



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO
POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS
CENTRO DE INVESTIGACIONES EN ECOSISTEMAS
ECOLOGÍA

**EFFECTO DE LA TOPOGRAFÍA Y FACTORES AMBIENTALES SOBRE LA
DIVERSIDAD DE ESPECIES Y ATRIBUTOS FUNCIONALES DE LA
COMUNIDAD ARBÓREA DE UN BOSQUE TROPICAL CADUCIFOLIO**

TESIS
QUE PARA OPTAR POR EL GRADO DE:
DOCTOR EN CIENCIAS

PRESENTA:
MOISÉS MÉNDEZ TORIBIO

TUTOR PRINCIPAL DE TESIS:
DR. GUILLERMO IBARRA MANRÍQUEZ
CENTRO DE INVESTIGACIONES EN ECOSISTEMAS, UNAM

COMITÉ TUTORAL:
DR. JORGE ARTURO MEAVE DEL CASTILLO
FACULTAD DE CIENCIAS, UNAM

DR. HORACIO ARMANDO PAZ HERNÁNDEZ
CENTRO DE INVESTIGACIONES EN ECOSISTEMAS, UNAM

MORELIA, MICHOACÁN

FEBRERO, 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
CENTRO DE INVESTIGACIONES EN ECOSISTEMAS
ECOLOGÍA

**EFFECTO DE LA TOPOGRAFÍA Y FACTORES AMBIENTALES SOBRE LA
DIVERSIDAD DE ESPECIES Y ATRIBUTOS FUNCIONALES DE LA
COMUNIDAD ARBÓREA DE UN BOSQUE TROPICAL CADUCIFOLIO**

TESIS
QUE PARA OPTAR POR EL GRADO DE:
DOCTOR EN CIENCIAS

PRESENTA:
MOISÉS MÉNDEZ TORIBIO

TUTOR PRINCIPAL DE TESIS:
DR. GUILLERMO IBARRA MANRÍQUEZ
CENTRO DE INVESTIGACIONES EN ECOSISTEMAS, UNAM

COMITÉ TUTORAL:
DR. JORGE ARTURO MEAVE DEL CASTILLO
FACULTAD DE CIENCIAS, UNAM

DR. HORACIO ARMANDO PAZ HERNÁNDEZ
CENTRO DE INVESTIGACIONES EN ECOSISTEMAS, UNAM

MORELIA, MICHOACÁN

FEBRERO, 2015.

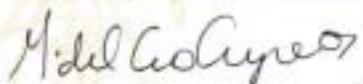
Dr. Isidro Ávila Martínez
Director General de Administración Escolar, UNAM
Presente

Por medio de la presente me permito informar a usted que en la reunión ordinaria del Subcomité de (Ecología y Manejo Integral de Ecosistemas), del Posgrado en Ciencias Biológicas, celebrada el día 24 de noviembre del 2014, se acordó poner a su consideración el siguiente jurado para el examen de DOCTOR EN CIENCIAS del alumno **MENDEZ TORIBIO MOISES** con número de cuenta **507007902**, con la tesis titulada: **"Efecto de la topografía y factores ambientales sobre la diversidad de especies y atributos funcionales de la comunidad arbórea de un bosque tropical caducifolio"**, bajo la dirección del Dr. Guillermo Ibarra Manríquez.

Presidente:	Dra. Angelina Martínez Yrizar
Vocal:	Dr. Mauricio Ricardo Quesada Avendaño
Secretario:	Dr. Horacio Armando Paz Hernández
Suplente:	Dra. Rosa Irma Trejo Vázquez
Suplente:	Dr. Jorge Arturo Meave del Castillo

Sin otro particular, quedo de usted.

Atentamente
"POR MI RAZA HABLARA EL ESPIRITU"
Cd. Universitaria, D.F., a 12 de febrero del 2015.



Dra. María del Coro Arizmendi Arriaga
Coordinadora del Programa



c.c.p. Expediente del interesado

AGRADECIMIENTOS

Agradezco al Posgrado en Ciencias Biológicas de la UNAM por brindarme las facilidades logísticas y la infraestructura necesaria que permitieron desarrollar plenamente mi proyecto de investigación. Expreso mi gratitud también al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACyT) por los apoyos financieros que hicieron posible realizar mis estudios de doctorado y una estancia en el Instituto Smithsonian de Investigaciones Tropicales en Panamá (STRI). La posibilidad de asistir a cursos y congresos nacionales e internacionales fue viable gracias a los apoyos económicos del Programa de Apoyo a los Estudios de Posgrado (PAEP). Este proyecto recibió financiamiento del Programa de Apoyo a Proyectos de Investigación e Innovación Tecnológica (PAPIIT) de la UNAM, como parte del proyecto IN207512 (Fenología de especies arbóreas del bosque tropical caducifolio en la Depresión del Balsas, Michoacán). Agradecido estoy con el Dr. Guillermo Ibarra Manríquez por dirigir esta tesis y con los Drs. Jorge A. Meave del Castillo y Horacio Armando Paz Hernández por asesorar y enriquecer distintos aspectos de este trabajo.

AGRADECIMIENTOS A TÍTULO PERSONAL

El presente proyecto de investigación no podría haber sido posible sin la colaboración de más de una decena de personas que ayudaron en diversas actividades relacionada con la tesis. Expreso mi gratitud a: Judith, Luis Daniel Olivares, Mario León Palomo, Melissa Zermeño, Paul, Paz Coba Hernández, Roberto Hernández, Stephany Melchor Manzo y Xochitl Vieyra Nava por la ayuda brindada en el procesamiento de material biológico. Agradezco a quienes ayudaron en la colecta de datos de la vegetación: Jorge Cortés Flores, Francisco Rendón Sandoval, Juan Martínez Cruz y la gente del ejido de Tziritzicuaró, Jesús Rosas Quiroz, Patricio Rosas Quiroz, Domingo Rosas, Inés, Uriel y Vicente. Asimismo quiero dar las gracias a todas las personas del ejido donde realicé el presente proyecto por su hospitalidad brindada durante todos estos años en los cuales estuve realizando numerosas actividades relacionadas con el proyecto, en especial a la Sra. Rutilia Quiroz por su invaluable asistencia en la elaboración de los alimentos. Agradezco a la M. en C. Guadalupe Cornejo por la identificación de ejemplares botánicos y por su amistad, a Joseph Wright y Edwin Lebrija Trejos por la asesoría durante la estancia en el STRI y a la Sra. Miriam y su familia por su compañía en Gamboa, Panamá. Quiero dar las gracias también a la Dra. Angelina Martínez Yrizar y al Dr. Mauricio Quesada por sus valiosos comentarios realizados al presente proyecto de tesis. Asimismo expreso mi total agradecimiento a la Dra. Clara Tinoco Ojanguren, a la Dra. Teresa M. Terrazas Salgado y al ahora Dr. Adrián Ghilardi por su orientación en diversos aspectos de mi formación académica. Gracias a Ernesto Vega por sus valiosos consejos y apoyo moral positivo al momento de enfrentar situaciones complicadas relacionados con el proceso formativo que conlleva hacer un doctorado. Así mismo agradezco a mis compañeros del laboratorio de Biogeografía y Conservación (Karen, Lizzette y Lina) por compartir momentos agradables de convivencia durante todos estos años. Expreso mi gratitud por el apoyo brindado a Lilia Hernández y Humberto Zermeño. Gracias a la motivación brindada por mi mamá Guadalupe y al apoyo incondicional de mi esposa Isela E. Zermeño Hernández.

En memoria de mi papá, el Dr. Juan José Méndez.

A mi mamá Guadalupe por su apoyo

A mi hija Nina Mathilda, mi gran amor y motivación

A mi esposa Isela E. por estar siempre a mi lado

ÍNDICE

<i>Resumen</i>	I
<i>Abstract</i>	III
CAPÍTULO I	1
<i>Introducción general</i>	
CAPÍTULO II	33
<i>Descripción del área de estudio</i>	
CAPÍTULO III	43
<i>Composición, estructura y diversidad de la comunidad arbórea del bosque tropical caducifolio en Tziritzicuaró, Depresión del Balsas, Michoacán, México.</i>	
CAPÍTULO IV	81
<i>Effect of slope aspect and topographic position in environmental variables, disturbance and tree community attributes in a seasonal tropical dry forest.</i>	
CAPÍTULO V	121
<i>Efecto de la orientación de la ladera y la posición topográfica sobre la composición funcional arbórea del bosque tropical caducifolio.</i>	
CAPÍTULO VI	155
<i>Discusión general y conclusiones</i>	

Resumen

Se analizó la relevancia de los filtros ambientales impuestos por la orientación (norte y sur) y la posición topográfica (parte baja, media y alta de una ladera) en la composición, estructura y diversidad (funcional y taxonómica) de la comunidad arbórea en el bosque tropical caducifolio (BTC) localizado en la parte baja de la Depresión del Balsas, Michoacán, México. Asimismo, se determinó el grado de variación de factores críticos para el desarrollo y la supervivencia de las plantas en este tipo de vegetación (temperatura, evapotranspiración, radiación solar, contenido de humedad en el suelo y disturbio por actividades humanas) como consecuencia de los factores topográficos incluidos en el análisis y su correspondencia con las características de la vegetación. La información disponible respecto a este tema para el trópico es aún escasa y hasta ahora no es posible generalizar los efectos que los factores topográficos tienen sobre las comunidades de plantas. Además, no existen cuantificaciones del micro-ambiente y de la variación del disturbio en este tipo de comunidades y este tema no ha sido abordado desde un enfoque funcional.

