. 8). Sólo en el caso del área foliar se encontró una correlación significativa entre la altura y la diferencia proporcional en jóvenes con respecto a adultos ($r_s = 0.481$; $P < 0.01$); entre mayor es la altura máxima de una especie, la diferencia en el área de las hojas de plantas jóvenes con respecto a adultas es mayor.

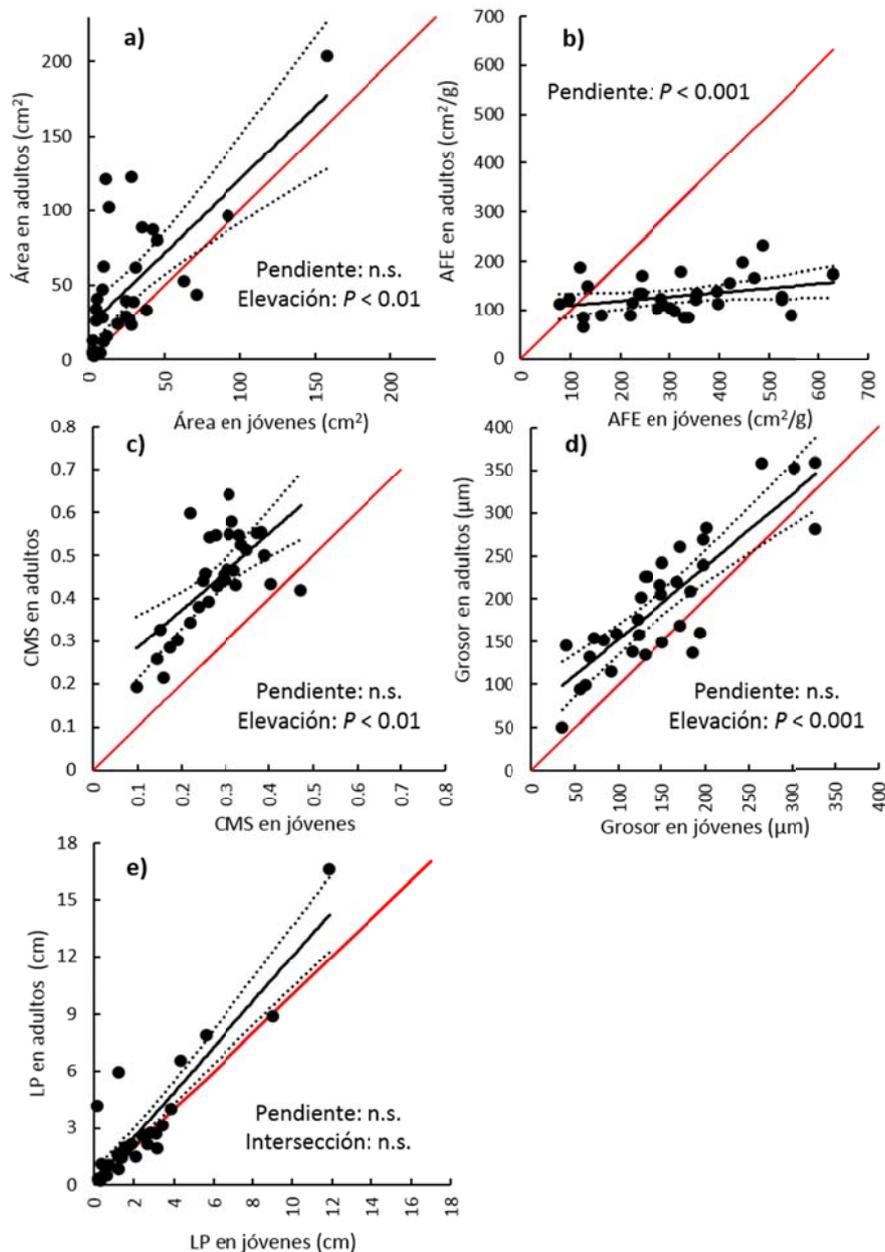


Figura 3. Relación entre los valores de los atributos funcionales foliares evaluados en individuos jóvenes y adultos de las especies de estudio. (a) área; (b) área foliar específica (AFE); (c) contenido de materia seca (CMS); (d) grosor; y (e) longitud del peciolo (LP). La línea roja muestra una relación 1 a 1 (función idéntica con pendiente = 1 y ordenada al origen = 0). La línea negra muestra la pendiente resultante de la regresión lineal y las líneas punteadas delimitan el intervalo de confianza del 95 %. Cada punto es una especie. Se muestra la significancia de las pruebas de pendiente y de elevación; n.s. = no significativo.

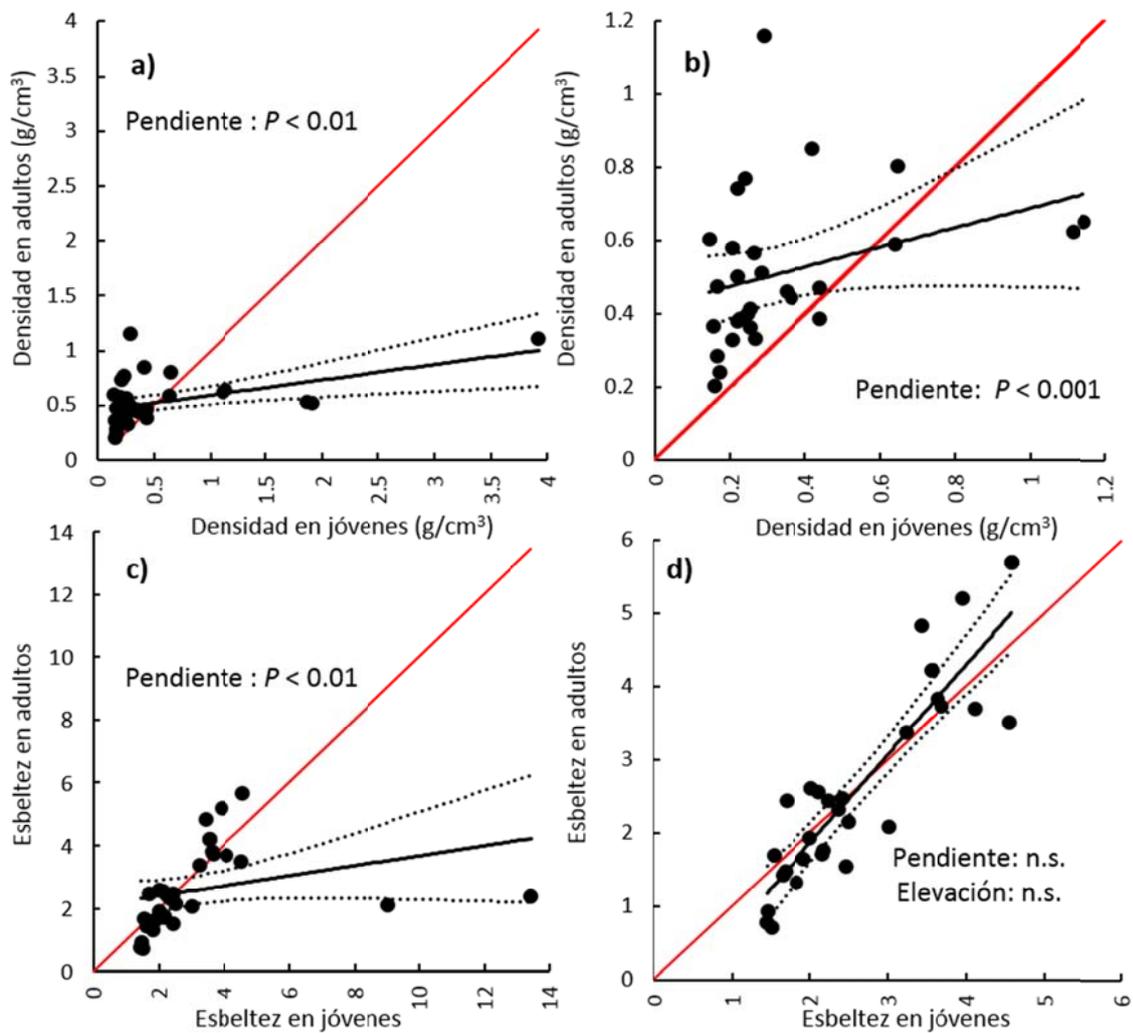


Figura 4. Relación entre los valores de los atributos funcionales foliares evaluados en individuos jóvenes y adultos de las especies de estudio, para dos atributos en los que algunas especies mostraron valores atípicos (*outliers*). (a) densidad incluyendo a todas las especies; (b) densidad sin las especies con valores atípicos; (c) esbeltez incluyendo a todas las especies; (d), esbeltez sin las especies con valores atípicos. La línea roja muestra una relación 1 a 1 (función idéntica con pendiente = 1 y ordenada al origen = 0). La línea negra muestra la pendiente resultante de la regresión lineal y las líneas punteadas delimitan el intervalo de confianza del 95 %. Cada punto es una especie. Se muestra la significancia de las pruebas de pendiente y de elevación; n.s. = no significativo.

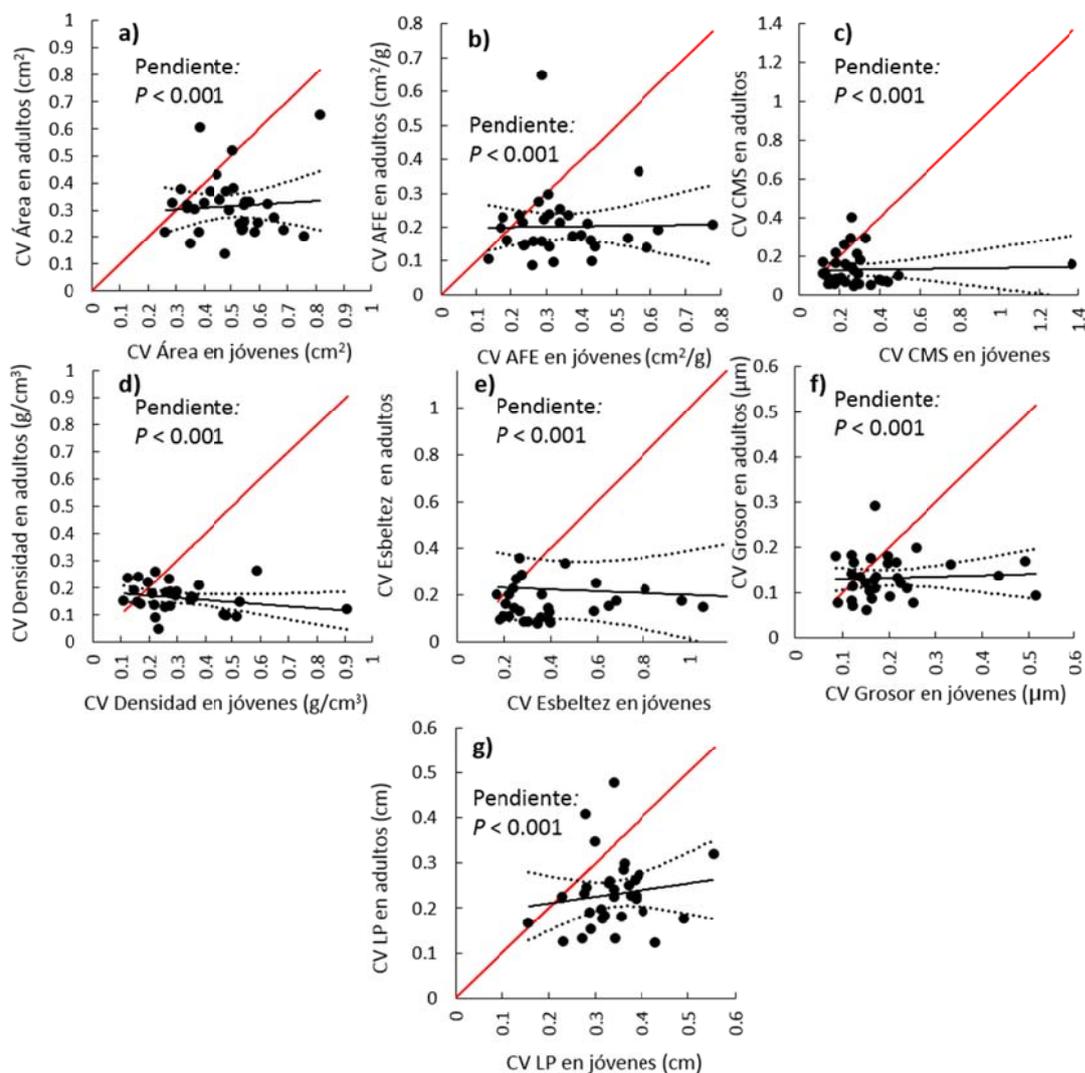


Figura 5. Relación entre los coeficientes de variación obtenidos a partir de los valores de los atributos funcionales foliares evaluados en individuos jóvenes y adultos de las especies de estudio. (a) área; (b) área foliar específica (AFE); (c) contenido de materia seca (CMS); (d) densidad, (e) esbeltez, (f) grosor; y (g) longitud del peciolo (LP). La línea roja muestra una relación 1 a 1 (función idéntica con pendiente = 1 y ordenada al origen = 0). La línea negra muestra la pendiente resultante de la regresión lineal y las líneas punteadas delimitan el intervalo de confianza del 95 %. Cada punto es una especie. Se muestra la significancia de la prueba de pendiente.

Cuadro 3. Efecto de la etapa del desarrollo en siete atributos foliares de 32 especies de árboles. Para cada atributo se señala el modelo (M) que fue seleccionado; 1 = modelo 1, 0 = modelo 0, - = ningún modelo fue seleccionado porque $\Delta AIC \leq 2$). Para los atributos en los que se seleccionó el modelo 1 se indica si la media de los atributos fue mayor o menor en los individuos jóvenes (J) que en los adultos (A).

Especie	Área		AFE		CMS		Densidad		Esbeltez		Grosor		LP	
	M	J y A	M	J y A	M	J y A	M	J y A	M	J y A	M	J y A	M	J y A
<i>Aeschynomene compacta</i>	-		1	J < A	1	J < A	-		-		-		1	J < A
<i>Apollanisia paniculata</i>	1	J < A	1	J > A	1	J < A	1	J < A	1	J < A	1	J < A	-	
<i>Bonellia macrocarpa</i>	0		-		0		0		0		0		-	
<i>Bursera simaruba</i>	1	J < A	1	J > A	1	J < A	1	J < A	1	J > A	1	J < A	1	J < A
<i>Cascabela ovata</i>	0		1	J > A	1	J < A	1	J < A	0		1	J < A	1	J < A
<i>Cnidocolus megacanthus</i>	-		1	J > A	1	J < A	1	J < A	1	J > A	-		-	
<i>Coccoloba liebmannii</i>	-		-		1	J < A	-		0		-		-	
<i>Cordia dentata</i>	0		1	J > A	1	J < A	1	J < A	1	J > A	-		-	
<i>Croton niveus</i>	-		1	J > A	1	J < A	1	J < A	-		0		0	
<i>Euphorbia schlechtendalii</i>	-		1	J > A	1	J < A	1	J < A	1	J > A	1	J < A	1	J < A

Cuadro 3. Continuación

Especie	Área		AFE		CMS		Densidad		Esbeltez		Grosor		LP	
	M	J y A	M	J y A	M	J y A	M	J y A	M	J y A	M	J y A	M	J y A
<i>Forchhammeria pallida</i>	1	J < A	-		0		0		1	J > A	1	J < A	1	J < A
<i>Gyrocarpus mocimoi</i>	-		1	J > A	1	J < A	1	J < A	1	J > A	-		0	
<i>Handroanthus impetiginosus</i>	1	J < A	1	J > A	1	J < A	1	J < A	0		0		1	J > A
<i>Havardia campylacantha</i>	1	J < A	1	J > A	1	J < A	0		0		1	J < A	0	
<i>Krugiodendron ferreum</i>	-		1	J > A	1	J < A	1	J < A	-		0		0	
<i>Leucaena lanceolata</i>	1	J < A	1	J > A	1	J < A	1	J < A	-		1	J < A	1	J > A
<i>Lonchocarpus lanceolatus</i>	0		1	J > A	1	J < A	1	J < A	0		1	J < A	0	
<i>Lysiloma divaricatum</i>	1	J < A	1	J > A	1	J < A	1	J > A	-		1	J < A	0	
<i>Manihot oaxacana</i>	1	J < A	1	J > A	1	J < A	1	J < A	1	J > A	1	J < A	-	
<i>Mimosa acantholoba</i>	1	J < A	0		1	J < A	-		1	J < A	1	J < A	-	
<i>Mimosa goldmani</i>	0		1	J > A	1	J < A	1	J < A	1	J < A	1	J < A	0	

Cuadro 3. Continuación

Especie	Área		AFE		CMS		Densidad		Esbeltez		Grosor		LP	
	M	J y A	M	J y A	M	J y A	M	J y A	M	J y A	M	J y A	M	J y A
<i>Mimosa tenuiflora</i>	1	J < A	0		1	J < A	1	J > A	0		1	J < A	-	
<i>Myrospermum frutescens</i>	-		1	J > A	1	J < A	1	J < A	0		-		0	
<i>Quadrella incana</i>	0		1	J > A	1	J < A	-		1	J > A	1	J < A	1	J < A
<i>Randia thurberi</i>	1	J < A	1	J > A	1	J < A	1	J < A	0		-		-	
<i>Senna atomaria</i>	1	J < A	1	J > A	1	J < A	1	J < A	1	J < A	1	J < A	0	
<i>Senna holwayana</i>	0		-		1	J < A	1	J < A	-		-		0	
<i>Tabernaemontana odontadeniiflora</i>	1	J < A	1	J > A	1	J < A	1	J < A	-		1	J < A	0	
<i>Thouinia sp.</i>	1	J < A	1	J > A	1	J < A	1	J < A	0		1	J < A	0	
<i>Thouinidium decandrum</i>	0		1	J > A	1	J < A	1	J < A	1	J > A	-		0	
<i>Vachellia campechiana</i>	1	J < A	1	J > A	1	J < A	1	J > A	0		1	J < A	0	
<i>Vachellia farnesiana</i>	1	J < A	-		1	J < A	-		-		0		-	

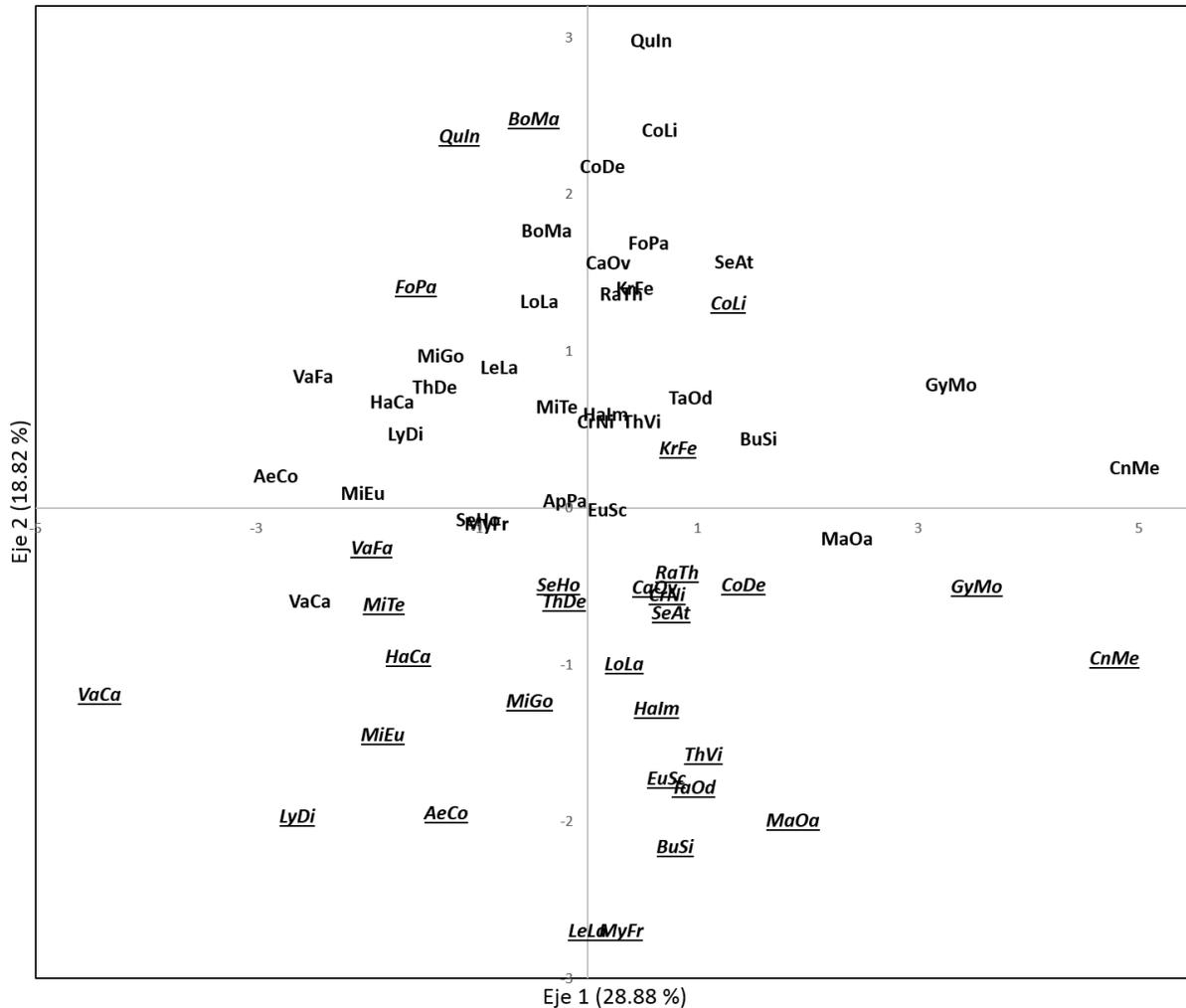


Figura 6. Ordenación obtenida por medio del Análisis de Factores con Datos Mixtos (FAMD) basado en atributos foliares evaluados en las fases joven y adulta de 32 especies de árboles de bosque tropical caducifolio. Se muestran los dos primeros ejes extraídos y el porcentaje de la varianza total explicada por cada uno de ellos. Las etiquetas subrayadas y en cursivas simbolizan la fase joven de las especies y las etiquetas sin subrayar a la fase adulta de las mismas. Acrónimos de las especies: *AeCo* = *Aeschynomene compacta*, *ApPa* = *Apoplanesia paniculata*, *BoMa* = *Bonellia macrocarpa*, *BuSi* = *Bursera simaruba*, *CaOv* = *Cascabela ovata*, *CnMe* = *Cnidocolobus megacanthus*, *CoLi* = *Coccoloba liebmannii*, *CoDe* = *Cordia dentata*, *CrNi* = *Croton niveus*, *EuSc* = *Euphorbia schlechtendalii*, *FoPa* = *Forchammeria pallida*, *GyMo* = *Gyrocarpus mocinnoi*, *HaIm* = *Handroanthus impetiginosus*, *HaCa* = *Havardia campylacantha*, *KrFe* = *Krugiodendron ferreum*, *LeLa* = *Leucaena lanceolata*, *LoLa* = *Lonchocarpus lanceolatus*, *LyDi* = *Lysiloma divaricatum*, *MaOa* = *Manihot oaxacana*, *MiEu* = *Mimosa acantholoba*, *MiGo* = *Mimosa goldmanii*, *MiTe* = *Mimosa tenuiflora*, *MyFr* = *Myrospermum frutescens*, *QuIn* = *Quadrella incana*, *RaTh* = *Randia thurberi*, *SeAt* = *Senna atomaria*, *SeHo* = *Senna holwayana*, *TaOd* = *Tabernaemontana odontadeniiflora*, *ThVi* = *Thouinia sp.*, *ThDe* = *Thounidium decandrum*, *VaCa* = *Vachellia campechiana*, *VaFa* = *Vachellia farnesiana*.

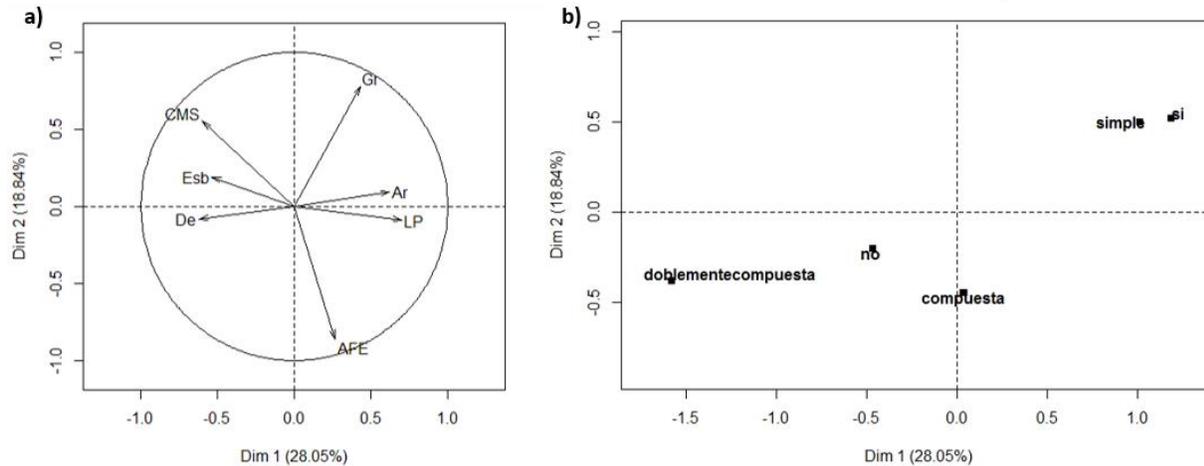


Figura 7. Correlación de los atributos funcionales foliares cuantitativos (a) y de las medias condicionales de las categorías de los atributos funcionales cualitativos (b) con respecto al eje 1 (Dim1) y el eje 2 (Dim 2) del análisis de factores con datos mixtos. Abreviaturas de los atributos funcionales: AFE = área foliar específica, De = densidad, Esb = esbeltez, LP = longitud del pecíolo, Ar = área, Gr = Grosor, CMS = contenido de materia seca. Categorías de configuración laminar: simple, compuesta, doblemente compuesta. Categorías de pubescencia: con (sí) o sin (no).

Cuadro 4. Valores de r de las correlaciones entre las variables cualitativas y las puntuaciones en los ejes 1 y 2 extraídos del FAMD. Las correlaciones en negritas son significativas ($P < 0.05$).

Atributo	Eje 1	Eje 2
Área	0.62	0.09
AFE	0.26	- 0.86
CMS	- 0.59	0.55
Densidad	- 0.62	- 0.08
Esbeltez	- 0.53	0.19
Grosor	0.43	0.78
LP	0.70	- 0.08

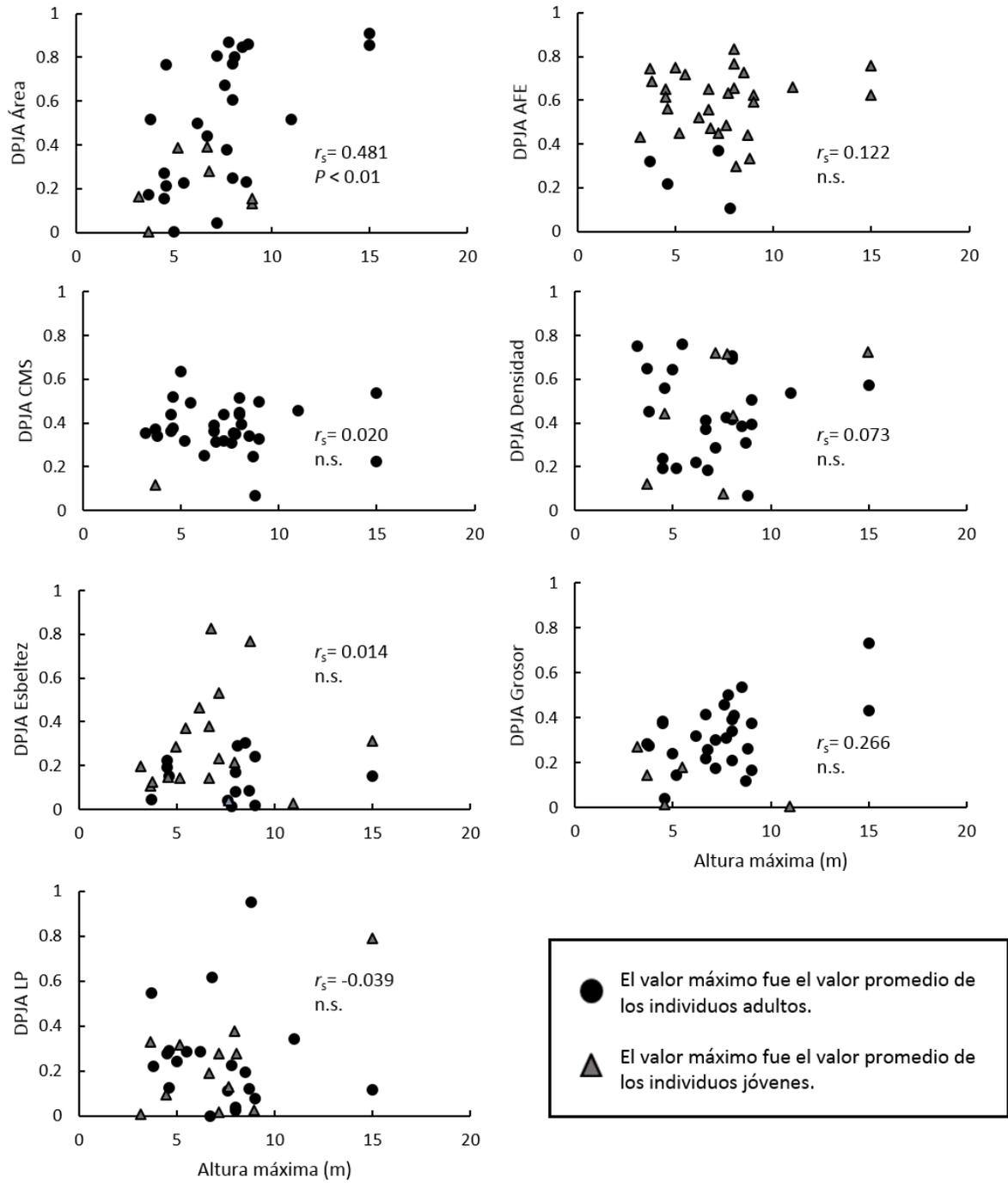


Figura 8. Correlaciones entre la altura máxima de los árboles por especie y la diferencia proporcional de las hojas entre el estado joven y adulto (DPJA) en: (a) área foliar; (b) área foliar específica (AFE); (c) contenido de materia seca (CMS); (d) densidad; (e) esbeltez; (f) grosor; y (g) longitud del pecíolo (LP). Para cada atributo se muestra el coeficiente de correlación de Spearman (r_s) y su significancia; n.s.= no significativo. En todos los casos $N = 32$. El triángulo simboliza a las especies en las cuales el promedio de los individuos jóvenes fue mayor al promedio de los individuos adultos. El círculo simboliza a las especies en las cuales el promedio de los individuos adultos fue mayor al promedio de los individuos jóvenes.

5. DISCUSIÓN

5.1 Diferencias generales en los atributos foliares entre individuos jóvenes y adultos

En el estudio del proceso de ensamblaje de las comunidades, es muy importante entender las relaciones entre los filtros ambientales que pueden determinar qué especies entran a la comunidad y cuáles no, y los atributos funcionales de dichas especies. Sin embargo, por lo general el estudio de los atributos funcionales se limita a una sola fase del desarrollo de las plantas, y esta fase no es la ligada al establecimiento, sino que suele ser la etapa adulta. Por lo tanto, estos estudios no consideran el hecho de que algunos atributos funcionales, como los foliares, pueden presentar cambios a través del desarrollo (Thomas y Winner 2002, Cornelissen *et al.* 2003a, Ishida *et al.* 2005). En este contexto, el presente trabajo constituye una aportación importante, ya que se centró en la evaluación de las posibles diferencias en los atributos foliares entre individuos jóvenes y adultos de 32 especies de árboles del bosque tropical caducifolio, que es una comunidad vegetal con una gran riqueza de especies. En términos generales, los resultados de los diferentes análisis realizados coinciden en señalar la existencia de varias diferencias importantes en los atributos analizados, que dependen de la etapa de desarrollo de las plantas.