La pregunta central del estudio fue: ¿Cómo afectan los filtros ambientales generados por la orientación de la ladera y la posición topográfica la diversidad de especies, la estructura de la vegetación y los atributos funcionales en la comunidad arbórea de un bosque tropical caducifolio asentado en la parte baja de la Depresión del Balsas? A lo largo de los capítulos de resultados que componen la tesis se abordaron los siguientes cuestionamientos: (i) ¿Cuál es el grado de similitud de los atributos del bosque estudiado (composición, estructura y diversidad) con otras selvas ubicadas en México y en el Neotrópico? (ii) ¿En qué medida se modifican los filtros ambientales (evapotranspiración, humedad en el suelo, radiación solar y temperatura) y el disturbio con respecto a la orientación de la ladera y la posición topográfica? y (iii) ¿Cómo cambia la diversidad taxonómica, la estructura de la vegetación y la composición funcional en función de los factores topográficos analizados?

En el **Capítulo I** se presenta el marco teórico conceptual en el cual se sustenta la investigación, y se establece la hipótesis general de trabajo del estudio, la justificación y las

preguntas. En el **Capítulo II** se realiza una descripción del área de estudio. En el **Capítulo III**, se presenta una descripción de la composición, la estructura y la diversidad de la comunidad arbórea. Los atributos comunitarios analizados del bosque estudiado son similares a los obtenidos para localidades que comparten este tipo de vegetación en otras partes de México y del Neotrópico. Los resultados presentados en este capítulo permitieron ratificar patrones previamente detectados con respecto a los atributos comunitarios del BTC y proporcionar un escenario florístico-estructural y de diversidad del área de estudio para explicar los patrones comunitarios de los capítulos subsecuentes. En el **Capítulo IV** se hace una comparación entre orientaciones contrastantes (norte y sur) y distintas posiciones topográficas (alta, media y baja) de la variación ambiental, así como del disturbio crónico (pastoreo y extracción de leña) generado por actividades de origen humano. Se evalúa cómo los factores topográficos considerados influyen en la composición, la estructura y la diversidad de las especies arbóreas. Los factores topográficos afectaron significativamente la variación ambiental, el disturbio y algunos atributos estructurales (densidad de individuos y de tallos) y de diversidad (S, Jackknife 1, Fisher α), contrariamente a las tendencias documentadas previamente para otras comunidades estacionalmente secas en las que se encontró una mayor diversidad en las partes bajas de las laderas y ningún efecto de la orientación. Al parecer el pastoreo del ganado tiene un impacto sobre la diversidad de especies en particular de las partes bajas orientadas al sur. En el **Capítulo V** se analizó cómo los componentes del relieve afectan la composición de atributos funcionales. Doce rasgos de las plantas relacionados con la tolerancia a la desecación y el enfriamiento foliar fueron incluidos en el análisis. Los resultados de este capítulo indican que la densidad de la madera y el tiempo de retención foliar son afectados significativamente por la orientación de la ladera. La posición topográfica afectó estos atributos, además del agua almacenada en el tallo de las especies, el grosor de la corteza, la pubescencia foliar, así como la longitud del pecíolo. Las especies con una estrategia conservadora en el uso de recursos o tolerantes a la desecación se localizaron preferencialmente hacia las partes bajas de las laderas, en tanto que las especies explotadoras o que escapan a la sequía fueron abundantes hacia las cimas. La orientación de la ladera no afectó la abundancia de las especies pertenecientes a estas dos estrategias. En el **Capítulo VI** se integra toda la información obtenida en el estudio, se evalúan las hipótesis y se presenta una discusión general de los principales

hallazgos y las conclusiones sobre la importancia de los factores topográficos como ejes de diferenciación ambiental que derivan en cambios en los atributos de la vegetación.

Abstract

The role of slope aspect (north and south) and topographic position (low, medium and high on a hillside) on tree community composition, structure and diversity (both functional and taxonomic) was analyzed at the lower section of the Balsas Depression in a tropical dry forest in Michoacán, México. Also, the degree of variation of factors critical for the development and survival of plants in this vegetation type (temperature, evapotranspiration, solar radiation, soil moisture content and disturbance by human activities) related to topographic factors was included in the analysis along with its correspondence with vegetation attributes. The information available on this subject for the tropics is still scarce and to this date it is very difficult to make broad generalizations on the effects of topographic factors on plant communities. Furthermore, no previous assessments of micro-environment and disturbance were available for this community and this issue had not been addressed from a functional approach.

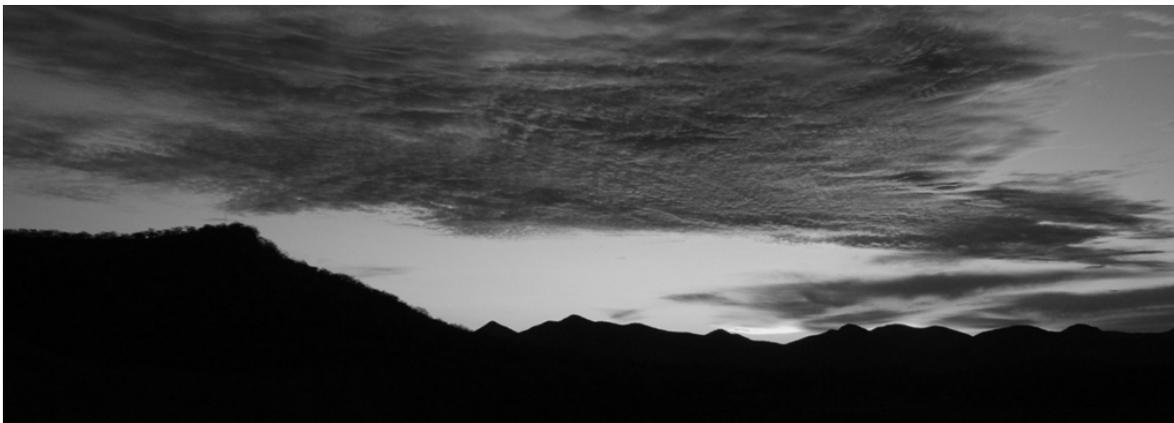
The main question of the study was: How does the environmental filters driven by slope aspect and topographic position affect on tree community properties (species diversity, vegetation structure and functional composition) of a tropical deciduous forest settled in bottom part of the Balsas Depression? Along the dissertation chapters the following questions were addressed: (i) How similar is the forest under (*e.i.*, composition, vegetation structure and species diversity) study with analogous communities located in Mexico and elsewhere in the Neotropics? (ii) To what extent does the environmental filters (evapotranspiration, temperature, soil moisture and solar radiation incidence) and the ecological disturbance are affected by the topographic variables? and (iii) How are taxonomic and functional diversity as well as vegetation structure affected by slope aspect and topographic position?

The thesis comprises six chapters, **Chapter I** presents the research conceptual and theoretical framework, the general working hypothesis and the rationale and research questions. **Chapter II** is a general overview of the study area located at the lower section of

Balsas Depression. **Chapter III** is a descriptive analysis of the composition, structure and diversity of tree community (regional species pool). The studied tropical dry forest possess comparable characteristics analogous to communities located in other parts of Mexico and the Neotropics, confirming patterns previously described and enabling to put the findings of subsequent chapters in a broader context. A comparison of the environmental variation, as well as of disturbance and community attributes was made among contrasting slope aspects (north and south) and different topographic positions (high, medium and low) in **Chapter IV**. Contrary to previous evidence from other seasonally tropical dry forest communities, topographic factors affected some structural attributes (density of individuals and stems) and diversity (S, Jackknife and Fisher's α), thus influencing also environmental variation and disturbance. One possible explanation for the effect of topography on vegetation is related to the differentially impact of livestock grazing on vegetation. In **Chapter V** I analyzed whether geographic components determine the functional composition of tree community. To this purpose, 12 plant functional traits related to desiccation tolerance and leaf cooling were assessed. The results of this chapter show that wood density and leaf retention time are significantly affected by slope aspect. Topographic position not only affects these attributes but it also has an effect on stem-water storage, bark thickness, leaf pubescence and petiole length. Species with a conservative strategy (desiccation tolerant) were preferentially localized at the lowest portions of the slopes, while species with acquisitive strategies (drought avoiders) were more abundant at the other extreme of the slope. No trends regarding the abundances of species with these two alternative strategies were observed in the middle portions of the slopes. **Chapter VI** integrates all the information gathered, evaluates the general hypotheses, discusses the main findings and presents the conclusions regarding the importance of topographic factors as axes of environmental differentiation influencing vegetation attributes.

Capítulo I

Introducción general



PRESENTACIÓN DEL ESTUDIO

Una pregunta central de la ecología es entender los factores que determinan la diversidad biológica, que incluye identificar los procesos y mecanismos que intervienen en su arreglo (espacial o temporal) y mantenimiento (e.g., Pianka 1966; Tilman & Pacala 1993; Whittaker, Willis & Field 2001). Históricamente, el estudio de la diversidad de plantas se ha abordado principalmente desde un enfoque taxonómico y a escalas espaciales locales o a lo largo de regiones geográficas extensas (e.g., Tilman & Pacala 1993; Pausas 1994; Wohlgemuth 1998; McGill *et al.* 2006). Utilizando esta perspectiva diversos autores han documentado un gran número de relaciones entre la riqueza de plantas y algunos elementos de la naturaleza que directa o indirectamente intervienen en el crecimiento, reproducción y supervivencia de las plantas (e.g., Plotkin *et al.* 2000; He & Legendre 2002; Wilson *et al.* 2012). Recientemente, varios autores han realizado numerosos esfuerzos para desarrollar estudios orientados a explorar cómo los factores causales de la riqueza específica influyen en la variación de otros componentes de la diversidad biológica (Götzenberger *et al.* 2012). Un enfoque más unificador de la ecología sería aquel que estuviera dirigido a entender cómo los procesos ecológicos influyen tanto en la variación de la diversidad taxonómica así como de la funcional (Pavoine & Bonsall 2011). No obstante, los estudios empíricos dirigidos a explorar la variación de estos componentes de la diversidad en la mesoescala son relativamente escasos, particularmente en las regiones tropicales.

La topografía ha sido postulada como uno de los principales elementos en un paisaje que afecta la distribución de las especies, sus estrategias funcionales, los atributos comunitarios, así como las propiedades en el ecosistema en zonas de clima Mediterráneo, templado o cálidos y húmedos (e.g., Armesto & Martínez 1978; Ackerly *et al.* 2002; Balvanera *et al.* 2002; Segura *et al.* 2002; Ackerly 2004; Cornwell & Ackerly 2009; Balvanera, Quijas & Pérez-Jimenez 2011; Hwang *et al.* 2011; Li *et al.* 2011; Zhang, Xiang & Li 2012). La topografía es un factor complejo que modifica atributos del microclima críticos para la supervivencia de las plantas, como por ejemplo, la temperatura superficial del suelo, la demanda de evapotranspiración del aire, el contenido de humedad en el suelo y la incidencia de la radiación solar (Galicia *et al.* 1999; Mészáros & Miklánek 2006; Bennie *et al.* 2008; Flores *et al.* 2009). Así mismo, determina el riesgo de mortalidad de las plantas

por desecación y el grado de exposición de la vegetación a las longitudes de onda fotosintéticamente activas (Bennie *et al.* 2008; Mazzola *et al.* 2008).

Sin embargo, hasta ahora no es posible generalizar los efectos que la topografía tiene sobre las comunidades de plantas. Esto se debe a que la variación de algunos elementos fundamentales para el crecimiento de las plantas depende no solamente de las características del terreno local (e.g., altitud, posición topográfica y orientación de la superficie) o del clima de una región, sino que también está determinada por la posición latitudinal de la zona de estudio (Holland & Steyn 1975) o incluso por la intensidad de las actividades de aprovechamiento en el interior del bosque (Rendón-Carmona *et al.* 2009; Lévesque, McLaren & McDonald 2011). La exploración de los cambios que se presentan en la vegetación vinculados a la orientación o la posición topográfica se han restringido principalmente a regiones templadas y en menor grado, a zonas con un clima cálido húmedo o Mediterráneo (Wales 1972; Armesto & Martínez 1978; Clark, Clark & Read 1998; Badano *et al.* 2005) y los escasos estudios realizados en comunidades con clima tropical seco han sido desarrollados en los bosques estacionalmente secos de México (Maass *et al.* 2002; Segura *et al.* 2002; Gallardo-Cruz, Pérez-García & Meave 2009; Méndez-Alonzo *et al.* 2013).

Es difícil de extrapolar la información generada en otras latitudes o de ambientes más húmedos, debido a que en los bosques estacionalmente secos las restricciones hídricas juegan un papel preponderante en la estructuración de este tipo de comunidades (Maass & Burgos 2011). A pesar del interés que existe por conocer las causas que determinan la diversidad biológica en los bosques secos (Gentry 1988; Martínez-Yrizar *et al.* 2000; Balvanera *et al.* 2002; Segura *et al.* 2002; Durán *et al.* 2006; Gallardo-Cruz, Pérez-García & Meave 2009), hasta el momento no se han evaluado los factores del paisaje que influyen en la diversidad funcional y su correspondencia con la diversidad de especies.

En este estudio se caracterizaron los atributos de composición, estructura y diversidad a nivel comunitario en un bosque tropical estacionalmente seco, con la finalidad de poner en un contexto más amplio el efecto que tienen algunos elementos del paisaje sobre la diversidad de especies y funcional de la comunidad arbórea localizada en

exposiciones contrastantes (norte y sur) y en diferentes posiciones topográficas (parte baja, media y alta de una ladera). Asimismo, se analizó cuáles factores del ambiente (temperatura, evapotranspiración, radiación solar, contenido de humedad en el suelo, déficit de presión de vapor) y del disturbio (extracción de madera y ganadería) podrían determinar los cambios en la vegetación asociados a la variación topográfica.

INFLUENCIA DE LA TOPOGRAFÍA SOBRE LA VARIACIÓN AMBIENTAL

La cantidad de energía solar recibida por la superficie de la Tierra presenta grandes variaciones temporales y espaciales. Espacialmente está influenciada por el ángulo de incidencia de los rayos solares, ya que este disminuye del Ecuador hacia los polos y con ello la cantidad de energía solar. Temporalmente se ve afectada por los movimientos de traslación y de rotación de la Tierra que dan lugar a las estaciones y a la sucesión del día y la noche, respectivamente. A medida que la Tierra gira alrededor del Sol, su inclinación (23°) hace que un hemisferio reciba más luz solar directa y presente días más largos.

Un factor importante a nivel local que modifica el microclima es la orientación de la ladera y la inclinación de la pendiente de una montaña, ya que ambos factores se relacionan directamente con la insolación, lo que produce cambios en el ambiente de las laderas contrastantes localizadas en una misma montaña (Goudie 2004; Huggett 2007). En latitudes medias y superiores del hemisferio norte (boreal), las laderas orientadas hacia el sur reciben mayor energía solar a lo largo del año, por lo que presentan una mayor temperatura, evapotranspiración y déficit de presión de vapor de agua en comparación con las ubicadas hacia el norte, que suelen ser más frías y húmedas. En el hemisferio sur (austral) ocurre este mismo fenómeno pero en este caso, las laderas que ven hacia el ecuador (norte) son más calientes y secas que las del sur. Estas observaciones han llevado a realizar amplias generalizaciones donde se afirma que el clima de aquellas laderas orientadas hacia los polos es más adecuado para el establecimiento y desarrollo de la vegetación (Huggett 2003). Sin embargo, dichas predicciones respecto al efecto de la orientación sobre las comunidades de plantas pueden no ser aplicables en regiones tropicales, ya que la magnitud de las diferencias entre las laderas de un mismo cerro depende de su posición latitudinal sobre la Tierra (Barry 1992).

En particular, en las comunidades del trópico seco del hemisferio norte, la mayor exposición a la radiación solar en las laderas orientadas hacia el sur coincide con los periodos desfavorables de baja precipitación (Gallardo-Cruz, Pérez-García & Meave 2009). Esto es particularmente importante al inicio de la estación seca ya que ocasiona que las plantas experimenten un alto riesgo de desecación por estrés hídrico, a pesar de que en este tipo de comunidades la mayoría de las especies tiran sus hojas, como una estrategia para evitar la pérdida de agua de sus tejidos ante una situación de baja disponibilidad de ésta (Pineda-García, Paz & Tinoco-Ojanguren 2011; Pineda-García, Paz & Meinzer 2012; Méndez-Alonzo *et al.* 2013). Una situación diferente sucede en las laderas con orientación norte. En este caso, el periodo de mayor disponibilidad de energía está sincronizado con la llegada de la estación húmeda, cuando las plantas presentan follaje (Gallardo-Cruz, Pérez-García & Meave 2009). Debido a esto, el balance hídrico es positivo, y por lo tanto, se esperaría que las plantas en estos ambientes, al tener una mayor cantidad de recursos, mostraran un crecimiento mayor en comparación con las que habitan en las laderas sureñas. La evidencia generada para el bosque tropical caducifolio hasta el momento no apoya estas predicciones. Sin embargo, la composición florística si es un rasgo de la vegetación que se ha documentado que cambia entre laderas con orientación contrastante (Gallardo-Cruz, Pérez-García & Meave 2009).