En primer lugar, al hacer una comparación general de los promedios por especie obtenidos en individuos jóvenes y adultos se encontraron diferencias entre estas etapas para cinco de los siete atributos cuantitativos observados. La diferencia más evidente se refiere los valores de área foliar, los cuales fueron en general mayores en los adultos que en los jóvenes. Aunque este resultado coincide con hallazgos previos reportados por Cornelissen *et al.* (2003a), en realidad se esperaba encontrar una tendencia contraria debido a que las hojas de los adultos se encontraban expuestas a la luz directa (van den Elzen 2010), mientras que las de los jóvenes se encontraban en condiciones relativamente más sombreadas (apertura promedio del dosel del 31 %). Cuando se mantiene constante la etapa de desarrollo, los individuos que viven en condiciones más limitadas de luz suelen tener hojas de mayor área que los individuos de la misma especie expuestos a mayor cantidad de luz (Lichtenthaler *et al.* 1981, Gurevitch *et al.* 2002, Markesteijn *et al.* 2007). Sin embargo, esto no fue lo que se encontró, lo cual posiblemente se deba a que hay limitaciones alométricas que no permiten que las plantas jóvenes tengan hojas de mayor área que los adultos. En particular, el área de las hojas en los individuos jóvenes podría estar limitada por el diámetro del entrenudo en donde se encuentra esta hoja (Brouat *et al.* 1998).

Los resultados para el AFE contrastaron fuertemente con los obtenidos para el área foliar. En la mayoría de las especies los valores promedio de AFE fueron mayores en los individuos jóvenes que en los adultos. En estudios previos realizados en distintos tipos de vegetación se encontró la misma tendencia en varias especies de árboles (Thomas y Winner 2002, Cornelissen *et al.* 2003a, Ishida *et al.* 2005, Martínez-Garza y Howe 2005, Kitajima y Poorter 2010, Houter y Pons 2012). En realidad, dicho decremento en el AFE conforme crecen los árboles era esperable, ya que se ha documentado que el AFE de una determinada especie y una cierta fase del desarrollo suele ser menor en los individuos expuestos a más luz con respecto a los que crecen en la sombra (Rijkers *et al.* 2000). Sin embargo, estas diferencias podrían además estar relacionadas con cambios intrínsecos de la ontogenia. Thomas y Winner (2002), después de hacer un meta-análisis comparando 35 especies que crecen en diferentes ambientes, observaron esta misma tendencia en el AFE sin importar si los individuos jóvenes se encontraban en condiciones ambientales similares o distintas a los adultos.

Es importante hacer notar que en este estudio se observó una mayor variabilidad interespecífica en el AFE en la fase joven con respecto a la fase adulta. Esta variabilidad podría estar relacionada con unas condiciones de luz más heterogéneas en las cuales se encontraron los individuos jóvenes, lo cual implica que puede haber una mayor separación entre los nichos lumínicos de las especies. Aunque no se tiene registro de la cantidad de luz que recibían los individuos adultos, se puede argumentar que en general estaban bien iluminados, ya que se seleccionaban las hojas a las que les llegaba la luz directa (van den Elzen 2010). En cambio, en la fase joven algunas especies fueron halladas en sitios con una apertura del dosel promedio $> 82\%$ (e.g., *Vachellia farnesiana* y *V. campechiana*), hasta otros donde ésta era $< 15\%$ (e.g., *Apoplanesia paniculata*, *Bursera simaruba* y *Krugiodendrum ferreum*), (Fig. 9).

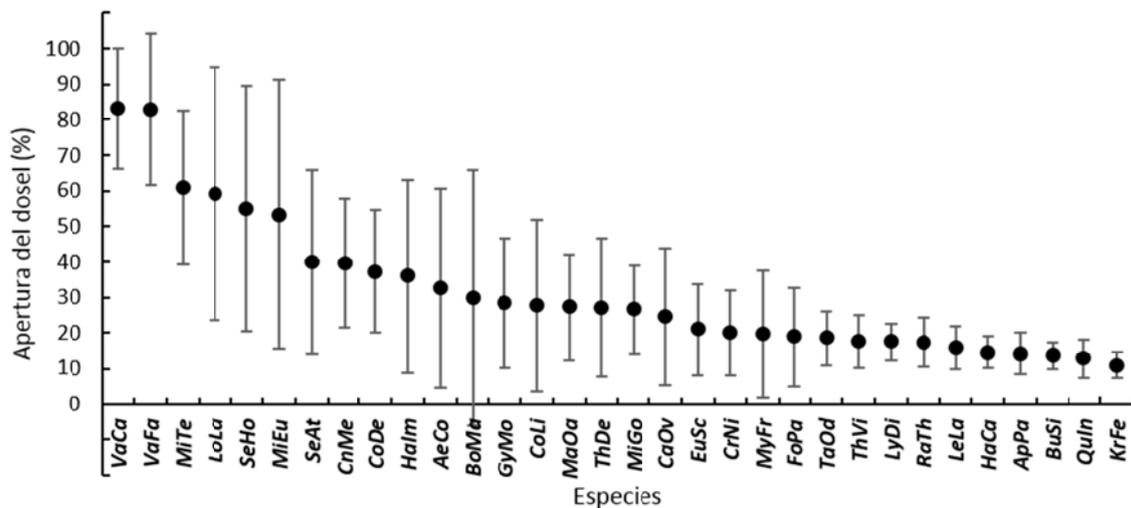


Figura 9. Apertura del dosel promedio (\pm desviación estándar) en las cuales se encontraban los individuos de cada especie en su etapa joven. Acrónimos de las especies: VaCa = *Vachellia campechiana*, VaFa = *Vachellia farnesiana*, MiTe = *Mimosa tenuiflora*, LoLa = *Lonchocarpus lanceolatus*, SeHo = *Senna holwayana*, MiEu = *Mimosa acantholoba*, SeAt = *Senna atomaria*, CnMe = *Cnidocolus megacanthus*, CoDe = *Cordia dentata*, HaIm = *Handroanthus impetiginosus*, AeCo = *Aeschynomene compacta*, BoMa = *Bonellia macrocarpa*, GyMo = *Gyrocarpus mocinnoi*, CoLi = *Coccoloba liebmannii*, MaOa = *Manihot oaxacana*, ThDe = *Thounidium decandrum*, MiGo = *Mimosa goldmanii*, CaOv = *Cascabela ovata*, EuSc = *Euphorbia schlechtendalii*, CrNi = *Croton niveus*, MyFr = *Myrospermum frutescens*, FoPa = *Forchammeria pallida*, TaOd = *Tabernaemontana odontadeniiflora*, ThVi = *Thouinia sp.*, LyDi = *Lysiloma divaricatum*, RaTh = *Randia thurberi*, LeLa = *Leucaena lanceolata*, HaCa = *Havardia campylacantha*, ApPa = *Apoplanesia paniculata*, BuSi = *Bursera simaruba*, QuIn = *Quadrella incana* y KrFe = *Krugiodendron ferreum*.

En este estudio se encontró que las hojas de los individuos adultos son más gruesas que las de los jóvenes, al igual que lo reportado por Cornelissen *et al.* (2003a) y Houter y Pons (2012). Estos autores consideran que dichas diferencias se deben a una disyuntiva entre generar resistencia o tener un crecimiento rápido (Bond 2000). Las plantas jóvenes tienen fuertes presiones para desarrollar un crecimiento rápido y en consecuencia suelen producir hojas delgadas. Más adelante en su ciclo de vida, al llegar a la fase adulta, el crecimiento se desacelera y los individuos comienzan a invertir en la producción de hojas más gruesas y resistentes. Las hojas más gruesas y resistentes que presentan los adultos posiblemente les permiten superar las condiciones ambientales adversas (*e.g.*, la desecación o el daño mecánico ocasionado por el viento). Sin embargo estas diferencias también podrían deberse a cambios alométricos. El incremento de la distancia en la cual se tiene que transportar el agua y nutrientes podría tener efectos en la

morfología de la hoja (Ryan y Yoder 1997, Cornelissen *et al.* 2003a). Esta diferencia de grosor también podría deberse a la divergencia en el ambiente lumínico en que se encuentran las hojas de ambas fases. Con frecuencia, las plantas de una misma especie y etapa del desarrollo que viven en mejores condiciones lumínicas tienden a tener hojas de mayor grosor que las que viven en condiciones de sombra (Niinemets 2001).

Al igual que el grosor, en general el CMS fue mayor en las hojas de los adultos que en las de los jóvenes. Este patrón también podría deberse a la disyuntiva de crecer rápido o, por el contrario, producir estructuras de resistencia explicada anteriormente para el grosor, ya que el CMS está relacionado con la resistencia de las hojas a las fuerzas mecánicas (Garnier y Laurent 1994).

En fuerte contraste con los atributos anteriores, la longitud del pecíolo en los individuos adultos y jóvenes fue esencialmente igual en las 32 especies estudiadas. Debido a que las hojas con mayor longitud del pecíolo tienen una mayor eficiencia en la captura de luz se esperaba encontrar que las hojas de plantas jóvenes tuvieran una mayor longitud del pecíolo que los adultos (Takenaka 1994 y Niinemets *et al.* 2004). A pesar de que en un estudio se observó que la longitud del pecíolo del árbol *Scaphium macropodium* aumentaba durante el desarrollo (Yamada y Suzuki 1996), no se tienen registros de las diferencias en la longitud del pecíolo de otras especies y no se conoce la tendencia general que podrían tener los árboles. La producción del pecíolo puede llegar a ser muy costosa debido a que, por cada centímetro de pecíolo producido, se requiere una gran inversión de gran cantidad de biomasa no fotosintética (Niinemets *et al.* 2004). Por lo tanto, es probable que en este estudio no se hayan encontrado diferencias en la longitud del pecíolo entre fases debido al costo que conlleva la producción de hojas con pecíolos más largos.

Es importante hacer notar que hay diferencias en el área de la hoja en adultos y jóvenes pero no en la longitud del pecíolo. Los pecíolos, al parecer, soportan las hojas de mayor área de los individuos adultos de la misma manera en que soportan las hojas de menor tamaño que presentan los individuos jóvenes.

Al considerar a la totalidad de las 32 especies, se encontró que las hojas de los individuos adultos eran menos esbeltas que las de los jóvenes. Este hallazgo coincide con lo esperado, ya que las hojas más esbeltas permiten una mayor eficiencia en la intercepción de luz (Takenaka 1994) y los individuos jóvenes en general viven en condiciones más oscuras que los adultos. Sin embargo, en

realidad esta tendencia resultó de los valores correspondientes a dos especies, que son *Quadrella incana* y *Forchhammeria pallida*. Ambas presentaron hojas marcadamente esbeltas en los individuos jóvenes con respecto a los individuos adultos. Por tener valores atípicos, se decidió repetir este análisis después de excluirlas, lo que resultó en que se perdieran las diferencias entre las hojas correspondientes a ambas etapas del desarrollo. Desafortunadamente no fue posible encontrar otros estudios que hayan examinado el cambio de la esbeltez a través del desarrollo. Sin embargo, Markesteijn *et al.* (2007) tampoco observaron diferencias en la esbeltez de las hojas que crecían en condiciones de mucha luz y de sombra. Quizás los cambios en la esbeltez de la hoja con respecto a diferentes condiciones ambientales o con respecto a la ontogenia están limitados a un número reducido de especies (entre ellas las ya mencionadas *Quadrella incana* y *Forchhammeria pallida*).

Respecto a la densidad de las hojas, la pendiente de la relación de los valores en jóvenes y en adultos fue menor que 1, lo que parecería implicar que muchas especies tienen valores mayores de este atributo en los individuos jóvenes. Sin embargo, nuevamente esta tendencia fue resultado de los valores extremos registrados para cinco especies, ya que en el resto de las especies se obtuvo una mayor densidad en adultos que en jóvenes (Cuadro 3). En el siguiente apartado se analizan con mayor detalle las diferencias observadas en la densidad.

5.2 Diferencias a nivel de especie del efecto de la etapa del desarrollo en los valores de los atributos funcionales foliares

A través de la comparación de los modelos de los atributos foliares como variables de respuesta que incluían o no a la etapa de desarrollo como variable predictiva fue posible discernir a nivel de especie si las variaciones en los atributos foliares entre las etapas del desarrollo eran más o menos importantes que las diferencias entre los individuos. Este análisis mostró que, en más de la mitad de especies estudiadas, los individuos adultos tuvieron una menor área foliar específica, así como valores mayores de CMS y grosor. Por su parte, la etapa del desarrollo casi no tuvo efecto en la esbeltez y la longitud del peciolo de más de la mitad de las especies. En general, estos resultados muestran una buena coincidencia con los análisis discutidos en la sección anterior.

A partir de este análisis se hizo evidente que muchas de las especies estudiadas presentaron una mayor densidad en las hojas de los adultos que en las de los jóvenes, en coincidencia con resultados reportados por Cornelissen *et al.* (2003a) y Houter y Pons (2012). Este patrón podría

estar relacionado con la disyuntiva explicada antes entre tener un crecimiento rápido, el cual se ve favorecido en las etapas tempranas, o producir estructuras de resistencia, que prevalece en etapas tardías del desarrollo de las plantas (Bond 2000).

Solamente en la mitad de las especies se registró una mayor área en adultos con respecto a jóvenes. Aunque en la literatura hay poco datos sobre la variación del área en relación con la edad de las plantas, los resultados de este estudio contrastan con los reportados por Thomas (2010), quien observó que el área foliar aumentaba desde la fase de plántula hasta una etapa de planta madura en tres especies de bosque templado caducifolio, aunque posteriormente disminuía en las plantas de mayor edad. En todo caso, si es cierto que los individuos jóvenes y adultos viven en condiciones muy contrastantes de luz, parece que el área no es un atributo que responda fuertemente a esta diferencia.

Asimismo, en este estudio no se encontraron muchas diferencias entre individuos adultos y jóvenes respecto a la pubescencia y configuración laminar. La configuración laminar depende de procesos de expresión genética complejos (Efroni *et al.* 2010) y posiblemente debido a esto no hubo una tendencia clara. A su vez, la presencia de hojas compuestas o simples está relacionada con la expresión del gen KNOX1, la cual puede ser modulada a través del desarrollo por cambios hormonales que acompañan a cambios en la cantidad y la calidad de luz (Bharathan *et al.* 2002). Por lo tanto, es posible que la variación ambiental en el bosque estudiado sea mucho menor que en otros sitios con doseles más altos y cerrados, de modo que sea insuficiente para producir una respuesta en estos atributos.

No se encontraron diferencias entre adultos y jóvenes con respecto a la presencia o ausencia de pubescencia. Sin embargo, probablemente se hubieran encontrado más diferencias en pubescencia si se hubiera calculado la densidad de tricomas en lugar de únicamente la presencia o ausencia de tricomas. Pérez-Estrada *et al.* (2000) encontraron que la densidad de tricomas en las hojas de *Wigandia urens* era mayor en individuos jóvenes con respecto a adultos.

Bonellia macrocarpa fue la única especie para la que no se registraron diferencias evidentes en ninguno de sus atributos. Esto podría deberse a que esta planta tiene una altura máxima de 3.7 m, la cual es una altura muy baja en comparación con la mayoría de las especies y por lo tanto completa su ciclo de vida como una especie del sotobosque o del subdosel. Por lo tanto, está

expuesta a pocos cambios ambientales cuando transita de la fase joven a la fase adulta. De hecho, esta respuesta también podría estar relacionada con el hecho de que esta especie está catalogada como de fenología foliar invertida; esta especie y *Coccoloba liebmannii*, a diferencia de muchas especies de este bosque tropical caducifolio, producen hojas en época de secas y las pierden en la época lluviosa (Chaves y Ávalos 2006, Maldonado Romo 2014). Esto implica que los individuos jóvenes de estas especies producen hojas mientras están expuestos a condiciones de mucha luz y por ende, experimentan condiciones de luz similares a las que están sujetas las plantas adultas. De forma coincidente, *C. liebmannii* únicamente mostró diferencias entre las fases adulta y joven en el contenido de materia seca.

Otra especie en la que se observó poca diferenciación entre las hojas de los jóvenes y los adultos fue *Vachellia farnesiana*, que únicamente presentó diferencias en el área y en el contenido de materia seca. Es probable que este comportamiento también sea resultado de que no hubo diferencias considerables en las condiciones de luz de los adultos con respecto a los jóvenes: los individuos jóvenes se encontraban en sitios con una apertura del dosel promedio de 84 %, es decir, casi recibían la luz de manera directa (Fig. 9).