Otro componente topográfico importante que contribuye a la variación ambiental en el paisaje es la posición en la ladera, que puede entenderse como la posición relativa de un sitio en una montaña con respecto a su pie de monte y cima, ya que este factor afecta la cantidad de agua y los procesos de formación del suelo, así como la incidencia de radiación solar (Rahbek 1995). En particular, la escorrentía superficial ocasiona que haya una mayor acumulación de humedad en las posiciones bajas de una ladera (e.g., Clark, Palmer & Clark 1999), debido a que éstas reciben los flujos de agua de la cima (Maidment 1992; Segura *et al.* 2002). La capacidad que tiene el suelo de retener humedad es también menor en las partes altas de una ladera. Esto se debe a que existen procesos de remoción de masa que mueven las partículas del suelo y materia orgánica de las partes altas hacia las bajas por la fuerza de gravedad. A su vez, la mayor incidencia de radiación solar, especialmente en las partes de menor inclinación, origina que en ellas haya mayor evapotranspiración y déficit

de presión de vapor de agua, manteniendo el contenido de agua en el suelo ligeramente debajo de su capacidad de campo (Dubayah 1994; Galicia *et al.* 1999; Segura *et al.* 2002).

Un componente del relieve adicional y vinculado a la posición topográfica que introduce una mayor complejidad a la variación microclimática de una montaña es la altitud. Este factor topográfico está relacionado con el gradiente atmosférico o adiabático, el cuál es una reducción de la temperatura por unidad de distancia que en promedio es de 0.65°C por cada 100 m (Barry 1992). Este gradiente en la troposfera (la capa de la atmósfera que está en contacto con la superficie de la Tierra), ocasiona que hacia las partes altas de las montañas, como resultado de la disminución de la temperatura, el déficit de presión de vapor de agua y por consiguiente la evapotranspiración, sean menores respecto a las parte bajas o de menor altitud (Lüttge 2008).

FILTROS ECOLÓGICOS: DETERMINANTES DEL ENSAMBLE Y DIVERSIDAD DE ESPECIES

El estudio de la distribución de las especies a lo largo de gradientes ambientales, con el fin de entender si existen reglas generales que determinen la estructura de las comunidades, es uno de los objetivos centrales de la ecología vegetal (Weiher & Keddy 1999). Los ecólogos han debatido acerca de los procesos causales de la diversidad biológica, de los mecanismos que guían su mantenimiento y de si el ensamble de las especies está determinado por procesos aleatorios (Hubbell & Borda-de-Água 2004; Clark 2009; Pavoine & Bonsall 2011; Clark 2012; Halley & Iwasa 2012; Rosindell *et al.* 2012). Otros autores (Turnbull, Crawley & Rees 2000; Karst, Gilbert & Lechowicz 2005) destacan la importancia de evaluar si el ensamble de las especies también depende de la disponibilidad de zonas habitables para los organismos o la capacidad que éstos tengan para colonizar determinados sitios.

Un punto de vista más integrador acerca del ensamblaje comunitario indica que la estructura de una comunidad local depende de los filtros ecológicos (Díaz, Cabido & Casanoves 1999; Hobbs & Norton 2004). Estos filtros son factores históricos (*i.e.*, procesos evolutivos y biogeográficos), abióticos (*e.g.*, temperatura, humedad en el suelo, disponibilidad de luz o pH) y bióticos (*e.g.*, competencia y facilitación) que operan en un determinado sitio o habitat, seleccionando a las especies que finalmente integraran una comunidad local vía sus atributos funcionales; su variación puede ser tanto espacial como

temporal (Fattorini & Halle 2004) y la interacción de las especies con su entorno es lo que ha sido denominada como reglas de ensamblaje (Weiher & Keddy 1999; Temperton 2004). Por lo anterior, McGill *et al.* (2006) propusieron que la ecología de comunidades tendría que adoptar un enfoque funcional que permitiera la exploración de la variación de los atributos de las especies y su diversificación en una comunidad a lo largo de gradientes ambientales. Sin embargo, se ha postulado que los procesos estocásticos son un factor ecológico importante que estructuran las comunidades, ya que la entrada de especies en una comunidad ocurre de manera aleatoria mediante la dispersión y/o especiación (Hubbell 2008). Debido a estos procesos (filtrado ambiental y estocásticos), las especies despliegan una gran diversidad de caracteres dando lugar a un continuo de variación funcional entre las especies de una comunidad dada (Violle *et al.* 2007).

ATRIBUTOS FUNCIONALES Y DESEMPEÑO ECOLÓGICO

Los atributos funcionales se definen como las características morfológicas, fisiológicas y fenológicas que impactan indirectamente la eficacia individual (Figura 1), esto es, la capacidad que tiene un genotipo para persistir en un ambiente (valor adaptativo), la cual depende del balance entre ventajas y desventajas que éste presenta (Violle *et al.* 2007). Los atributos funcionales de las plantas están relacionados con procesos regenerativos, demográficos así como con los rasgos de historia de vida de las especies, ya que están estrechamente asociados a sus estrategias de captura y uso de recursos, además de su tolerancia fisiológica ambiental, lo que en última instancia afecta el papel que desempeñan las especies en los ecosistemas (Lavorel *et al.* 1997; Duckworth, Kent & Ramsay 2000; Lavorel & Garnier 2002; Ackerly 2004; McGill *et al.* 2006; Lavorel *et al.* 2007; Funk *et al.* 2008; Harrington *et al.* 2010). De acuerdo con esto, se ha propuesto que los atributos funcionales de las especies, usualmente medidos a nivel individual, pueden ser utilizados para comparar el desempeño ecológico de las especies, entendido como el óptimo y/o la amplitud de la distribución de los caracteres de desempeño a lo largo de un gradiente ambiental, lo que en última instancia determina el nicho (e.i., *sensu lato*; el conjunto de condiciones ambientales e interacciones bióticas en las cuales una planta puede vivir) de las especies (Figura 2, Violle *et al.* 2007; Sterck *et al.* 2011). Cabe destacar que el desempeño ecológico de los organismos, estimado a partir de la biomasa que acumulan, su

supervivencia y/o su reproducción, es mejor cuando éstos presentan características que les permiten desarrollarse de manera óptima en ciertas condiciones particulares (Funk *et al.* 2008; Harrington *et al.* 2010).

GRADIENTES AMBIENTALES Y FILTROS ECOLÓGICOS: INFLUENCIA SOBRE LOS GRUPOS FUNCIONALES

Los gradientes ambientales son cambios graduales a través del espacio de los filtros abióticos, que juegan un papel relevante en la organización florística, ya que tienden a homogenizar funcionalmente la variación de los atributos en una comunidad (*convergencia*; Pavoine & Bonsall 2011). Se postula que si en algún punto del gradiente o a lo largo de éste disminuye la disponibilidad de recursos (e.g., agua o luz), se esperaría que las interacciones bióticas (e.g., competencia, mutualismo y facilitación) se intensificaran y por lo tanto, la variación funcional en una comunidad derivaría en una mayor diferenciación del nicho entre las especies que coexisten (*divergencia*, Macarthur & Levins 1967).

Los filtros ecológicos son entonces una fuerza primordial selectiva no sólo por actuar sobre la variación de atributos en la vegetación sino también porque determinan la abundancia de los grupos funcionales de especies y estrategias en la comunidad (Lavorel *et al.* 2007). Estos conjuntos de especies desempeñan funciones equivalentes en el ecosistema, ya que utilizan de manera semejante los recursos, presentan rasgos similares, responden de manera similar a las condiciones ambientales y no necesariamente están relacionados filogenéticamente (Rusch, Pausas & Lepš 2003; Harrington *et al.* 2010). Como consecuencia del filtrado ambiental y de las condiciones ecológicas prevalecientes en un determinado sitio, las comunidades bióticas naturales están conformadas por organismos que presentan una amplia gama de caracteres funcionales.