5.3 Ordenación de las especies en fase joven y adulta en el espacio de funcionalidad foliar

La segregación de las especies y de sus fases de desarrollo en el espacio de funcionalidad foliar definido por la ordenación FAMD fue muy contrastante entre el eje 1 y el eje 2. A lo largo del eje 1 la segregación fue totalmente independiente de la fase de desarrollo y por lo tanto reflejó esencialmente diferencias intrínsecas funcionales entre las especies. En contraste, el segundo eje sí estuvo relacionado con una discriminación basada en la etapa de desarrollo. Las especies que presentan puntuaciones bajas en el eje 1 son especies con hojas compuestas pequeñas y esbeltas (*e.g.*, *Vachellia campechiana*), mientras que las especies con mayores puntuaciones en el mismo eje son especies con hojas simples, de área grande y densidad alta (*e.g.*, *Cnidoscolus megacanthus*). Llama la atención que en realidad la mayoría de las especies se encuentran concentradas entre las puntuaciones de 2 y -2 del eje 1. Esto significa que la diferenciación de las especies a lo largo de este eje se debe principalmente a un número reducido de especies con características foliares muy diferentes, las cuales obtuvieron puntuaciones mayores que 2 y menores que -2 en las dos fases de desarrollo analizadas.

El eje 2 segregó fuertemente a las especies de acuerdo con su fase del desarrollo, y está correlacionado con el AFE, el CMS y el grosor de las hojas. Por lo tanto, estos atributos reflejan una funcionalidad foliar distinta entre jóvenes y adultos. Los individuos jóvenes presentaron hojas con mayor AFE con respecto a los adultos de la misma especie, lo que les permite tener una mayor eficiencia fotosintética por unidad de masa (Wright *et al.* 2004) y un crecimiento rápido (Cornelissen *et al.* 2003b). Además presentaron hojas menos costosas que los adultos, es decir, hojas más delgadas y con menor CMS. En contraste, los adultos presentaron hojas con menor AFE, más gruesas y con mayor CMS. El grosor y el CMS están claramente relacionados con la resistencia al rompimiento (Garnier y Laurent 1994) y las hojas con menor AFE tienen una mayor longevidad foliar (Westoby *et al.* 2002). Por lo tanto, es probable que las hojas de los adultos sean más resistentes al rompimiento y presenten una mayor longevidad.

En estudios anteriores se observó que los cambios en el AFE se encuentran fuertemente relacionados con cambios en la densidad y el grosor (Wright *et al.* 2004). Al realizar la correlación de los atributos cualitativos con respecto a los ejes uno y dos del FAMD se observa que los cambios en el AFE están más relacionados con el grosor con respecto a la densidad. Por lo tanto, en este estudio, posiblemente el grosor tenga mayor influencia en los cambios ontogenéticos del AFE.

La única especie que presentó una puntuación más alta en su fase joven con respecto a la adulta fue *Bonellia macrocarpa*. Sin embargo, las diferencias de *Bonellia macrocarpa* sugeridas por el análisis de ordenación no son significativas, ya que la comparación de modelos se observó que la etapa del desarrollo no tuvo efecto en ninguno de los atributos estudiados (Cuadro 3). Como se describió en el apartado anterior, esta especie fue muy similar en ambas fases del desarrollo.

5.4 Efecto de la altura máxima en la diferencia de los valores de sus atributos en fase joven y adulta

Al analizar el posible efecto de la altura máxima de las plantas sobre la magnitud de las diferencias en los atributos foliares de los individuos jóvenes y adultos se encontró que dicha variable tiene un efecto despreciable para la mayoría de los atributos evaluados, excepto para el área de las hojas: entre más grande es la altura máxima que puede alcanzar una especie, la diferencia en el área de las hojas es mayor entre fases. En un bosque de Malasia y en un bosque

tropical perennifolio de México se encontró una relación similar (Thomas e Ickes 1995, Martínez-Garza y Howe 2010). Sin embargo, este resultado es sorprendente, ya que contrasta fuertemente con el hallazgo discutido anteriormente en que en la mitad de las especies los modelos que incluían a la etapa de desarrollo como variable predictiva del área foliar fueron descartados, el cual fue discutido anteriormente. Probablemente las plantas que alcanzan una mayor altura máxima en estado adulto fueron las que presentaron un mayor efecto de etapa del desarrollo en el área foliar.

En cualquier caso, para los demás atributos no se encontró una relación fuerte entre la altura máxima y las diferencias de los atributos en fase joven con respecto a la fase adulta. Esto posiblemente se debe a que el gradiente de altura de las 32 especies estudiadas sólo abarca valores entre 3.2 y 15 m. En otros estudios en donde se encontró una relación entre las diferencias de área foliar específica en ambas fases y altura máxima, los árboles tenían alturas máximas entre 4 y 35 m (Martínez-Garza y Howe 2005, Thomas y Bazzaz 1999).

5.5 Implicaciones de las diferencias entre fases para los estudios de ensamblaje de las comunidades

Numerosos estudios han intentado entender el ensamblaje de las comunidades vegetales por medio del estudio de los atributos foliares de una etapa del desarrollo. A pesar de que los individuos jóvenes de todas las especies están sujetos a procesos selectivos fuertes, se han estudiado poco los atributos de los individuos jóvenes. Además, no suele considerarse que los atributos funcionales foliares pueden diferir en las distintas fases del desarrollo y que estas diferencias podrían afectar las clasificaciones en grupos funcionales.

En particular, este estudio nos permitió detectar que el área foliar específica y la densidad presentan diferencias entre adultos y jóvenes que no son constantes entre especies. Esto significa que las especies que tienen valores grandes de AFE en la fase adulta no necesariamente tienen valores grandes de esta variable en la fase joven. Por lo tanto, es muy probable que las clasificaciones de las especies basadas en atributos medidos en los adultos pierdan vigencia para los individuos jóvenes, que son los que enfrentan más fuertemente los filtros bióticos y abióticos durante su ingreso a la comunidad. Esto significa que es necesario analizar los atributos funcionales a lo largo del desarrollo de las plantas para poder entender mejor el proceso de ensamblaje de las comunidades.

Lebrija-Trejos *et al.* (2010a) detectaron varios atributos foliares en las plantas adultas que son importantes para el ensamblaje de comunidades. En dicho estudio, algunos atributos foliares cuyos promedios ponderados mostraron diferencias importantes entre distintas etapas de la sucesión fueron CMS, esbeltez, densidad y configuración laminar. En nuestro estudio se encontró que el CMS y la densidad tuvieron diferencias importantes a través de la ontogenia. Por lo tanto, la interpretación del efecto de dichos atributos en el ensamblaje puede ser diferente si se utiliza la información medida en los individuos jóvenes en lugar de los individuos adultos. En realidad, para realmente tener una mejor idea acerca del efecto de medir los atributos funcionales en diferentes etapas del desarrollo en los estudios de ensamblaje sería necesario calcular el promedio ponderado de los atributos funcionales en plantas jóvenes que estén creciendo en sitios con diferente edad de abandono, de modo que sea posible examinar la relación de los atributos funcionales de las diferentes etapas de sucesión con respecto a las condiciones ambientales que experimentan las plantas en el sotobosque, y posteriormente comparar esta información con los hallazgos por Lebrija-Trejos *et al.* (2010a) y van den Elzen (2010).

5.6 Perspectivas futuras de investigación

El presente estudio nos permitió comprender la importancia de estudiar varias etapas del desarrollo de las plantas para lograr tener un mejor entendimiento de las estrategias funcionales de las diferentes especies que componen una comunidad vegetal. Para alcanzar un mejor entendimiento de las diferencias en la funcionalidad foliar de los individuos jóvenes y adultos sería recomendable, en estudios posteriores, examinar otros atributos foliares que estén relacionados de manera más directa con la fisiología foliar. Por ejemplo, valdría la pena estudiar la tasa fotosintética por unidad de masa, la tasa fotosintética por unidad de área y la conductancia estomática. Estos tres atributos están íntimamente relacionados con el AFE y podrían ayudar a entender los cambios que observamos en este atributo en nuestro estudio (Thomas y Winner 2002).

Además, sería interesante relacionar las tasas de crecimiento y otros parámetros demográficos de los individuos en fase joven y adulta para determinar si las plantas jóvenes realmente presentan un mayor crecimiento que los individuos adultos y que tanta variación hay al respecto entre las distintas especies, lo que permitiría corroborar o matizar la noción de que las plantas en fase

joven presentan fundamentalmente estrategias para el crecimiento rápido y las plantas adultas estrategias para la conservación de los recursos.

5.7 Conclusiones finales

Los árboles del bosque tropical caducifolio estudiados en este trabajo presentan diferencias entre los individuos jóvenes y adultos respecto a su funcionalidad foliar. Estas diferencias están relacionadas principalmente con el área foliar específica, el contenido de materia seca y el grosor de las hojas, atributos que posiblemente reflejen diferentes estrategias entre las dos etapas. Los individuos jóvenes tienen hojas con mayor eficiencia fotosintética por unidad de masa, mientras que los individuos adultos tienen hojas con mayor longevidad y mayor resistencia mecánica. No obstante que el AFE, el CMS y el grosor contribuyeron más a la diferenciación entre individuos jóvenes y adultos de una misma especie, también la densidad tuvo diferencias importantes en el desarrollo. En más de la mitad de las especies estudiadas, la densidad promedio fue mayor en adultos con respecto a jóvenes. Esto concuerda con la idea de que las hojas de los adultos tienen mayor resistencia a romperse.

Debido a que la mayoría de los individuos jóvenes de las especies estudiadas se presentaron en condiciones más sombrías con respecto a los individuos adultos, se esperaba que los individuos jóvenes tuvieran hojas con mayor área, pecíolos más largos y mayor esbeltez que los adultos. Por lo tanto, llama la atención que se halló una tendencia diametralmente opuesta en el área foliar, mientras que en la longitud del peciolo y esbeltez únicamente se presentaron diferencias en un número reducido de especies. Las posibles explicaciones a estos patrones son que hay restricciones alométricas en el área y que resulta muy costoso para los individuos jóvenes presentar hojas más esbeltas y con mayor longitud del peciolo resulta muy costoso.

Los dos atributos cualitativos que fueron evaluados no presentaron muchas diferencias entre fases. La configuración laminar solamente difirió entre jóvenes y adultos de *Bursera simaruba*. Sin embargo, no se puede descartar que haya diferencias en otras especies, las cuales pueden presentarse tempranamente, en las primeras hojas que brotan después de los cotiledones. Por su parte, la pubescencia no presentó diferencias durante la ontogenia.

La altura máxima que pueden alcanzar las plantas parece tener una relación sólo con las diferencias en el área foliar entre jóvenes y adultos. Aunque las especies con individuos

potencialmente más altos en estado adulto posiblemente estén sujetos a cambios más drásticos en el ambiente y por ello presenten más cambios ontogenéticos, otros análisis no apoyaron esta posibilidad, al mostrar que la etapa de desarrollo no tiene un efecto en el área, ni hay una relación entre la altura máxima y la diferencia entre fases en los demás atributos estudiados. Esto podría deberse a que la altura máxima en los árboles de la selva baja caducifolia varía muy poco entre especies, en comparación con otros tipos de vegetación.

Finalmente, el conjunto de resultados obtenidos en esta tesis permite concluir que los estudios de ensamblaje de las comunidades vegetales basados en el análisis de atributos funcionales deben prestar mayor atención a sus posibles cambios a través del desarrollo de las plantas, y que deben realizarse mayores esfuerzos para dilucidar si tales cambios están más fuertemente relacionados con procesos intrínsecos de las especies o con los ambientes donde éstas habitan.

6. LITERATURA CITADA

- Abràmoff, M.D., Magalhães, P.J. y Ram, S.J. (2004) Image processing with ImageJ. *Biophotonics International*, **11**, 36-43.
- Antonovics, J., Levin, D.A. (1980) The ecological and genetic consequences of density-dependent regulation in plants. *Annual Review of Ecology and Systematics*. **11**: 411-452
- Belyea, L.R. y Lancaster, J. (1999) Assembly rules within a contingent ecology. *Oikos*, **86**, 402-416.
- Bharathan, G., Goliber, T.E., Moore, C., Kessler, S., Pham, T. y Sinha, N.R. (2002) Homologies in leaf form inferred from KNOXI gene expression during development. *Science*, **296**, 1858-1860.
- Bond, B.J. (2000) Age-related changes in photosynthesis of woody plants. *Trends in Plant Science*, **5**, 349-353.
- Brouat, C., Gibernau, M., Amsellem, L., McKey, D. (1998) Corner's rules revisited: ontogenetic and interspecific patterns in leaf-stem allometry. *New Phytologist*, **139**, 459-470
- Burnham, K.P. y Anderson, D.R. (2002) *Model selection and multimodel inference: a practical information-theoretic approach*. Springer, Nueva York.
- Cervantes, V., López, G.M., Salas, N. y Hernández, G. (2001) *Técnicas para propagar especies nativas de selva baja caducifolia y criterios para establecer áreas de reforestación*. Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México, México, D.F.
- Chabot, B.F. y Hicks, D.J. (1982) The ecology of leaf life spans. *Annual Review of Ecology and Systematics*, **13**, 229-259.
- Chartzoulakis, K., Patakas, A., Kofidis, G, Bosabalidis, A., Nastou, A. (2002) Water stress affects leaf anatomy, gas exchange, water relations and growth of two avocado cultivars. *Scientia Horticulturae*, **95**, 39-50
- Chase, J.M. (2003) Community assembly: when should history matter? *Oecologia*, **136**, 489-498.
- Chaves, O.M. y Avalos, G. (2006) Is the inverse leafing phenology of the dry forest understory shrub *Jacquinia nervosa* (Theophrastaceae) a strategy to escape herbivory? *Revista de Biología Tropical*, **54**, 951-963.
- Cornelissen, J.H.C., Cerabolini, B., Castro-Díez, P., Villar-Salvador, P., Montserrat-Martí, G., Puyravaud, J.P., Maestro, M., Werger, M.J.A., y Aerts, R. (2003a) Functional traits of

- woody plants: correspondence of species rankings between field adults and laboratory-grown seedlings? *Journal of Vegetation Science*, **14**, 311-322.
- Cornelissen, J.H.C., Lavorel, S., Garnier, E., Diaz, S., Buchmann, N., Gurvich, D.E., Reich, P.B., Ter Steege, H., Morgan, H.D. y Van Der Heijden, M.G.A. (2003b) A handbook of protocols for standardised and easy measurement of plant functional traits worldwide. *Australian Journal of Botany*, **51**, 335-380.
- Cornwell, W.K., Ackerly, D.D. (2009) Assembly and shifts in plant trait distributions across and environmental gradient in Coastal California. *Ecological Monographs*, **79**: 109-126
- Day, M.E., Greenwood, M.S., y Diaz-Sala, C. (2002) Age-and size-related trends in woody plant shoot development: regulatory pathways and evidence for genetic control. *Tree Physiology*, **22**, 507-513.
- Efroni, I., Eshed, Y. y Lifschitz, E. (2010) Morphogenesis of simple and compound leaves: a critical review. *The Plant Cell*, **22**, 1019-1032.
- Ehleringer, J.R. y Mooney, H.A. (1978) Leaf hairs: effects on physiological activity and adaptive value to a desert shrub. *Oecologia*, **37**, 183-200.
- Evans, J.R. y Poorter, H. (2001) Photosynthetic acclimation of plants to growth irradiance: the relative importance of specific leaf area and nitrogen partitioning in maximizing carbon gain. *Plant, Cell and Environment*, **24**, 755-767
- Font Quer, P. (1985) *Diccionario de botánica*. Editorial Labor S.A., Barcelona.
- Gallardo-Cruz, J.A., Meave, J.A., Pérez-García, E.A. y Hernández-Stefanoni, J.L. (2010) Spatial structure of plant communities in a complex tropical landscape: implications for β -diversity. *Community Ecology*, **11**, 202-210.
- García, E. (2004) *Modificaciones al sistema de clasificación climática de Köppen*. Instituto de Geografía, Universidad Nacional Autónoma de México, México, D.F.
- 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.
- Gayon, J. (2000) History of the concept of allometry. *American Zoologist*, **40**, 748-758.
- Grubb, P.J. (1977) The maintenance of species-richness in plant communities: the importance of the regeneration niche. *Biological Reviews*, **52**, 107-145.