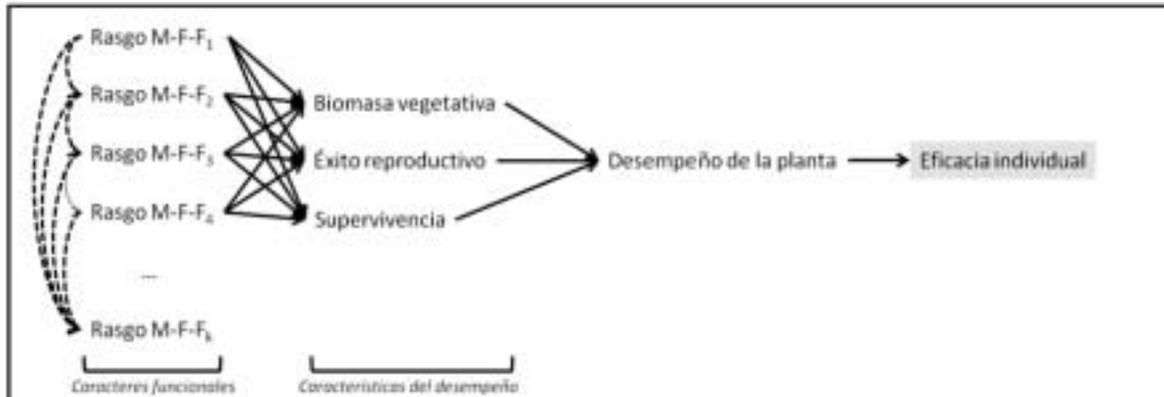


Figura 1. Marco conceptual de Arnold (1983) desde una perspectiva de la ecología de plantas en donde se hace el enlace entre los *caracteres funcionales* y las *características del desempeño*. Los caracteres morfológicos, fisiológicos y fenológicos (M-F-F) desde M-F-F₁ hasta M-F-F_k modulan la biomasa, el éxito reproductivo y la supervivencia de cada especie y son estas *características del desempeño* las que determinan el desempeño ecológico de la planta lo que en última instancia define su eficacia individual.

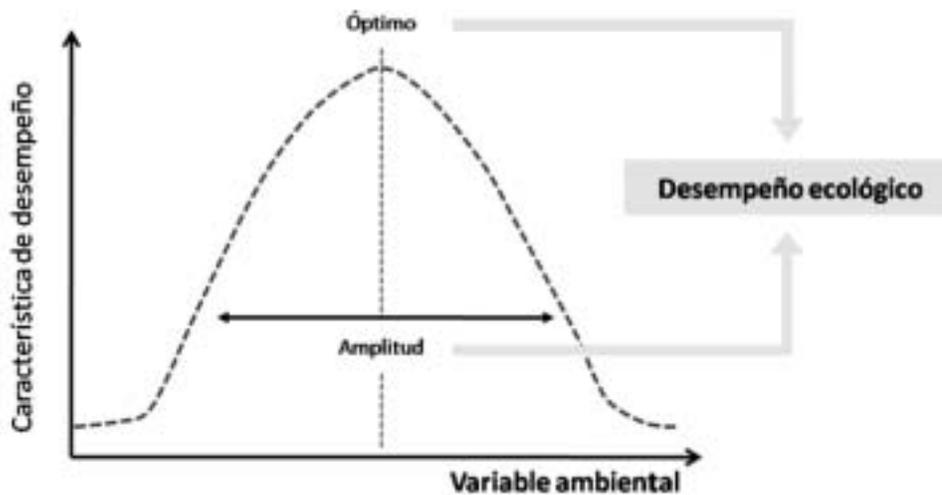


Figura 2. Representación gráfica del concepto del desempeño ecológico de una especie. El desempeño ecológico se define, como el óptimo y/o la amplitud de la distribución de las *características del desempeño* a lo largo de un gradiente ambiental (Violle *et al.* 2007). El área bajo la curva es la tolerancia ambiental (e.g., a la sombra, a la sequía o a los metales pesados o a la herbivoría) o preferencias de hábitat o ecológicas de las especies.

ESTRATEGIAS FUNCIONALES

Las estrategias funcionales son adaptaciones que cumplen una función importante en el logro del éxito evolutivo y pueden ser establecidas con base en las características de las plantas (Grime 2002; Violle *et al.* 2007). Las especies adaptadas a hábitats con una disponibilidad de recursos baja adoptarán una estrategia de “*tolerancia al estrés*”, la cual es frecuentemente asociada con caracteres que les confieren a las plantas baja capacidad de adquisición de recursos, pero una alta facultad de conservarlos (e.g., tasa de asimilación fotosintética baja, masa foliar específica alta y hojas de vida larga). En contraste, las plantas en sitios donde los recursos no son limitantes tienen altas tasas de crecimiento y características que les confieren mayor aptitud para maximizar la adquisición de carbono, agua o nutrimentos disponibles, rasgos metabólicamente costosos que provocan que los organismos sean más vulnerables al ataque por herbívoros. Las especies con estos atributos se relacionan con lo que se ha denominado estrategias “*explotadoras y de habilidad competitiva*” (Grime 1977; Chapin III, Autumn & Pugnaire 1993; Aerts 1999; Reich *et al.* 2003; Angert *et al.* 2009; Endara & Coley 2011).

Las plantas que tienen esta última estrategia presentan atributos que les permiten a las plantas tener tasas fotosintéticas altas, por lo que exhiben hojas de vida corta, unidades fotosintéticas foliares de gran tamaño y mecanismos eficientes para la captura de luz (e.g., peciolo largo), mientras que lo contrario sucede con las especies que presentan estrategias de “*tolerancia al estrés*” (Ackerly 2004; Wright *et al.* 2005). Se trata de estrategias contrastantes en donde, por un lado, se obtienen recursos de manera rápida, mientras que por el otro se favorece la protección de los tejidos a costa de su lenta construcción. Estas estrategias varían de manera continua entre las especies, dentro y entre las comunidades, y representan soluciones contrapuestas, pero indispensables para enfrentar la variación en los niveles de recursos disponibles que se presentan en la naturaleza (Aerts 1999; Reich *et al.* 2003; Wright *et al.* 2007). De este modo, las comunidades pueden estar compuestas de ensambles de especies muy distintos en el uso de recursos, asociados a la gran heterogeneidad ambiental presente en los paisajes naturales y/o que han estado sujetos a disturbios de origen humano (Ackerly *et al.* 2002; Ackerly 2004; Cornwell & Ackerly 2009).

Las especies del bosque tropical caducifolio (BTC) enfrentan la marcada estacionalidad de la lluvia, los altos niveles de radiación solar y la gran demanda de evapotranspiración, vía adaptaciones morfológicas o fisiológicas que determinan en gran medida las estrategias en el uso de recursos de las especies (Borchert 1994; Lüttge 2008; Lebrija-Trejos *et al.* 2010; Alvarez-Añorve *et al.* 2012; Méndez-Alonzo *et al.* 2012; Méndez-Alonzo *et al.* 2013). En general, en este tipo de ecosistemas estas se disponen en un continuo entre dos extremos de estrategias de explotación de recursos (Cuadro 1. Chen, Zhang & Cao 2009; Sterck *et al.* 2011; Fu *et al.* 2012; Méndez-Alonzo *et al.* 2012).

La primera es una estrategia adquisitiva de recursos y es característica de las especies que "*evitan la desecación*". Este grupo funcional generalmente tiene hojas prontamente deciduas y de vida corta, además presentan madera suave con una conductividad hidráulica alta lo que las hace vulnerables a la cavitación de la columna del agua. Por lo general, son especies que tienen altas tasas fotosintéticas por unidad de masa (Pineda-García, Paz & Tinoco-Ojanguren 2011), que les permite adquirir con gran velocidad recursos durante la estación de crecimiento (Murphy & Lugo 1986; Givnish 2002). Los taxa más representativos de este grupo pertenecen al género *Bursera*. El segundo grupo, especies "*tolerantes a la desecación*" presenta hojas tardíamente deciduas de larga vida, tasas fotosintéticas bajas y maderas duras con una conductividad hidráulica baja y alta resistencia a la cavitación del xilema (Méndez-Alonzo *et al.* 2012). Este conjunto de atributos funcionales está más estrechamente relacionado con una estrategia conservadora. Potencialmente, estas especies pueden realizar fotosíntesis por un periodo de tiempo más largo cada año que las especies prontamente deciduas (Givnish 2002). Varias especies de Leguminosas pertenecen a este grupo (e.g., *Acacia* spp. o *Haematoxylum brasiletto*). Al parecer, estas estrategias varían de manera continua entre las especies, dentro y entre las comunidades, y representan soluciones distintas para enfrentar el problema de resistir la sequía y de aprovechar el agua cuando está disponible (e.g., Borchert 1994; Pineda-García, Paz & Tinoco-Ojanguren 2011; Pineda-García, Paz & Meinzer 2012; Méndez-Alonzo *et al.* 2013).

Cuadro 1. Variación de los atributos funcionales respecto a las estrategias en el uso de recursos descritas para las especies del bosque tropical caducifolio.

	Adquisitivas <i>Escape a la desecación</i>	Conservadoras <i>Tolerancia a la desecación</i>
Foliales		
Área foliar	Mayor	Menor
Contenido de materia foliar seca	Menor	Mayor
Grado de división foliar	Menor	Mayor
Longitud del peciolo	Mayor	Menor
Masa foliar específica	Menor	Mayor
Pulvínulo foliar	Menor	Mayor
Tiempo de retención foliar	Menor	Mayor
Ramas		
Contenido de agua en la corteza	Mayor	Menor
Contenido de agua en el xilema	Mayor	Menor
Densidad de la madera	Menor	Mayor
Grosor de la corteza	Mayor	Menor

La clasificación funcional permite la simplificación de la complejidad florística (Prentice *et al.* 1992; Foley *et al.* 1996; Woodward & Cramer 1996) y hacer predicciones con respecto a procesos en el ecosistema y las propiedades de la comunidad (Duckworth, Kent & Ramsay 2000). En los bosque tropicales húmedos la caracterización funcional ha sido vital para entender procesos demográficos (Poorter *et al.* 2008), la sucesión ecológica y los efectos de los disturbios sobre las comunidades (ter Steege & Hammond 2001). Sin embargo, la información generada en las regiones del trópico húmedo no puede ser simplemente extrapolada a las comunidades estacionalmente secas debido a que algunos rasgos funcionales clave para la supervivencia de las especies del trópico húmedo, pueden ser irrelevantes para las especies del bosque seco, dadas las condiciones tan contrastantes de estos dos ecosistemas (Wright *et al.* 2005; Ackerly & Cornwell 2007).

Por ejemplo, en los bosque húmedos se forman gradientes lumínicos tanto horizontales como verticales y como respuesta a esta variación, las especies muestran caracteres que les permiten capturar eficientemente este recurso (Poorter & Bongers 2006; Markesteijn, Poorter & Bongers 2007; Poorter 2008). En contraste, en las comunidades tropicales estacionales, las adaptaciones a los gradientes lumínicos juegan un papel menos importante, debido a que el principal factor que impone fuertes restricciones en el crecimiento de las plantas es el agua (Bullock, Mooney & Medina 1995; Holbrook,

Whitbeck & Mooney 1995; Maass & Burgos 2011). Este recurso ha sido reconocido como un componente que tiene un gran impacto sobre la estructuración de este tipo de vegetación, por su influencia en las estrategias de adquisición de recursos (Ewel 1977; Lebrija-Trejos *et al.* 2008) y sobre la conformación de grupos funcionales (Pineda-García, Paz & Tinoco-Ojanguren 2011).

DIVERSIDAD FUNCIONAL

La biodiversidad es un tema central de la ecología de comunidades y es hasta hace poco que los ecólogos han comenzado a analizar el papel que desempeñan los atributos funcionales en el ensamblaje de especies y como éstos afectan procesos en el ecosistema (Díaz & Cabido 2001; Díaz *et al.* 2007c; Violle *et al.* 2007; Griffin *et al.* 2009).

Anteriormente, el principal enfoque de la ecología de comunidades consistía en evaluar cuántas especies estaban presentes en un sitio y por qué, o en analizar las preferencias ambientales en las que viven los organismos (McGill *et al.* 2006). Uno de los retos más grandes de la ecología de comunidades es entender los patrones, procesos y mecanismos que determinan la variación de atributos funcionales en las comunidades. Además, la exploración de si las relaciones funcionales descritas a nivel individual de la plantas se mantienen o son de una mayor intensidad a nivel comunitario es un paso necesario para avanzar en la comprensión y la predicción del ensamble de especies en las comunidades (McGill *et al.* 2006; Violle *et al.* 2007).

Una manera de abordar todas estas cuestiones es a través del análisis de la variación de atributos funcionales en las comunidades a lo largo de gradientes ecológicos. Esta variación de rasgos en las comunidades es sinónimo de diversidad funcional, la cual se define como el valor, el intervalo, o la abundancia relativa de los atributos en una comunidad (Díaz *et al.* 2007a) y es este componente de la biodiversidad el cuál influye en cómo los ecosistemas operan o funcionan (Tilman *et al.* 2001). La diferencia entre la diversidad taxonómica y la diversidad funcional es que esta última enfatiza las diferencias fenotípicas entre los taxones, mientras que se minimizan las relaciones filogenéticas. A pesar de esto, la diversidad funcional está vinculada con la diversidad filogenética debido a que los rasgos funcionales están a menudo filogenéticamente conservados; además, el

análisis de ambos componentes de la diversidad utiliza métodos numéricos muy similares (Weiher 2011). La exploración de la variación de estos dos distintos componentes de la diversidad biológica, permite entender procesos de estructuración de las comunidades (Cavender-Bares *et al.* 2004). Numerosos investigadores reconocen que la diversidad funcional es más importante para el funcionamiento del ecosistema a escalas espaciales locales que la diversidad taxonómica (Grime 1998; Tilman *et al.* 2001; Micheli & Halpern 2005) debido a que es un componente de las comunidades que puede ser un buen indicador de la dinámica de recursos, estabilidad y productividad en un ecosistema (Tilman 2000; Díaz & Cabido 2001; Cardinale *et al.* 2006; Díaz *et al.* 2007b).

PLANTEAMIENTO DEL PROBLEMA DE ESTUDIO Y PREGUNTAS DE INVESTIGACIÓN

Con el propósito de entender la distribución espacial de los atributos funcionales de las especies en las comunidades de plantas se han postulado una serie de procesos que permiten la presencia de algunas especies en un determinado sitio, pero a la vez impide que otras se establezcan y ambos conjuntos coexistan (Figura 3). Estos mecanismos constituyen filtros ecológicos y son resultado de numerosas interacciones entre cada uno de los rasgos de las especies, condiciones abióticas e interacciones inter-específicas entre las plantas, y procesos biogeográficos, los cuales pueden ser agrupados en filtros históricos, bióticos y abióticos. Los factores históricos determinan la composición y número de especies de una región o país, mientras que las condiciones ambientales prevalecientes en un determinado lugar (e.g., temperatura, humedad del suelo; nicho fundamental) y las interacciones interespecíficas (e.g., competencia, facilitación; nicho realizado), determinan las especies que pueden establecerse en un determinado lugar y las características funcionales que serán óptimas para lograrlo. De este modo, los filtros ambientales limitan la presencia de estrategias ecológicas, esto es, el valor promedio de las características funcionales de las plantas en una comunidad (Weiher & Keddy 1995; Díaz, Cabido & Casanoves 1998; Weiher & Keddy 1999; Funk *et al.* 2008; Cornwell & Ackerly 2009). Por lo tanto, no es sorprendente que diversos estudios hayan mostrado una estrecha relación entre el recambio de especies (e.i., composición florística) y la variación ambiental (Balvanera *et al.* 2002; Gallardo-Cruz, Pérez-García & Meave 2009).