- Guerfel, M., Baccouri, O., Boujnah, D., Chaïbi, W., Zarrouk, M. (2009) Impacts of water stress on gas exchange, water relations, chlorophyll content and leaf structure in the two main Tunisian olive (*Olea europaea* L.) cultivars. *Scientia Horticulturae*, **119**, 257-263.
- Gurevitch, J., Scheiner, S. M., Fox, G.A. (2002) *The ecology of plants*. Sinauer Associates, Inc. Sunderland.
- Hanba, Y.T., Miyazawa, S.I. y Terashima, I. (1999) The influence of leaf thickness on the CO₂ transfer conductance and leaf stable carbon isotope ratio for some evergreen tree species in Japanese warm-temperate forests. *Functional Ecology*, **13**, 632-639.
- Hanley, M.E., Lamont, B.B., Fairbanks, M.M. y Rafferty, C.M. (2007) Plant structural traits and their role in anti-herbivore defense. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics*, **8**, 157-178.
- Hodgson, J.G., Montserrat-Martí G., Charles, M., Jones, G., Wilson, P., Shipley, B., Sharafi, M., Cerabolini, B.F.L., Cornelissen, J.H.C., Band, S.R., Bogard, A., Castro-Díez, P., Guerrero-Campo, J., Palmer, C., Pérez-Rontomé, M.C., Carter, G., Hynd, A., Romo-Díez, A., de Torres Espuny, L., y Royo Pla, F. (2011) Is leaf dry matter content a better predictor of soil fertility than specific leaf area? *Annals of Botany*, **108**, 1337-1345
- Hickey, M. y King, C. (2000) *The Cambridge illustrated glossary of botanical terms*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Houter, N.C. y Pons, T.L. (2012) Ontogenetic changes in leaf traits of tropical rainforest trees differing in juvenile light requirement. *Oecologia*, **169**, 33-45.
- Instituto Nacional de Estadística Geografía e Informática [INEGI]. (1998) *Diccionario de datos edafológicos Escala 1:250,000 (vectorial)*. INEGI, Aguascalientes, Aguascalientes. Disponible en: <<http://www.inegi.gob.mx/>>
- Instituto Nacional de Estadística Geografía e Informática [INEGI] (2004) *Conjunto de Datos Edafológicos Alfanuméricos Escala 1:250,000 Serie I, Continuo Nacional*. INEGI, Aguascalientes, Aguascalientes. Disponible en: <<http://www.inegi.gob.mx/>>
- Ishida, A., Yazaki, K. y Hoe, A.L. (2005) Ontogenetic transition of leaf physiology and anatomy from seedlings to mature trees of a rain forest pioneer tree, *Macaranga gigantea*. *Tree Physiology*, **25**, 513-522.

- Judd, W.S., Campbell, C.S., Kellogg, E.A., Stevens, P.F., Donoghue, M.J., Judd, W.S.C., Kellogg, C.S., Stevens, E.A., Donoghue, P.F. y Michael, J. (2002) *Plant systematics: a phylogenetic approach*. Sinauer Associates, Sunderland.
- Karabourniotis, G., Papadopoulos, K., Pupamarkou, M., Manetas, Y. (1992) Ultraviolet-B radiation absorbing capacity of leaf hairs. *Physiologia Plantarum*, **86**, 414-418
- Karabourniotis, G., Bornman, J.F. (1999) Penetration of UV-A, UV-B and blue light through the leaf trichome layers of two xeromorphic plants, olive and oak, measured by optical fibre microprobes. *Physiologia Plantarum*, **105**, 655-661
- Kitajima, K. (2007) Seed and Seedling Ecology. *Functional Plant Ecology* (eds F. Pugnaire y F. Valladares), pp. 549-579. CRC Press, Boca Raton.
- Kitajima, K. y Poorter, L. (2010) Tissue-level leaf toughness, but not lamina thickness, predicts sapling leaf lifespan and shade tolerance of tropical tree species. *New Phytologist*, **186**, 708-721.
- Kraft, N.J.B., Valencia, R. y Ackerly, D.D. (2008) Functional traits and niche-based tree community assembly in an Amazonian forest. *Science*, **322**, 580-582.
- Kraft, N.J.B. y Ackerly, D.D. (2010) Functional trait and phylogenetic tests of community assembly across spatial scales in an Amazonian forest. *Ecological Monographs*, **80**, 401-422
- Kupers, S.J. (2013) *The effect of climate variability on secondary succession of a tropical dry forest in Nizanda, Southern Mexico*. Internship Project Report. Wageningen University, Wageningen, Holanda.
- Lambers, H. y Poorter, H. (1992) Inherent variation in growth rate between higher plants: a search for physiological causes and ecological consequences. *Advances in Ecological Research*, **23**, 187-261
- Lê, S., Josse, J., Husson, F. (2008) FactoMineR: An R package for multivariate analysis. *Journal of Statistical Software*, **25**, 1-18
- Lebrija-Trejos, E. 2004. *Secondary succession in a tropical dry forest of southern Mexico*. MSc thesis. Wageningen University, Wageningen.
- 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., Pérez-García, E.A., Meave, J.A., Bongers, F. y Poorter, L. (2010a) Functional traits and environmental filtering drive community assembly in a species-rich tropical system. *Ecology*, **91**, 386-398.
- Lebrija-Trejos, E., Meave, J.A., Poorter, L., Pérez-García, E. A., Bongers, F. (2010b) Pathways, mechanisms and predictability of vegetation change during tropical dry forest succession. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics*, **12**, 267-274.
- Lebrija-Trejos, E., Pérez-García, E.A., Meave, J.A., Poorter, L. (2011) Environmental changes during secondary succession in a tropical dry forest in Mexico. *Journal of Tropical Ecology*, **27**, 477-489
- Lichtenthaler, H.K., Buschmann, C., Döll, M., Fietz, H.J., Bach, T., Kozel, U., Meier, D. y Rahmsdorf, U. (1981) Photosynthetic activity, chloroplast ultrastructure, and leaf characteristics of high-light and low-light plants and of sun and shade leaves. *Photosynthesis Research*, **2**, 115-141.
- Lortie, C.J., Brooker, R.W., Choler, P., Kikvidze, Z., Michalet, R., Pugnaire, F.I. y Callaway, R.M. (2004) Rethinking plant community theory. *Oikos*, **107**, 433-438.
- Maldonado R., A.F. (2014) *Fenología foliar y reproductiva de la comunidad arbórea del bosque tropical caducifolio en Nizanda, Oaxaca, México*. Tesis de licenciatura, Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México, México, D.F.
- Markesteyn, L., Poorter, L., Bongers, F. 2007. Light-dependent leaf trait variation in 43 tropical dry forest tree species. *American Journal of Botany*, **94**, 515-525
- Martínez-Garza, C. y Howe, H. (2005) Developmental strategy or immediate responses in leaf traits of tropical tree species? *International Journal of Plant Sciences*, **166**, 41-48.
- McCulloch, C.E., Searle, S.R. (2001) *Generalized, linear and mixed models*. John Wiley and Sons, Nueva York.
- McGill, B.J., Enquist, B.J., Weiher, E. y Westoby, M. (2006) Rebuilding community ecology from functional traits. *Trends in ecology and evolution*, **21**, 178-185.
- Mediavilla, S., Escudero, A., Heilmeyer, H. (2001) Internal leaf anatomy and photosynthetic resource-use efficiency: interspecific and intraspecific comparisons. *Tree Physiology*, **21**, 251-259
- Mendez-Alonzo, R., Paz, H., Cruz-Zuluaga, R., Rosell, J.A., Olson, M.E. 2012. Coordinated evolution of leaf and stem economics in tropical dry forest trees. *Ecology*, **93**, 2397-2406

- Milla, R., Reich, P.B. (2007) The scaling of leaf area and mass: the cost of light interception increases with leaf size. *Proceedings of the Royal Society B*, **274**, 2109-2114
- Mooney, H.A., S.H. Bullock y E. Medina. (1995) Introduction. *Seasonally dry tropical forest* (eds. Bullock, S.H., H.A. Mooney y E. Medina), pp. 1-8. Cambridge University Press, Cambridge.
- Niinemets, U. (1998) Are compound-leaved woody species inherently shade-intolerant? An analysis of species ecological requirements and foliar support costs. *Plant Ecology*, **134**, 1-11.
- Niinemets, U. (2001) Global-scale climatic controls of leaf dry mass per area, density, and thickness in trees and shrubs. *Ecology*, **82**, 453-469.
- Niinemets, U., Al Afas, N., Cescatti, A., Pellis, A. y Ceulemans, R. (2004) Petiole length and biomass investment in support modify light interception efficiency in dense poplar plantations. *Tree Physiology*, **24**, 141-154.
- Niinemets, U. y Sack, L. (2006) Structural determinants of leaf light-harvesting capacity and photosynthetic potentials. *Progress in Botany*. pp. 385-419. Springer, Berlin.
- Pérez-Estrada, L.B., Cano-Santana, Z., Oyama, K. (2000) Variation in leaf trichomes of *Wigandia urens*: environmental factors and physiological consequences. *Tree Physiology*, **20**, 629-632
- Pérez-García, E.A., Meave, J. y Gallardo, C. (2001) Vegetación y flora de la región de Nizanda, Istmo de Tehuantepec, Oaxaca, México. *Acta Botanica Mexicana*, **56**, 19-88.
- Pérez-García, E.A., Meave, J.A., Villaseñor, J.L., Gallardo-Cruz J.A., Lebrija-Trejos, E.E. (2010) Vegetation heterogeneity and life-strategy diversity in the flora of the heterogeneous landscape of Nizanda, Oaxaca, Mexico. *Folia Geobotanica*, **45**, 143-161
- Pérez-Gutiérrez, R., Solari, L.A., Gómez-Tuena, A. y Valencia, V.A. (2009) El terreno Cuicateco: ¿cuenca oceánica con influencia de subducción del Cretácico Superior en el sur de México? Nuevos datos estructurales, geoquímicos y geocronológicos. *Revista Mexicana de Ciencias Geológicas*, **26**, 222-242.
- Poorter, L. (2007) Are species adapted to their regeneration niche, adult niche, or both? *The American Naturalist*, **169**, 433-442.
- 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., Bongers, F., Sterck, F.J. y Woell, H. (2005) Beyond the regeneration phase: differentiation of height–light trajectories among tropical tree species. *Journal of Ecology*, **93**, 256-267.
- Poorter, H., Niinemets, U., Poorter, L., Wright, I.J. y Villar, R. 2009. Causes and consequences of variation in leaf mass per area (LMA): a meta-analysis. *New Phytologist*, **182**, 565-588
- Prior, L.D., Eamus, D. y Bowman, D.M.J.S. (2003) Leaf attributes in the seasonally dry tropics: a comparison of four habitats in northern Australia. *Functional Ecology*, **17**, 504-515.
- Queenborough, S.A., Burslem, D.F.R.P., Garwood, N.C. y Valencia, R. (2007) Neighborhood and community interactions determine the spatial pattern of tropical tree seedling survival. *Ecology*, **88**, 2248-2258.
- R Core Team (2013) *R: A language and environment for statistical computing*. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. Disponible en: <<http://www.R-project.org/>>
- Raven, P.H., Evert, R.F. y Eichhorn, S.E. (2005) *Biology of Plants*. W. H. Freeman and Company Publishers. Nueva York.
- Rijkers, T., Pons, T.L. y Bongers, F. (2000) The effect of tree height and light availability on photosynthetic leaf traits of four neotropical species differing in shade tolerance. *Functional Ecology*, **14**, 77-86.
- Ryan, M.G. y Yoder, B.J. (1997) Hydraulic limits to tree height and tree growth. *BioScience*, **47**, 235-242.
- Rzedowski, J. (1978) *Vegetación de México*. Editorial Limusa. México, D.F.
- Slaton, M., Hunt, E.R., Smith, W.K. (2001) Estimating near-infrared leaf reflectance from leaf structural characteristics. *American Journal of Botany*, **88**, 278-284
- Schwinning, S., Weiner, J. 1998. Mechanisms determining the degree of size asymmetry in competition among plants. *Oecologia*, **113**, 447-455.
- Takenaka, A. (1994) Effects of leaf blade narrowness and petiole length on the light capture efficiency of a shoot. *Ecological Research*, **9**, 109-114.
- Thomas, S.C. (2010) Photosynthetic capacity peaks at intermediate size in temperate deciduous trees. *Tree Physiology*, **30**, 555-573.
- Thomas, S.C. y Bazzaz, F.A. (1999) Asymptotic height as a predictor of photosynthetic characteristics in Malaysian rain forest trees. *Ecology*, **80**, 1607-1622.

- Thomas, S.C. y Ickes, K. (1995) Ontogenetic changes in leaf size in Malaysian rain forest trees. *Biotropica*, **27**, 427-434.
- Thomas, S.C. y Winner, W.E. (2002) Photosynthetic differences between saplings and adult trees: an integration of field results by meta-analysis. *Tree Physiology*, **22**, 117-127.
- Thompson, K., Petchey, O.L., Askew, A.P., Dunnett, N.P., Beckerman, A.P., Willis, A.J. (2010) Little evidence for limiting similarity in a long term study of a roadside plant community. *Journal of Ecology*, **98**, 480-487.
- Valiente-Banuet, A. y Verdú, M. (2007) Facilitation can increase the phylogenetic diversity of plant communities. *Ecology Letters*, **10**, 1029-1036.
- van den Elzen, E. (2010) *Functional ecology of dry secondary succession: How functional traits of trees relate to secondary succession of a dry tropical forest in Oaxaca, Mexico*. Tesis de Maestría. Wageningen University, Wageningen.
- Violle, C., Navas, M.L., Vile, D., Kazakou, E., Fortunel, C., Hummel, I. y Garnier, E. (2007) Let the concept of trait be functional! *Oikos*, **116**, 882-892.
- Warton, D.I., Duursma, R.A., Falster, D.S. y Taskinen, S. (2012) smatr 3-an R package for estimation and inference about allometric lines. *Methods in Ecology and Evolution*, **3**, 257-259
- Weiher, E. y Keddy, P.A. (1995) Assembly rules, null models, and trait dispersion: new questions from old patterns. *Oikos*, **74**, 159-164.
- Westoby, M., Falster, D.S., Moles, A.T., Vesk, P.A. y Wright, I.J. (2002) Plant ecological strategies: some leading dimensions of variation between species. *Annual review of ecology and systematics*, **33**, 125-159
- WRB [IUSS Working Group] (2007) *World Reference Base for Soil Resources 2006*, 1a actualización 2007. World Soil Resources Reports No. 103. FAO, Roma.
- Wright, I. y Westoby, M. (2000) Cross-species relationships between seedling relative growth rate, nitrogen productivity and root vs. leaf function in 28 Australian woody species. *Functional Ecology*, **14**, 97-107.
- Wright, I.J., Reich, P.B., Westoby, M., Ackerly, D.D., Baruch, Z., Bongers, F., Cavender-Bares, J., Chapin, T., Cornelissen, J.H.C. y Diemer, M. (2004) The worldwide leaf economics spectrum. *Nature*, **428**, 821-827.

- Yamada, T. y Suzuki, E. (1996) Ontogenic change in leaf shape and crown form of a tropical tree, *Scaphium macropodum* (Sterculiaceae) in Borneo. *Journal of Plant Research*, **109**, 211-217.
- Yun, J.I. y S.E: Taylor. (1986) Adaptive implications of leaf thickness for sun- and shade-grown *Abutilon theophrasti*. *Ecology*, **67**, 1314-1318

ANEXOS

Anexo I. (a) Valores promedio por especie de los atributos funcionales de la fase adulta de las 32 especies estudiadas (LP= longitud del peciolo, Dens.= densidad, AFE= área foliar específica, CMS= Contenido de materia seca, Pub.= Pubescencia, Conf. Laminar= configuración laminar). Tomado de van den Elzen (2010).