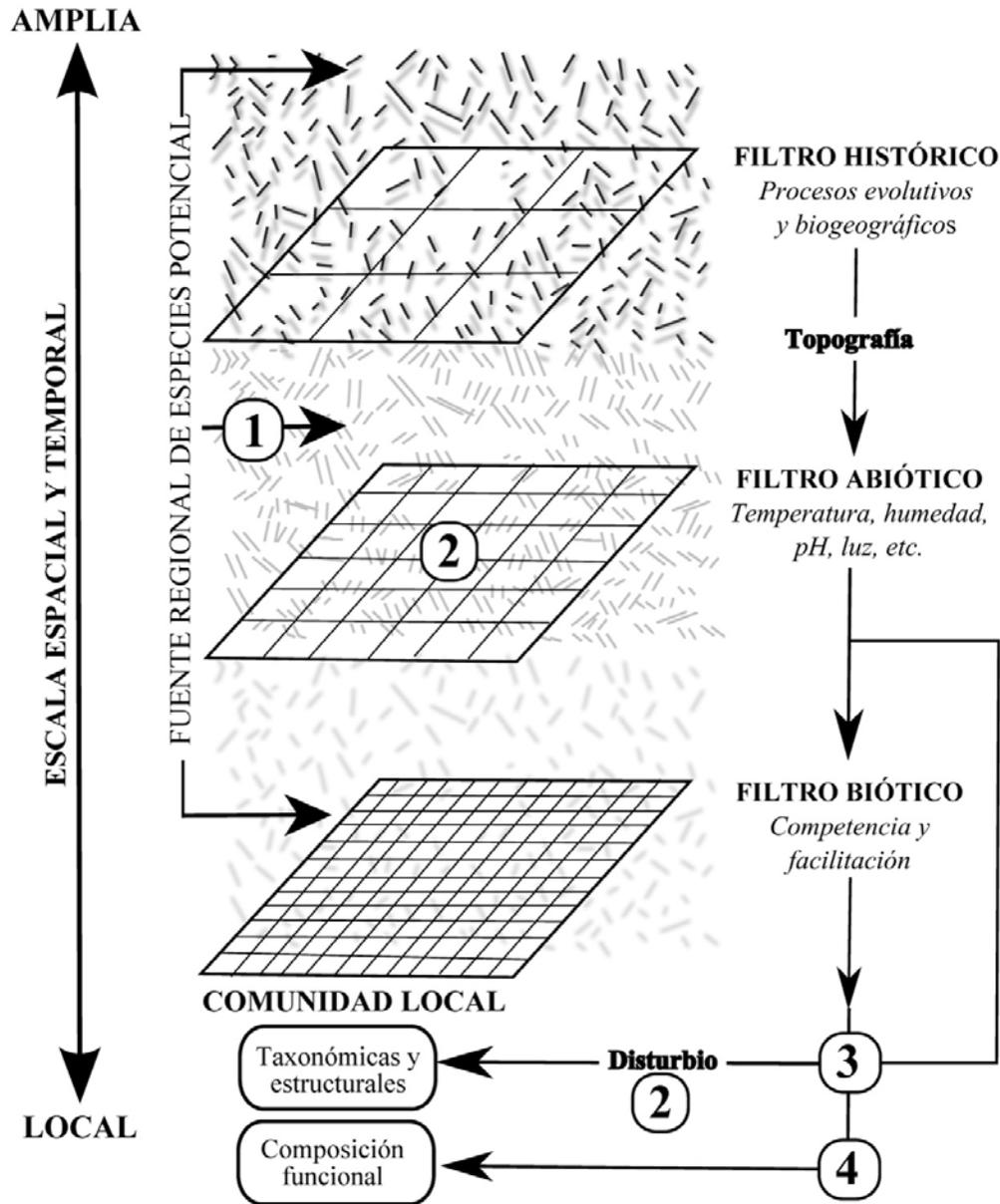


Figura 3. Marco teórico conceptual donde se hace el vínculo entre los filtros ecológicos, la escala espacial a la cual éstos operan y las propiedades de la comunidad que se esperaría afectarían. Los números indican los cuatro objetivos particular planteados en esta tesis: (1) caracterización de los atributos de la fuente regional de especies, que puede definirse antes o después del filtro histórico o abiótico, (2) evaluación de las diferencias en las variables ambientales y del disturbio en laderas con distinta orientación (norte y sur) y posición topográfica (baja, media y alta), (3) exploración del efecto de la orientación y posición topográfica sobre los atributos de la comunidad arbórea y (4) determinación del efecto de los factores topográficos mencionados previamente sobre la composición funcional (figura modificada de Lambers *et al.* (2008)).

Un sitio en México que permite evaluar la importancia de los filtros ecológicos y su variación en función de la orientación y posición topográfica en la estructura de la comunidad, es la Provincia de la Depresión del Balsas (**Capítulo II**). En esta región se observa que el bosque tropical caducifolio se distribuye a lo largo de gradientes ambientales complejos y difíciles de delimitar (Rzedowski 1978; Morrone 2005), que pueden ser analizados considerando factores topográficos como la orientación y la posición topográfica. Además, se trata de una región con una composición florística distintiva (la Provincia de la Depresión del Balsas *sensu* Rzedowski, 1978), en donde se desconoce el vínculo entre los filtros ambientales y los atributos de la comunidad. Este enfoque de estudio permitiría generalizaciones más amplias respecto a la influencia que la heterogeneidad ambiental impuesta por el relieve tiene sobre los atributos de la comunidad. La variación ambiental producida por el relieve es un factor que se ha documentado que influye sobre la composición florística del bosque tropical caducifolio en otras Provincias Florísticas de México (Durán *et al.* 2006; Gallardo-Cruz, Pérez-García & Meave 2009). Por lo tanto, sería esperable que la diferenciación florística en la Provincia de la Depresión del Balsas estuviera vinculada a los cambios ambientales generados por la orientación y posición topográfica, y reflejarse en la composición funcional de las comunidades.

Con base en estas consideraciones teóricas, el presente trabajo de investigación busca responder la siguiente pregunta central: ¿Cómo afectan los filtros ambientales generados por la orientación de la ladera y la posición topográfica la diversidad de especies, la estructura de la vegetación y los atributos funcionales en la comunidad arbórea de un bosque tropical caducifolio asentado en la parte baja de la Depresión del Balsas? Esta pregunta es de gran relevancia en la ecología de comunidades para evaluar el papel que juegan los filtros ecológicos vinculados a la topografía en la estructura comunitaria en regiones del trópico seco, así como para identificar algunos de los procesos y mecanismos involucrados en la diversidad biológica en este tipo de ecosistema. Para responder esta pregunta se plantearon los siguientes objetivos:

- 1) Caracterizar la composición florística, la estructura y la diversidad de este bosque (fuente regional de especies) y comparar sus atributos con el de otras regiones previamente

estudiadas en México y en el continente americano (**Flecha 1 de la Figura 3. Capítulo III**).

2) Evaluar las diferencias en las variables ambientales (e.i., evapotranspiración, la humedad en el suelo, la radiación solar y la temperatura) en laderas con distinta orientación (norte y sur) y posición topográfica (baja, media y alta), así como documentar el disturbio generado por actividades humanas (**Número 2 de la Figura 3. Capítulo IV y Capítulo V**).

3) Analizar el efecto de la orientación y la posición topográfica sobre los atributos (composición, estructura y diversidad) de la comunidad arbórea (**Flecha 3 de la Figura 3. Capítulo IV**).

4) Determinar el efecto de los factores topográficos mencionados previamente sobre la composición funcional en la comunidad arbórea (**Flecha 3 de la Figura 3. Capítulo IV**).

HIPÓTESIS

La hipótesis central del presente estudio establece que la variación en las condiciones ambientales impuestas por la topografía, especialmente las relacionadas con el estatus hídrico del suelo, así como con la radiación solar y la temperatura, estará relacionada con el recambio de especies en el paisaje (Figura 4). Es decir, se espera que los cambios en la composición florística y funcional no sean un proceso exclusivamente aleatorio (Pavoine & Bonsall 2011), de manera que la presencia de grupos de especies con atributos funcionales y requerimientos ambientales similares esté determinada de manera importante por estos factores abióticos.

De este modo, se espera que mientras más seco sea el ambiente, esto es, la parte media y alta de las laderas con exposición hacia el sur, será mayor la abundancia relativa de especies *tolerantes a la desecación*. En contraste, en laderas orientadas hacia el norte y/o en las partes bajas de éstas, en donde se presenta más agua disponible para las plantas, la proporción de especies que *evitan o escapan a la desecación* y los rasgos funcionales que las caracterizan será lo predominante.

ESTRUCTURA DE LA TESIS

La tesis está dividida en **VI** capítulos:

CAPÍTULO I. *Introducción general.* Se presenta el marco teórico conceptual en el cuál se sustenta la investigación, asimismo se establece la hipótesis general de trabajo del estudio, la justificación, la pregunta central del proyecto y los objetivos particulares.

CAPÍTULO II. *Contexto regional.* Se realiza una breve descripción de la ubicación geográfica en México del área de estudio, de los sistemas geomorfológicos más importantes que se presentan en la región y de los climas dominantes. Asimismo, se hace mención de las principales características de la vegetación en donde se desarrolla la investigación. La información presentada en este apartado permite entender el contexto en el que se desarrolla el presente proyecto de investigación.

CAPÍTULO III. *Composición, estructura y diversidad de la comunidad arbórea del bosque tropical caducifolio en Tziritzicuaró, Depresión del Balsas, Michoacán, México.* Capítulo publicado en la Revista Mexicana de Biodiversidad (2014). Se muestran las características de la comunidad arbórea (composición, estructura y diversidad) del bosque tropical caducifolio en Tziritzicuaró, municipio de La Huacana, y localizado hacia la parte baja de la Depresión del Balsas, Michoacán. La información florístico-estructural y de diversidad generada (**Flecha 1 de la figura 3**) presentada en este capítulo sirvió de base para explicar los patrones de la diversidad biológica encontrados en los siguientes capítulos (**Capítulos IV y V**).

CAPÍTULO IV. *Effect of slope aspect and topographic position in environmental variables, disturbance and tree community attributes in a seasonal tropical dry forest.* En este capítulo se evaluó cómo la variación ambiental y el disturbio generado por actividades de origen humano cambian entre orientaciones de ladera contrastantes (norte y sur) y distintas posiciones topográficas (alta, media y baja). Así mismo, se determinó si existe una correspondencia entre los factores topográficos considerados con la composición, estructura y diversidad de las especies arbóreas. De este capítulo surge la necesidad de entender el

vínculo entre la respuesta funcional en la comunidad arbórea y los filtros ambientales generados por la orientación de la ladera y la posición topográfica.