Especie	Grosor	Esbeltez	LP	Área	Dens.	AFE	CMS	Pub.	Conf. Laminar
<i>Aeschynomene compacta</i>	98.75	5.68	0.33	3.96	0.80	138.15	0.53	no	Doblemente compuesta
<i>Apoplansia paniculata</i>	153.80	2.44	1.73	62.65	0.40	172.35	0.44	no	Compuesta
<i>Bonellia macrocarpa</i>	281.36	3.69	0.24	5.12	0.39	113.48	0.42	no	Simple
<i>Bursera simaruba</i>	226.72	2.07	5.93	120.77	0.37	128.04	0.33	no	Compuesta
<i>Cascabela ovata</i>	282.40	3.82	1.06	29.28	0.47	84.68	0.30	no	Simple
<i>Cnidoscolus megacanthus</i>	160.33	0.92	16.62	203.58	0.60	111.72	0.19	si	Simple
<i>Coccoloba liebmannii</i>	352.60	1.42	0.87	43.88	0.33	87.93	0.44	no	Simple
<i>Cordia dentata</i>	219.60	1.31	1.60	26.53	0.58	84.45	0.60	si	Simple
<i>Croton niveus</i>	168.80	1.63	2.14	24.33	0.50	123.27	0.38	no	Simple
<i>Euphorbia schlechtendalii</i>	157.80	1.53	2.16	4.51	0.33	198.48	0.34	no	Simple
<i>Forchhammeria pallida</i>	269.00	2.10	4.20	33.65	0.47	83.77	0.43	no	Simple
<i>Gyrocarpus mocinnoi</i>	239.48	0.71	8.89	96.53	0.24	179.10	0.26	si	Simple
<i>Handroanthus impetiginosus</i>	149.72	2.31	6.57	87.05	0.57	120.62	0.58	No	Compuesta
<i>Havardia campylacantha</i>	151.88	3.37	1.82	28.41	0.59	114.70	0.55	no	Doblemente compuesta
<i>Krugiodendron ferreum</i>	208.64	1.68	0.43	15.80	0.36	134.74	0.43	si	Simple
<i>Leucaena lanceolata</i>	159.60	2.55	1.96	122.54	0.74	89.81	0.54	No	Doblemente compuesta
<i>Lonchocarpus lanceolatus</i>	242.64	2.47	2.62	32.91	0.41	102.85	0.55	No	Compuesta
<i>Lysiloma divaricatum</i>	145.80	4.21	1.47	41.05	0.53	133.53	0.50	No	Doblemente compuesta
<i>Manihot oaxacana</i>	215.96	0.78	7.87	61.63	0.20	232.60	0.21	No	Simple
<i>Mimosa acantholoba</i>	93.92	4.82	1.53	47.55	0.65	169.61	0.55	No	Doblemente compuesta
<i>Mimosa goldmanii</i>	202.08	2.60	3.13	11.97	0.46	110.67	0.55	No	Doblemente compuesta
<i>Mimosa tenuiflora</i>	132.28	3.73	2.00	101.89	0.53	147.87	0.47	Si	Doblemente compuesta
<i>Myrospermum frutescens</i>	114.80	2.43	1.46	38.82	0.77	121.59	0.44	No	Compuesta

Anexo I. (a) Valores promedio por especie de los atributos funcionales de la fase adulta (Continuación).

Especie	Grosor	Esbeltez	LP	Área	Dens.	AFE	CMS	Pub.	Conf. Laminar
<i>Quadrella incana</i>	357.56	2.39	1.09	2.39	0.44	65.80	0.47	si	Simple
<i>Randia thurberi</i>	205.20	1.47	0.28	5.39	0.51	97.86	0.39	Si	Simple
<i>Senna atomaria</i>	259.80	1.70	4.03	88.65	0.39	103.27	0.46	Si	Compuesta
<i>Senna holwayana</i>	136.67	1.76	2.63	23.68	1.16	133.76	0.46	No	Compuesta
<i>Tabernaemontana odontadeniiflora</i>	225.96	2.15	0.50	80.07	0.28	165.56	0.29	No	Simple
<i>Thouinidium decandrum</i>	138.00	5.20	2.76	52.99	0.85	89.26	0.55	No	Compuesta
<i>Thouinia sp.</i>	175.56	1.92	2.71	39.53	0.38	154.76	0.43	Si	Compuesta
<i>Vachellia campechiana</i>	50.16	3.51	0.49	25.92	1.11	187.79	0.51	no	Doblemente compuesta
<i>Vachellia farnesiana</i>	135.12	4.21	1.05	13.10	0.62	122.71	0.64	no	Doblemente compuesta

Anexo I. (b) Valores promedio por especie de los atributos funcionales de la fase joven de las 32 especies estudiadas.

Especie	Grosor	Esbeltez	LP	Área	Dens.	AFE	CMS	Pub.	Conf. Laminar
<i>Aeschynomene compacta</i>	61.85	4.50	0.24	2.89	0.65	395.53	0.37	No	Compuesta
<i>Apoplanesia paniculata</i>	71.48	1.70	1.39	9.75	0.25	631.25	0.29	No	Compuesta
<i>Bonellia macrocarpa</i>	327.84	4.11	0.36	5.12	0.44	77.48	0.47	No	Simple
<i>Bursera simaruba</i>	129.42	3.00	1.27	10.99	0.16	525.32	0.17	No	Simple
<i>Cascabela ovata</i>	201.82	3.64	0.48	24.25	0.17	330.23	0.19	No	Simple
<i>Cnidoscolus megacanthus</i>	194.65	1.46	11.86	157.44	0.15	395.30	0.10	Si	Simple
<i>Coccoloba liebmannii</i>	302.40	1.81	1.41	71.08	0.29	195.85	0.30	No	Simple
<i>Cordia dentata</i>	167.30	1.82	1.21	26.45	0.21	339.04	0.22	Si	Simple
<i>Croton niveus</i>	170.86	1.91	1.87	19.16	0.22	282.08	0.24	No	Simple
<i>Euphorbia schlechtendalii</i>	123.04	2.46	2.66	7.40	0.21	447.28	0.22	No	Simple
<i>Forchhammeria pallida</i>	198.72	9.05	0.21	4.71	0.44	125.42	0.40	No	Simple
<i>Gyrocarpus mocinnoi</i>	197.68	1.50	9.02	92.18	0.17	324.23	0.14	Si	Simple
<i>Handroanthus impetiginosus</i>	150.33	2.36	4.33	41.95	0.26	352.37	0.31	No	Compuesta
<i>Havardia campylacantha</i>	82.23	3.21	1.62	9.26	0.64	223.69	0.42	no	Doblemente compuesta
<i>Krugiodendron ferreum</i>	183.68	1.54	0.37	12.13	0.25	241.68	0.33	Si	Simple
<i>Leucaena lanceolata</i>	97.24	2.12	3.14	28.09	0.22	544.70	0.26	no	Doblemente compuesta
<i>Lonchocarpus lanceolatus</i>	151.20	2.42	2.42	37.81	0.25	273.47	0.28	no	Compuesta
<i>Lysiloma divaricatum</i>	39.27	3.56	1.29	5.96	1.91	354.62	0.37	no	Doblemente compuesta
<i>Manihot oaxacana</i>	147.67	1.44	5.62	30.91	0.16	486.66	0.16	no	Simple
<i>Mimosa acantholoba</i>	55.68	3.42	2.10	9.42	1.14	241.43	0.33	no	Doblemente compuesta
<i>Mimosa goldmanii</i>	124.60	2.02	3.46	10.14	0.35	294.11	0.32	no	Doblemente compuesta
<i>Mimosa tenuiflora</i>	64.98	3.77	1.55	13.52	1.87	132.73	0.30	Si	Doblemente compuesta
<i>Myrospermum frutescens</i>	90.77	2.24	1.42	29.21	0.24	525.65	0.25	no	Compuesta
<i>Quadrella incana</i>	264.45	13.45	0.42	3.32	0.36	124.61	0.31	Si	Simple
<i>Randia thurberi</i>	157.60	1.74	0.25	2.64	0.25	275.88	0.28	Si	Simple
<i>Senna atomaria</i>	171.54	2.16	3.87	35.14	0.23	301.21	0.25	Si	Doblemente compuesta

Anexo I. (b) Valores promedio por especie de los atributos funcionales de la fase joven (Continuación).

Especie	Grosor	Esbeltez	LP	Área	Dens.	AFE	CMS	Pub.	Conf. Laminar
<i>Senna holwayana</i>	186.47	2.18	2.81	28.26	0.29	235.03	0.30	no	Doblemente compuesta
<i>Tabernaemontana odontadeniiflora</i>	132.64	2.50	0.61	44.85	0.17	471.08	0.17	no	Simple
<i>Thouinia sp.</i>	121.51	2.00	3.11	24.51	0.22	422.18	0.28	Si	Compuesta
<i>Thouinidium decandrum</i>	115.09	3.95	2.83	62.62	0.42	218.76	0.37	no	Compuesta
<i>Vachellia campechiana</i>	34.77	4.56	0.67	5.07	3.92	119.02	0.35	no	Doblemente compuesta
<i>Vachellia farnesiana</i>	129.49	3.57	0.75	3.09	1.11	96.17	0.31	no	Doblemente compuesta

Anexo II. (a) Valores promedio por individuo de los atributos funcionales de la fase adulta de las 32 especies estudiadas (LP= longitud del peciolo, Dens.= densidad, AFE= área foliar específica, CMS= Contenido de materia seca, Pub.= Pubescencia, Conf. Laminar= configuración laminar). Tomado de van den Elzen (2010).

Especie	Ind.	Grosor	Esb.	LP	Área	Dens.	AFE	CMS
<i>Aeschynomene compacta</i>	1	94.00	4.56	0.36	3.56	0.74	147.96	0.63
	2	80.00	5.66	0.36	3.62	1.19	115.65	0.62
	3	100.00	6.21	0.35	4.96	0.73	138.84	0.44
	4	140.00	6.00	0.33	3.35	0.61	118.54	0.26
	5	76.00	5.97	0.28	4.25	0.82	165.25	0.70
<i>Apoplanesia paniculata</i>	1	194.00	2.27	1.76	66.87	0.43	121.90	0.42
	2	138.00	2.65	1.79	63.95	0.34	215.32	0.38
	3	125.00	2.74	1.68	54.31	0.36	226.37	0.38
	4	173.00	2.52	1.50	81.57	0.40	143.55	0.47
	5	139.00	2.01	1.92	46.54	0.47	154.60	0.54
<i>Bonellia macrocarpa</i>	1	311.00	3.68	0.19	6.75	0.34	93.74	0.37
	2	322.00	3.28	0.35	6.95	0.44	70.55	0.49
	3	286.60	4.59	0.21	2.45	0.41	85.01	0.44
	4	325.60	2.13	0.28	5.79	0.48	63.91	0.53
	5	161.60	4.76	0.19	3.66	0.25	254.16	0.25
<i>Bursera simaruba</i>	1	268.00	1.63	8.09	234.67	0.48	78.35	0.38
	2	228.00	2.08	5.43	79.65	0.29	152.56	0.29
	3	180.00	1.83	5.08	116.41	0.37	151.57	0.34
	4	231.00	2.54	5.44	83.86	0.32	135.22	0.30
	5	226.60	2.28	5.62	89.26	0.36	122.51	0.33
<i>Cascabela ovata</i>	1	328.00	4.67	1.01	19.13	0.29	107.07	0.27
	2	368.00	4.06	0.89	39.32	0.30	94.52	0.25
	3	216.00	3.17	1.32	26.51	0.64	75.57	0.39
	4	294.00	4.13	1.27	25.84	0.57	60.71	0.32
	5	206.00	3.06	0.81	35.58	0.57	85.54	0.29
<i>Cnidocolus megacanthus</i>	1	166.00	0.90	18.26	213.77	0.49	123.59	0.19
	2	162.00	0.93	9.18	129.24	0.45	139.41	0.17
	3	166.00	0.99	18.30	210.81	0.56	112.28	0.17
	4	148.00	0.95	15.68	246.15	0.57	123.75	0.17
	5	136.00	0.91	25.42	265.22	0.86	89.50	0.21
	6	184.00	0.87	12.90	156.31	0.68	81.80	0.24
<i>Coccoloba liebmannii</i>	1	327.00	1.27	0.94	53.03	0.32	96.34	0.41
	2	357.00	1.37	0.99	46.48	0.32	87.93	0.41
	3	338.00	1.43	0.91	39.30	0.33	90.25	0.48
	4	360.00	1.81	0.67	35.83	0.29	95.12	0.42

Anexo II. (a) Valores por individuo de los atributos funcionales de la fase adulta (Continuación).

Especie	Ind.	Grosor	Esb.	LP	Área	Dens.	AFE	CMS
<i>Coccoloba liebmannii</i>	5	381.00	1.21	0.82	44.76	0.39	69.99	0.50
<i>Cordia dentata</i>	1	246.00	1.41	1.38	16.43	0.52	79.77	0.76
	2	168.00	1.47	2.11	37.67	0.84	71.94	0.42
	3	210.00	1.17	1.58	22.00	0.46	107.92	0.52
	4	272.00	1.17	1.33	30.22	0.52	71.31	0.66
	5	202.00	1.31	1.59	26.34	0.56	91.30	0.62
<i>Croton niveus</i>	1	196.00	2.15	2.06	23.81	0.41	123.97	0.37
	2	164.00	1.60	2.21	24.32	0.63	97.67	0.40
	3	184.00	1.55	2.58	32.03	0.51	107.39	0.38
	4	132.00	1.43	1.92	22.47	0.45	168.27	0.35
	5	168.00	1.44	1.92	19.01	0.50	119.04	0.39
<i>Euphorbia schlechtendalii</i>	1	160.00	1.52	2.26	5.98	0.29	219.46	0.34
	2	157.00	1.58	2.31	3.51	0.35	181.80	0.34
	3	156.00	1.52	2.39	4.34	0.35	184.53	0.35
	4	159.00	1.62	1.62	2.88	0.38	168.06	0.35
	5	157.00	1.41	2.21	5.86	0.27	238.57	0.34
<i>Forchhammeria pallida</i>	1	320.00	2.12	1.87	16.80	0.50	63.87	0.47
	2	186.00	2.65	1.86	36.32	0.42	127.67	0.43
	3	290.80	1.77	5.55	30.36	0.51	67.41	0.46
	4	258.00	2.03	6.11	45.38	0.45	86.90	0.40
	5	290.20	1.94	5.61	39.39	0.47	73.00	0.41
<i>Gyrocarpus mocinnoi</i>	1	254.00	0.70	8.69	76.05	0.26	153.18	0.29
	2	265.00	0.66	9.45	92.37	0.24	155.82	0.25
	3	220.40	0.77	8.45	119.07	0.26	175.07	0.28
	4	231.00	0.68	9.83	96.06	0.22	202.04	0.23
	5	227.00	0.74	8.01	99.12	0.21	209.43	0.23
<i>Handroanthus impetiginosus</i>	1	165.00	2.43	5.36	88.82	0.55	112.45	0.55
	2	160.20	2.26	5.30	68.36	0.55	113.99	0.55
	3	148.60	2.54	6.78	103.68	0.61	112.63	0.59
	4	148.60	2.01	7.04	87.90	0.58	117.40	0.61
	5	126.20	2.29	8.38	86.50	0.54	146.61	0.59
<i>Havardia campylacantha</i>	1	168.00	3.36	2.72	42.64	0.61	97.73	0.55
	2	128.60	3.46	1.48	25.14	0.60	130.02	0.56
	3	162.20	3.27	1.32	25.45	0.56	111.87	0.53
<i>Havardia campylacantha</i>	4	175.00	3.20	1.69	28.70	0.56	103.91	0.53
	5	125.60	3.55	1.88	20.11	0.62	129.99	0.60
<i>Krugiodendron ferreum</i>	1	266.00	1.76	0.37	10.34	0.32	119.86	0.41
	2	206.60	1.64	0.38	14.74	0.36	133.86	0.42

Anexo II. (a) Valores por individuo de los atributos funcionales de la fase adulta (Continuación).

Especie	Ind.	Grosor	Esb.	LP	Área	Dens.	AFE	CMS
<i>Krugiodendron ferreum</i>	3	183.20	1.61	0.46	19.22	0.38	143.81	0.45
	4	178.40	1.67	0.51	22.20	0.39	145.24	0.46
	5	209.00	1.74	0.41	12.48	0.37	130.93	0.42
<i>Leucaena lanceolata</i>	1	140.00	2.82	1.27	37.68	0.73	98.67	0.65
	2	164.00	2.04	1.53	40.69	0.73	84.16	0.60
	3	224.00	2.31	2.74	169.33	0.47	94.55	0.43
	4	132.00	3.09	2.06	132.53	0.96	81.47	0.52
	5	138.00	2.48	2.21	232.47	0.82	90.21	0.50
<i>Lonchocarpus lanceolatus</i>	1	282.00	2.57	2.80	36.68	0.40	89.09	0.51
	2	276.00	2.49	2.89	36.73	0.41	89.64	0.52
	3	200.00	2.51	2.72	26.18	0.41	124.19	0.56
	4	209.00	2.33	2.88	33.53	0.38	126.55	0.52
	5	246.20	2.44	1.81	31.45	0.48	84.79	0.61
<i>Lysiloma divaricatum</i>	1	117.80	4.18	1.63	36.75	0.55	156.28	0.51
	2	151.00	4.59	1.19	43.82	0.49	136.86	0.50
	3	136.20	4.44	1.58	33.62	0.56	131.47	0.52
	4	171.80	3.79	1.56	39.01	0.49	120.43	0.47
	5	152.20	4.06	1.37	52.08	0.54	122.61	0.50
<i>Manihot oaxacana</i>	1	216.00	0.79	6.76	41.05	0.21	224.88	0.22
	2	233.20	0.78	6.45	47.36	0.21	206.40	0.23
	3	211.80	0.73	7.51	60.42	0.19	249.48	0.21
	4	191.40	0.79	9.77	87.77	0.21	245.25	0.20
	5	227.40	0.80	8.89	71.54	0.19	237.00	0.21
<i>Mimosa acantholoba</i>	1	113.00	5.06	1.51	74.31	0.53	168.67	0.46
	2	95.00	3.98	1.24	40.39	0.66	160.69	0.57
	3	96.20	5.44	1.56	55.59	0.72	145.27	0.55
	4	86.00	4.88	1.60	38.67	0.70	167.22	0.59
	5	79.40	4.72	1.73	28.79	0.63	206.18	0.57
<i>Mimosa goldmanii</i>	1	221.20	2.37	2.37	6.78	0.45	101.36	0.54
	2	182.60	2.77	2.76	6.00	0.51	109.10	0.61
<i>Mimosa goldmanii</i>	3	186.20	2.16	3.30	13.80	0.47	115.12	0.51
	4	234.80	2.98	3.01	9.70	0.47	90.98	0.61
	5	185.60	2.71	4.24	23.58	0.40	136.77	0.47
<i>Mimosa tenuiflora</i>	1	134.00	3.72	1.81	77.07	0.54	139.45	0.51
	2	148.40	3.80	2.10	66.85	0.63	108.82	0.49
	3	120.00	3.73	1.89	112.85	0.56	149.20	0.46
	4	134.00	3.69	2.16	148.46	0.44	172.83	0.43
	5	125.00	3.69	2.05	104.21	0.49	169.05	0.45
<i>Myrospermum frutescens</i>	1	102.00	2.32	1.10	37.61	0.67	149.36	0.38

Anexo II. (a) Valores por individuo de los atributos funcionales de la fase adulta (Continuación).

Especie	Ind.	Grosor	Esb.	LP	Área	Dens.	AFE	CMS
<i>Myrospermum frutescens</i>	2	140.00	2.65	1.42	36.58	0.74	97.02	0.49
	3	142.00	2.12	1.89	32.33	0.85	84.16	0.42
	4	106.00	2.36	1.86	54.05	0.67	143.22	0.40
	5	84.00	2.71	1.03	33.54	0.92	134.19	0.51
	1	466.00	2.01	0.92	2.01	0.48	44.79	0.49
<i>Quadrella incana</i>	2	344.00	2.34	1.06	2.34	0.41	71.36	0.44
	3	328.20	2.61	1.06	2.61	0.42	73.39	0.44
	4	287.40	2.81	1.17	2.81	0.45	79.04	0.46
	5	362.20	2.19	1.24	2.19	0.46	60.40	0.49
	1	236.00	1.54	0.23	4.68	0.49	87.27	0.37
<i>Randia thurberi</i>	2	188.00	1.33	0.30	5.88	0.64	83.35	0.35
	3	216.00	1.48	0.20	5.45	0.48	97.04	0.40
	4	214.00	1.45	0.36	5.64	0.45	103.64	0.43
	5	172.00	1.53	0.33	5.29	0.49	118.01	0.41
	1	288.00	1.73	4.78	77.06	0.38	91.63	0.46
<i>Senna atomaria</i>	2	263.00	1.64	4.31	88.89	0.41	92.62	0.47
	3	278.00	1.66	3.75	68.03	0.39	94.16	0.46
	4	260.00	1.69	3.78	111.87	0.38	104.32	0.44
	5	210.00	1.81	3.53	97.40	0.37	133.60	0.46
	1	142.00	1.89	3.08	34.25	0.40	182.91	0.33
<i>Senna holwayana</i>	2	160.00	2.11	2.15	15.18	0.43	149.39	0.33
	3	120.00	1.46	2.57	19.08	0.56	150.16	0.42
	4	124.00	1.64	2.90	21.23	0.64	132.62	0.46
	5	118.00	1.69	2.58	29.97	0.68	127.55	0.56
	6	156.00	1.75	2.50	22.36	4.25	59.91	0.64
<i>Tabernaemontana odontadeniiflora</i>	1	290.00	1.99	0.45	78.40	0.28	123.12	0.27
	2	200.00	2.15	0.49	70.46	0.29	172.52	0.31
	3	277.00	1.84	0.45	67.68	0.28	131.68	0.27
	4	187.00	2.38	0.46	79.42	0.27	201.24	0.29
	5	175.80	2.40	0.66	104.40	0.29	199.23	0.29
<i>Thouinia villosa</i>	1	187.00	1.94	2.53	39.60	0.37	143.86	0.38
	2	217.00	1.92	2.46	38.54	0.34	139.07	0.41
	3	177.00	1.81	2.22	37.52	0.40	142.06	0.41
	4	148.00	1.99	3.55	47.68	0.39	174.37	0.48
	5	148.80	1.96	2.80	34.30	0.39	174.43	0.48
<i>Thouinidium decandrum</i>	1	156.00	4.78	2.78	65.15	0.79	81.97	0.53
	2	174.00	4.52	2.84	54.39	0.63	91.63	0.48
	3	114.00	5.72	2.80	50.43	0.92	96.26	0.75

Anexo II. (a) Valores por individuo de los atributos funcionales de la fase adulta (Continuación).

Especie	Ind.	Grosor	Esb.	LP	Área	Dens.	AFE	CMS
<i>Thouinidium decandrum</i>	4	130.00	5.85	2.86	54.97	1.08	72.24	0.46
	5	116.00	5.13	2.54	40.00	0.83	104.22	0.54
<i>Vachellia campechiana</i>	1	49.00	3.21	0.49	34.22	1.02	211.09	0.49
	2	52.00	3.80	0.55	33.93	0.89	218.18	0.51
	3	48.40	3.02	0.50	21.92	1.26	170.66	0.50
	4	51.40	3.74	0.47	21.15	1.22	161.34	0.54
	5	50.00	3.77	0.42	18.41	1.14	177.68	0.53
<i>Vachellia farnesiana</i>	1	165.60	4.33	1.01	15.07	0.50	120.46	0.52
	2	139.20	3.85	1.02	12.90	0.60	121.88	0.62
	3	115.40	3.97	1.35	12.18	0.69	128.69	0.75
	4	136.20	4.51	0.94	14.57	0.61	121.09	0.60
	5	119.20	4.37	0.95	10.80	0.71	121.42	0.73

Anexo II. (b) Valores promedio por individuo de los atributos funcionales de la fase joven de las 32 especies estudiadas (LP= longitud del peciolo, Dens.= densidad, AFE= área foliar específica, CMS= Contenido de materia seca, Pub.= Pubescencia, Conf. Laminar= configuración laminar).

Especie	Ind.	Grosor	Esb.	LP	Área	Dens.	AFE	CMS
<i>Aeschynomene compacta</i>	1	45.80	4.32	0.25	2.18	0.41	546.01	0.31
	2	51.40	5.88	0.20	2.89	0.30	705.74	0.39
	3	32.20	4.88	0.25	1.76	0.75	461.11	0.36
	4	23.20	5.46	0.14	2.49	0.62	757.52	0.34
	5	25.60	4.63	0.21	2.25	0.73	681.90	0.36
	6	115.60	5.25	0.32	4.11	0.78	115.21	0.35
	7	80.20	6.51	0.23	5.61	0.41	307.85	0.33
	8	79.60	3.90	0.24	2.04	0.80	160.30	0.26
	9	140.00	3.20	0.17	5.69	0.42	180.65	0.34
	10	69.80	3.36	0.31	3.51	0.51	284.89	0.38
	11	33.60	3.95	0.25	1.12	1.02	295.67	0.33
	12	45.20	3.65	0.32	0.97	1.01	249.53	0.27
<i>Apoplanesia paniculata</i>	1	58.00	1.58	1.64	10.29	0.24	718.21	0.27
	2	68.80	1.60	1.55	13.36	0.29	514.16	0.30
	3	71.80	1.53	1.45	12.69	0.20	688.20	0.25
	4	93.20	1.74	1.16	10.94	0.28	389.61	0.31
	5	60.20	2.00	1.35	6.09	0.27	627.83	0.35
	6	90.60	1.75	1.15	7.85	0.19	588.22	0.26
<i>Apoplanesia paniculata</i>	7	75.20	1.90	1.84	13.81	0.20	749.01	0.20
	8	69.00	1.62	1.03	4.06	0.26	573.50	0.34
	9	45.80	1.58	1.27	6.24	0.26	955.02	0.24
	10	82.20	1.67	1.49	12.12	0.26	508.74	0.36
<i>Bonellia macrocarpa</i>	1	408.60	3.62	0.37	3.71	0.46	66.70	0.51
	2	348.20	3.41	0.65	7.88	0.37	78.98	0.45
	3	269.40	4.70	0.26	5.53	0.44	84.23	0.51
	4	310.00	3.38	0.36	7.19	0.36	89.04	0.41
	5	462.20	5.24	0.42	6.14	0.29	73.96	0.36
	6	290.20	4.26	0.49	4.46	0.52	67.01	0.56
	7	198.60	4.41	0.23	3.29	0.50	100.94	0.51
	8	414.80	4.42	0.33	4.84	0.51	47.40	0.50
	9	325.00	4.37	0.27	4.72	0.57	54.04	0.57
	10	251.40	3.31	0.23	3.47	0.36	112.49	0.34

Anexo II. (b) Valores por individuo de los atributos funcionales de la fase joven (Continuación).

<i>Especie</i>	Ind.	Grosor	Esb.	LP	Área	Dens.	AFE	CMS
<i>Bursera simaruba</i>	1	137.80	2.48	1.21	7.67	0.16	468.71	0.16
	2	113.20	3.06	1.68	19.00	0.19	487.87	0.14
	3	131.20	3.36	1.64	10.02	0.14	559.11	0.14
	4	138.80	2.96	0.99	6.01	0.12	602.93	0.14
	5	132.00	2.77	1.39	15.52	0.15	549.96	0.14
	6	119.20	3.53	0.77	4.66	0.16	528.47	0.15
	7	140.80	2.90	1.83	15.01	0.13	554.90	0.14
	8	113.80	3.22	0.90	8.77	0.18	582.59	0.16
	9	134.40	2.58	1.30	13.86	0.16	481.25	0.16
	10	133.00	3.20	0.98	9.40	0.17	437.38	0.17
<i>Cascabela ovata</i>	1	169.00	3.08	0.50	12.18	0.15	385.13	0.19
	2	168.80	3.26	0.66	27.39	0.17	350.01	0.23
	3	194.20	4.09	0.33	26.04	0.15	339.54	0.17
	4	164.80	3.59	0.26	24.54	0.14	425.18	0.17
	5	171.20	3.39	0.32	20.11	0.15	385.71	0.18
	6	164.20	3.44	0.43	25.34	0.15	393.47	0.17
	7	315.20	3.63	0.62	34.74	0.19	167.02	0.20
	8	171.80	3.64	0.21	11.53	0.18	355.22	0.18
	9	222.60	3.16	0.50	23.73	0.14	334.34	0.16
	10	232.60	4.28	0.59	33.09	0.16	281.20	0.14
	11	202.40	3.89	0.78	34.48	0.13	426.91	0.14
	12	216.40	4.05	0.46	22.43	0.28	167.90	0.35
	13	230.40	3.81	0.54	19.67	0.16	281.42	0.20
<i>Cnidoscolus megacanthus</i>	1	231.60	1.55	11.30	84.59	0.12	411.61	0.06
	2	256.20	1.42	12.24	155.26	0.14	313.61	0.08
	3	230.60	1.29	9.43	142.60	0.12	397.01	0.09
	4	198.20	1.58	11.14	136.88	0.13	425.71	0.09
	5	230.60	1.19	11.70	178.87	0.12	401.05	0.07
	6	184.60	1.56	16.08	232.21	0.12	442.46	0.08
	7	188.20	1.27	11.63	167.31	0.13	462.66	0.07
	8	140.60	1.36	13.66	228.94	0.11	683.49	0.07
	9	189.60	1.46	13.59	191.87	0.20	261.18	0.14
	10	199.80	1.53	9.18	114.95	0.17	290.93	0.12
	11	156.60	1.53	12.14	158.30	0.18	358.26	0.15
	12	162.00	1.66	11.42	108.32	0.19	326.02	0.13
	13	161.80	1.61	10.67	146.68	0.15	415.30	0.13

Anexo II. (b) Valores por individuo de los atributos funcionales de la fase joven (Continuación).

<i>Especie</i>	Ind.	Grosor	Esb.	LP	Área	Dens.	AFE	CMS
<i>Coccoloba liebmannii</i>	1	622.80	1.63	1.28	112.18	0.33	53.18	0.41
	2	281.40	1.55	1.28	100.47	0.19	193.49	0.20
	3	324.80	1.48	1.37	69.30	0.26	122.80	0.31
	4	274.80	1.42	1.35	40.75	0.28	142.40	0.30
	5	282.20	2.03	1.33	86.26	0.19	184.82	0.24
	6	205.00	1.52	1.14	25.47	0.26	192.54	0.38
	7	456.80	1.57	2.34	152.66	0.49	50.74	0.50
	8	170.80	1.72	1.02	70.30	0.22	270.12	0.23
	9	211.40	1.41	1.27	50.08	0.26	184.88	0.28
	10	310.20	1.66	0.81	27.60	0.21	173.00	0.25
	11	264.00	2.21	1.01	70.97	0.28	139.98	0.26
	12	224.60	1.54	0.99	46.94	0.24	216.43	0.25
<i>Cordia dentata</i>	1	253.00	1.35	1.37	26.57	0.26	172.18	0.29
	2	155.40	1.92	1.38	30.73	0.18	361.02	0.18
	3	137.00	1.89	1.06	22.46	0.20	369.21	0.21
	4	123.80	2.12	1.03	26.06	0.18	453.77	0.19
<i>Croton niveus</i>	1	193.00	1.76	2.02	33.47	0.27	204.79	0.29
	2	159.80	1.93	1.98	22.75	0.29	217.88	0.35
	3	192.80	1.85	2.94	29.43	0.19	286.62	0.18
	4	174.00	1.86	2.16	24.89	0.22	276.20	0.21
	5	180.80	2.18	2.31	24.52	0.24	238.36	0.22
	6	159.40	1.93	1.14	7.18	0.22	293.36	0.25
	7	167.00	1.87	1.10	10.32	0.19	326.39	0.22
	8	161.60	1.84	1.44	11.97	0.23	275.00	0.24
	9	150.60	1.95	1.81	13.61	0.17	400.41	0.18
	10	169.60	1.95	1.80	13.48	0.20	301.82	0.22
<i>Euphorbia schlechtendalii</i>	1	150.40	2.39	2.65	8.60	0.16	409.93	0.22
	2	161.60	1.87	0.94	2.24	0.28	226.47	0.33
	3	130.00	2.32	2.75	10.31	0.16	485.82	0.20
	4	82.60	2.66	3.09	6.22	0.19	655.31	0.20
	5	116.40	2.41	2.30	6.45	0.33	309.23	0.25
	6	137.80	2.82	3.22	7.26	0.20	358.68	0.17
	7	126.00	2.44	2.76	5.66	0.18	459.08	0.21
	8	103.60	2.55	2.27	7.89	0.17	567.09	0.23
	9	120.80	2.80	4.06	11.36	0.17	533.29	0.16
	10	101.20	2.32	2.59	8.03	0.22	467.86	0.22

Anexo II. (b) Valores por individuo de los atributos funcionales de la fase joven (Continuación).

<i>Especie</i>	Ind.	Grosor	Esb.	LP	Área	Dens.	AFE	CMS
<i>Forchhammeria pallida</i>	1	274.40	7.96	0.21	5.59	0.49	75.00	0.49
	2	255.00	10.57	0.34	11.90	0.42	93.21	0.44
	3	254.00	7.82	0.22	8.93	0.49	80.74	0.49
	4	160.60	10.67	0.18	2.94	0.39	159.73	0.38
	5	238.00	8.09	0.22	2.59	0.55	76.06	0.46
	6	134.80	10.01	0.13	2.16	0.43	173.76	0.37
	7	182.00	8.45	0.19	4.08	0.45	123.07	0.44
	8	195.80	6.61	0.14	6.03	0.41	127.84	0.38
	9	180.20	8.74	0.18	2.73	0.38	146.83	0.34
	10	174.20	11.90	0.16	2.46	0.39	147.13	0.31
	11	173.20	8.26	0.24	2.30	0.60	97.59	0.47
	12	178.40	10.00	0.26	3.58	0.35	169.97	0.36
	13	182.80	8.59	0.23	5.94	0.34	159.59	0.33
<i>Gyrocarpus mocinnoi</i>	1	161.80	1.62	7.14	51.94	0.16	397.93	0.13
	2	201.20	1.35	14.23	213.02	0.16	337.67	0.11
	3	235.20	1.43	7.11	48.85	0.21	217.65	0.18
	4	169.60	1.67	8.58	70.12	0.15	394.20	0.12
	5	220.60	1.45	8.05	76.97	0.17	273.72	0.18
<i>Handroanthus impetiginosus</i>	1	218.60	2.44	4.32	30.17	0.38	123.97	0.44
	2	130.00	2.27	3.55	40.73	0.25	323.17	0.27
	3	79.80	2.45	4.43	48.23	0.27	439.30	0.31
	4	246.00	2.28	2.82	34.84	0.16	490.72	0.25
	5	115.00	2.58	6.41	55.76	0.23	414.04	0.33
	6	112.60	2.16	4.47	41.97	0.29	323.00	0.29
<i>Havardia campylacantha</i>	1	139.40	3.45	1.49	14.78	0.40	185.95	0.37
	2	104.40	5.96	1.35	9.92	0.33	331.97	0.39
	3	75.40	3.69	1.97	8.92	0.76	189.73	0.42
	4	88.00	2.29	1.50	10.18	0.43	266.33	0.43
	5	96.20	2.78	1.57	12.67	0.46	231.11	0.38
	6	74.00	3.59	1.78	5.44	0.94	144.92	0.42
	7	81.80	3.74	1.34	15.21	0.77	163.30	0.46
	8	68.60	2.90	1.48	3.30	1.07	144.71	0.42
	9	75.80	2.67	1.61	9.86	0.57	244.18	0.39
	10	75.20	2.85	1.27	8.08	0.61	238.22	0.39
	11	80.40	2.66	1.23	5.91	0.64	200.22	0.36

Anexo II. (b) Valores por individuo de los atributos funcionales de la fase joven (Continuación).

<i>Especie</i>	Ind.	Grosor	Esb.	LP	Área	Dens.	AFE	CMS
<i>Havardia campylacantha</i>	12	71.40	2.97	1.45	6.82	0.77	183.47	0.30
	13	70.40	3.11	2.27	7.34	0.73	220.09	0.31
	14	59.20	2.65	1.64	8.39	0.72	249.03	0.34
	15	73.20	3.24	2.29	12.05	0.38	362.16	0.35
<i>Krugiodendron ferreum</i>	1	237.00	1.41	0.54	12.83	0.24	210.76	0.27
	2	195.40	1.69	0.49	13.93	0.22	243.85	0.30
	3	162.80	1.61	0.28	12.64	0.24	268.68	0.31
	4	156.00	1.56	0.28	8.69	0.26	262.06	0.36
	5	167.20	1.43	0.28	12.58	0.29	223.06	0.39
<i>Leucaena lanceolata</i>	1	96.80	1.79	3.22	25.01	0.24	435.05	0.72
	2	116.80	1.99	2.23	19.13	0.19	469.91	0.22
	3	87.80	2.14	3.27	22.08	0.20	599.48	0.18
	4	81.80	2.13	1.92	13.24	0.15	819.08	0.20
<i>Leucaena lanceolata</i>	5	96.00	2.22	3.52	30.30	0.20	526.72	0.18
	6	90.60	2.24	2.30	13.79	0.16	642.99	0.18
	7	100.20	2.24	4.74	45.23	0.15	658.75	0.17
	8	84.00	2.27	2.69	8.15	0.24	512.38	0.23
	9	121.20	2.04	4.38	75.87	0.44	237.95	0.29
<i>Lonchocarpus lanceolatus</i>	1	150.60	2.30	2.54	39.17	0.20	327.66	0.25
	2	137.80	2.42	2.48	34.95	0.26	284.37	0.30
	3	150.60	2.59	2.51	31.48	0.30	224.47	0.33
	4	165.80	2.39	2.17	45.62	0.24	257.38	0.23
<i>Lysiloma divaricatum</i>	1	41.80	3.74	1.31	9.90	0.88	282.43	0.50
	2	28.40	4.26	1.61	7.08	6.77	305.89	0.39
	3	30.60	3.97	1.39	5.67	1.07	344.61	0.44
	4	41.20	3.26	1.29	5.52	1.00	247.94	0.36
<i>Lysiloma divaricatum</i>	5	43.20	3.28	1.25	5.31	1.12	232.93	0.30
	6	50.40	2.86	0.90	2.26	0.61	713.90	0.33
<i>Manihot oaxacana</i>	1	113.20	1.53	5.88	22.56	0.14	631.23	0.14
	2	142.00	1.62	9.96	75.25	0.17	429.90	0.13
	3	183.40	1.31	5.59	32.17	0.15	371.30	0.16
	4	132.60	1.34	6.08	38.71	0.15	508.03	0.16
	5	139.60	1.52	4.90	16.38	0.15	508.54	0.12
	6	277.20	1.36	6.31	35.38	0.11	440.54	0.22
	7	166.60	1.42	5.50	31.18	0.20	306.73	0.13

Anexo II. (b) Valores por individuo de los atributos funcionales de la fase joven (Continuación).

<i>Especie</i>	Ind.	Grosor	Esb.	LP	Área	Dens.	AFE	CMS
<i>Manihot oaxacana</i>	8	151.40	1.24	3.62	21.91	0.17	387.06	0.16
	9	107.00	1.50	3.59	12.67	0.20	472.91	0.22
	10	99.20	1.69	5.74	27.67	0.16	649.83	0.14
	11	121.00	1.32	3.42	18.18	0.15	570.43	0.17
	12	138.80	1.45	6.84	38.87	0.14	563.42	0.15
<i>Mimosa acantholoba</i>	1	79.00	3.75	1.86	10.64	1.82	117.89	0.35
	2	52.60	3.27	2.69	11.37	0.68	309.51	0.35
	3	41.60	2.64	2.15	4.06	0.61	416.13	0.30
	4	45.80	3.57	2.62	9.64	0.72	403.32	0.28
	5	56.20	3.09	1.60	5.46	0.74	264.90	0.32
	6	57.80	2.79	1.29	6.99	1.96	94.34	0.39
	7	87.20	4.42	1.35	9.90	1.70	69.39	0.37
	8	44.80	2.60	2.36	14.05	0.76	312.87	0.33
	9	36.40	3.67	3.30	12.65	1.39	253.04	0.29
	10	57.00	4.45	1.84	9.41	1.05	172.94	0.35
<i>Mimosa goldmanii</i>	1	140.20	2.14	4.22	12.36	0.34	213.60	0.33
	2	145.00	1.62	4.04	13.88	0.39	237.67	0.30
	3	105.00	2.28	3.15	12.26	0.33	289.39	0.35
	4	120.20	1.63	3.08	8.36	0.30	278.43	0.28
	5	181.20	2.18	2.76	10.71	0.39	149.61	0.34
	6	114.40	1.74	3.14	8.90	0.46	243.09	0.42
	7	140.80	2.07	2.96	8.32	0.64	150.63	0.36
	8	121.20	2.00	3.00	8.18	0.24	365.20	0.27
	9	95.60	2.67	2.87	4.37	0.24	452.29	0.28
	10	99.40	1.84	3.76	11.49	0.25	423.02	0.23
	11	107.60	2.04	5.05	12.70	0.27	351.23	0.24
<i>Mimosa tenuiflora</i>	1	89.00	4.10	1.42	22.78	1.95	73.14	0.38
	2	107.40	3.68	1.32	17.70	1.17	86.14	0.30
	3	35.40	3.27	1.15	3.29	1.31	217.43	0.59
<i>Mimosa tenuiflora</i>	4	36.80	3.09	1.53	12.51	3.62	111.36	0.22
	5	75.80	4.03	1.84	8.57	0.85	177.44	0.25
	6	69.80	2.96	2.05	19.55	0.90	168.23	0.24
	7	69.40	4.43	1.99	10.65	1.25	121.49	0.26
	8	79.40	3.85	1.39	16.57	1.49	86.60	0.26
	9	25.75	3.69	1.27	10.05	4.26	152.76	0.23

Anexo II. (b) Valores por individuo de los atributos funcionales de la fase joven (Continuación).

<i>Especie</i>	Ind.	Grosor	Esb.	LP	Área	Dens.	AFE	CMS
<i>Myrospermum frutescens</i>	1	79.20	2.30	1.12	19.42	0.27	496.86	0.22
	2	76.80	2.19	1.02	13.90	0.25	607.83	0.30
	3	74.00	1.58	1.37	16.02	0.27	596.43	0.23
	4	99.80	2.14	2.14	41.63	0.22	451.34	0.24
	5	86.60	2.17	0.99	19.87	0.41	285.77	0.35
	6	101.60	2.45	1.14	15.91	0.13	793.64	0.22
	7	84.40	1.97	1.70	18.83	0.23	527.66	0.29
	8	72.20	2.48	0.98	10.95	0.20	712.34	0.22
	9	102.40	2.51	1.67	38.53	0.23	436.08	0.24
	10	99.40	2.05	1.47	40.99	0.18	553.82	0.22
	11	104.40	2.23	1.44	46.54	0.28	343.08	0.26
	12	85.20	2.58	1.27	23.70	0.21	589.39	0.22
	13	114.00	2.44	2.21	73.42	0.20	439.22	0.20
<i>Quadrella incana</i>	1	208.40	15.29	0.21	1.43	0.48	101.27	0.34
	2	267.80	10.99	0.37	2.83	0.33	120.16	0.32
	3	271.40	11.62	0.34	3.79	0.30	130.07	0.27
	4	178.50	10.41	0.19	2.55	0.42	111.88	0.41
	5	395.60	8.92	0.49	4.51	0.40	85.38	0.32
	6	329.40	16.39	0.53	3.24	0.22	152.30	0.23
	7	335.20	13.52	0.54	3.10	0.32	99.38	0.25
	8	259.20	15.33	0.33	2.23	0.38	87.79	0.36
	9	193.00	20.52	0.28	2.73	0.44	118.86	0.31
	10	280.00	11.34	0.57	6.04	0.30	247.49	0.37
	11	247.00	6.08	0.79	5.75	0.33	121.84	0.30
	12	206.20	20.99	0.36	1.60	0.41	118.87	0.33
<i>Randia thurberi</i>	1	179.60	1.88	0.24	2.31	0.25	231.08	0.31
	2	149.40	1.53	0.21	1.76	0.21	330.73	0.25
	3	151.20	1.57	0.19	2.39	0.17	400.07	0.21
	4	139.80	1.45	0.22	3.52	0.24	343.50	0.22
	5	101.20	1.76	0.16	2.89	0.65	344.49	0.25
	6	195.40	1.35	0.30	3.04	0.23	228.72	0.27
	7	117.20	1.74	0.17	1.46	0.26	349.87	0.29
	8	160.20	2.12	0.28	3.43	0.25	249.04	0.29
<i>Senna atomaria</i>	1	278.20	2.28	3.49	37.10	0.22	177.15	0.24
	2	137.60	1.89	2.63	21.91	0.24	316.02	0.26
	3	227.60	1.91	3.68	39.73	0.16	299.95	0.21
	4	159.60	1.68	4.43	53.44	0.28	226.80	0.33

Anexo II. (b) Valores por individuo de los atributos funcionales de la fase joven (Continuación).

<i>Especie</i>	Ind.	Grosor	Esb.	LP	Área	Dens.	AFE	CMS
<i>Senna atomaria</i>	5	167.20	2.34	3.99	27.14	0.14	452.80	0.12
	6	172.00	1.78	5.25	35.09	0.19	322.03	0.23
	7	127.40	2.30	3.58	25.72	0.26	320.97	0.29
	8	120.00	2.27	2.70	12.82	0.20	432.60	0.23
	9	137.40	2.34	4.27	40.64	0.25	297.18	0.26
	10	188.40	2.83	4.67	57.85	0.32	166.65	0.36
<i>Senna holwayana</i>	1	231.60	1.65	2.00	9.44	0.35	127.02	0.35
	2	277.60	1.65	2.56	43.61	0.37	98.64	0.39
	3	197.60	2.07	2.69	40.74	0.20	253.73	0.25
	4	163.80	2.04	2.73	30.97	0.28	220.96	0.31
	5	146.20	1.95	2.51	21.49	0.28	376.78	0.25
	6	161.00	2.43	2.76	29.10	0.20	310.34	0.23
	7	212.20	2.41	2.53	32.82	0.40	118.60	0.40
	8	126.20	2.71	3.09	15.86	0.23	394.45	0.18
	9	162.00	2.68	2.93	30.32	0.29	214.76	0.29
<i>Tabernaemontana odontadeniiflora</i>	1	134.40	2.31	0.55	62.54	0.17	437.37	0.17
	2	132.60	2.62	0.54	37.05	0.15	489.31	0.15
	3	147.80	2.52	0.41	66.05	0.17	404.29	0.17
	4	125.40	2.18	0.54	59.71	0.18	475.94	0.17
	5	133.00	2.30	0.55	59.32	0.14	536.13	0.13
	6	148.20	2.76	0.41	36.64	0.17	406.75	0.17
	7	144.60	2.14	0.70	32.55	0.17	402.29	0.20
	8	119.60	2.26	0.73	69.46	0.20	432.07	0.23
	9	120.20	3.00	0.35	17.54	0.15	576.31	0.17
	10	120.60	2.93	0.24	7.69	0.15	550.31	0.17
<i>Thouinia villosa</i>	1	153.60	2.26	2.67	17.39	0.18	375.01	0.29
	2	119.40	1.77	3.85	40.31	0.24	356.66	0.25
	3	121.00	2.04	4.00	20.81	0.27	321.91	0.31
	4	173.40	2.13	3.11	26.92	0.14	418.65	0.32
	5	120.00	1.55	3.86	19.54	0.16	534.45	0.29
	6	111.60	1.91	2.84	16.85	0.24	415.35	0.25
	7	101.80	2.03	3.37	41.19	0.27	386.04	0.28
	8	139.60	1.92	3.78	21.17	0.17	441.39	0.27
	9	104.60	2.04	1.97	13.56	0.20	501.87	0.28
	10	94.40	2.15	1.55	7.64	0.27	485.66	0.26
	11	97.20	2.21	3.24	44.26	0.26	406.97	0.26

Anexo II. (b) Valores por individuo de los atributos funcionales de la fase joven (Continuación).

<i>Especie</i>	Ind.	Grosor	Esb.	LP	Área	Dens.	AFE	CMS
<i>Thouinidium decandrum</i>	1	129.20	3.50	2.59	38.95	0.44	177.51	0.41
	2	126.40	3.85	3.27	53.09	0.44	182.54	0.40
	3	122.60	4.01	3.33	127.17	0.53	153.21	0.46
	4	101.80	3.52	2.77	55.78	0.38	266.88	0.34
<i>Vachellia campechiana</i>	1	33.00	4.05	0.63	5.24	2.15	158.22	0.47
	2	21.80	5.23	0.26	5.39	6.97	102.70	0.36
	3	19.00	6.79	0.61	5.27	6.83	82.78	0.37
	4	29.00	5.75	0.34	8.32	3.70	95.92	0.36
	5	33.60	3.32	0.86	2.24	2.91	104.12	0.35
	6	41.20	6.01	0.44	6.43	3.46	107.11	0.35
	7	56.00	4.76	0.98	2.84	3.10	109.85	0.29
	8	21.60	4.95	0.37	4.46	5.93	84.16	0.38
	9	29.00	3.54	0.65	3.43	4.01	89.29	0.39
	10	48.40	2.85	0.74	3.69	5.19	126.85	0.24
	11	39.00	3.65	1.10	6.17	1.51	211.74	0.33
	12	54.60	3.77	1.03	7.32	1.30	155.55	0.28
<i>Vachellia farnesiana</i>	1	104.00	4.47	0.38	2.62	1.88	72.66	0.35
	2	60.60	4.07	0.42	2.00	2.15	103.46	0.28
	3	208.80	3.29	0.72	2.94	0.51	100.07	0.33
	4	126.60	3.67	0.84	1.73	0.86	97.60	0.27
	5	165.00	2.75	0.63	4.13	0.85	74.17	0.29
	6	118.20	3.27	0.97	3.78	0.48	190.28	0.23
	7	120.40	3.32	0.85	2.29	0.91	91.41	0.31
	8	138.00	4.37	1.03	4.84	0.99	75.70	0.31
	9	123.80	2.93	0.87	3.49	1.36	60.20	0.39