CAPÍTULO V. *Efecto de la orientación de la ladera y la posición topográfica sobre la composición funcional arbórea del bosque tropical caducifolio.* Se analizó cómo estos elementos del paisaje (orientación y posición topográfica) determinan la variación de atributos y estrategias funcionales en la comunidad arbórea. Para responder esta pregunta, fueron incluidos en el análisis 12 atributos de las plantas relacionados con la tolerancia a la desecación y enfriamiento foliar (área foliar, contenido de materia foliar seca, grado de división foliar, longitud del peciolo, masa foliar específica, pubescencia foliar, pulvínulo foliar, tiempo de retención foliar, contenido de agua en la corteza, contenido de agua en el xilema, densidad de la madera, grosor de la corteza).

CAPÍTULO VI. *Discusión general.* En este capítulo se integra la información obtenida en el estudio, se evalúa la hipótesis de trabajo, se discuten los principales hallazgos, sus implicaciones y las limitaciones del mismo. Se presentan las conclusiones generales sobre la importancia de los factores topográficos considerados en la investigación.

Figuras. Al final de cada capítulo de la tesis se presenta una nube de palabras o "word cloud" como son denominadas en inglés. Se trata de una representación visual del texto escrito en cada sección; las palabras utilizadas con mayor frecuencia aparecen de mayor tamaño y suelen representar un aspecto fundamental tratado en el escrito. Las nubes son frecuentemente utilizadas por los educadores para transmitir ideas y discutir conceptos nuevos con niños cuyo principal estilo de aprendizaje es el visual, esto es, una manera de aprender observando el entorno. Las nubes se realizaron en el ambiente de acceso libre R-V 3.1.2 (R Core Team 2013) y utilizando las bibliotecas " R XKCD " (Sonego 2012), " tm " (Feinerer & Horni 2014), " RColorBrewer " (Neuwirth 2011) y " ctv " (Zeileis 2005).

LITERATURA CITADA

- Ackerly, D. (2004) Functional strategies of chaparral shrubs in relation to seasonal water deficit and disturbance. *Ecological Monographs*, **74**, 25-44.
- Ackerly, D. & Cornwell, W.K. (2007) A trait-based approach to community assembly: Partitioning of species trait values into within- and among-community components. *Ecology Letters*, **10**, 135-145.
- Ackerly, D., Knight, C.K., Weiss, S.W., Barton, K.B. & Starmer, K.S. (2002) Leaf size, specific leaf area and microhabitat distribution of chaparral woody plants: Contrasting patterns in species level and community level analyses. *Oecologia*, **130**, 449-457.
- Aerts, R. (1999) Interspecific competition in natural plant communities: Mechanisms, trade-offs and plant-soil feedbacks. *Journal of experimental botany*, **50**, 29-37.
- Alvarez-Añorve, M.Y., Quesada, M., Sánchez-Azofeifa, G.A., Avila-Cabadilla, L.D. & Gamon, J.A. (2012) Functional regeneration and spectral reflectance of trees during succession in a highly diverse tropical dry forest ecosystem. *American journal of botany*, **99**, 816-826.
- Angert, A.L., Huxman, T.E., Chesson, P. & Venable, D.L. (2009) Functional trade offs determine species coexistence via the storage effect. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, **106**, 11641-11645.
- Armesto, J. & Martínez, J. (1978) Relations between vegetation structure and slope aspect in the mediterranean region of Chile. *The Journal of Ecology*, **66**, 881-889.
- Badano, E.I., Cavieres, L.A., Molina-Montenegro, M.A. & Quiroz, C.L. (2005) Slope aspect influences plant association patterns in the Mediterranean matorral of central Chile. *Journal of Arid Environments*, **62**, 93-108.
- Balvanera, P., Lott, E., Segura, G., Siebe, C. & Islas, A. (2002) Patterns of β -diversity in a Mexican tropical dry forest. *Journal of Vegetation Science*, **13**, 145-158.
- Balvanera, P., Quijas, S. & Pérez-Jimenez, A. (2011) Distribution patterns of tropical dry forest trees along a mesoscale water availability gradient. *Biotropica*, **43**, 414-422.
- Barry, R.G. (1992) *Mountain weather and climate*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Bennie, J., Huntley, B., Wiltshire, A., Hill, M.O. & Baxter, R. (2008) Slope, aspect and climate: Spatially explicit and implicit models of topographic microclimate in chalk grassland. *Ecological Modelling*, **216**, 47-59.

- Borchert, R. (1994) Soil and stem water storage determine phenology and distribution of tropical dry forest trees. *Ecology*, **75**, 1437-1449.
- Bullock, S.H., Mooney, H.A. & Medina, E. (1995) *Seasonally dry tropical forests*. Cambridge University Press, New York.
- Cardinale, B.J., Srivastava, D.S., Emmett Duffy, J., Wright, J.P., Downing, A.L., Sankaran, M. & Jouseau, C. (2006) Effects of biodiversity on the functioning of trophic groups and ecosystems. *Nature*, **443**, 989-992.
- Cavender-Bares, J., Ackerly, D., Baum, D. & Bazzaz, F. (2004) Phylogenetic overdispersion in Floridian oak communities. *The American Naturalist*, **163**, 823-843.
- Clark, D.B., Clark, D.A. & Read, J.M. (1998) Edaphic variation and the mesoscale distribution of tree species in a neotropical rain forest. *Journal of Ecology*, **86**, 101-112.
- Clark, D.B., Palmer, M.W. & Clark, D.A. (1999) Edaphic factors and the landscape-scale distributions of tropical rain forest trees. *Ecology*, **80**, 2662-2675.
- Clark, J.S. (2009) Beyond neutral science. *Trends in Ecology & Evolution*, **24**, 8-15.
- Clark, J.S. (2012) The coherence problem with the Unified Neutral Theory of Biodiversity. *Trends in Ecology and Evolution*, **27**, 198-202.
- Cornwell, W.K. & Ackerly, D.D. (2009) Community assembly and shifts in plant trait distributions across an environmental gradient in coastal California. *Ecological Monographs*, **79**, 109-126.
- Chapin III, S., Autumn, K. & Pugnaire, F. (1993) Evolution of suites of traits in response to environmental stress. *The American Naturalist*, **142**, S78-S92.
- Chen, J.-W., Zhang, Q. & Cao, K.-F. (2009) Inter-species variation of photosynthetic and xylem hydraulic traits in the deciduous and evergreen Euphorbiaceae tree species from a seasonally tropical forest in south-western China. *Ecological Research*, **24**, 65-73.
- Díaz, S. & Cabido, M. (2001) Vive la différence: Plant functional diversity matters to ecosystem processes. *Trends in Ecology & Evolution*, **16**, 646-655.
- Díaz, S., Cabido, M. & Casanoves, F. (1998) Plant functional traits and environmental filters at a regional scale. *Journal of Vegetation Science*, **9**, 113-122.
- Díaz, S., Cabido, M. & Casanoves, F. (1999) Functional implications of trait-environment linkages in plant communities. *Ecological assembly rules: Perspectives, advances,*

- retreats* (eds E. Weiher & P. Keddy), pp. 338–362. Cambridge University Press, Cambridge
- Díaz, S., Lavorel, S., Chapin III, F.S., Tecco, P.A., Gurvich, D.E. & Grigulis, K. (2007a) Functional diversity—at the crossroads between ecosystem functioning and environmental filters. *Terrestrial ecosystems in a changing world* (eds J.G. Canadell, D. Pataki & P. L.), pp. 81-91. Springer-Verlag, Berlin Heidelberg.
- Díaz, S., Lavorel, S., Chapin III, F.S., Tecco, P.A., Gurvich, D.E. & Grigulis, K. (2007b) Functional diversity – at the crossroads between ecosystem functioning and environmental filters. *Terrestrial ecosystems in a changing world* (eds J. Canadell, D. Pataki & L. Pitelka), pp. 81-91. The IGBP Series, Springer-Verlag, Berlin Heidelberg.
- Díaz, S., Lavorel, S., De Bello, F., Quétier, F., Grigulis, K. & Robson, T.M. (2007c) Incorporating plant functional diversity effects in ecosystem service assessments. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, **104**, 20684.
- Dubayah, R.C. (1994) Modeling a solar radiation topoclimatology for the Rio Grande River Basin. *Journal of Vegetation Science*, **5**, 627-640.
- Duckworth, J.C., Kent, M. & Ramsay, P.M. (2000) Plant functional types: An alternative to taxonomic plant community description in biogeography? *Progress in Physical Geography*, **24**, 515-542.
- Durán, E., Meave, J.A., Lott, E.J. & Segura, G. (2006) Structure and tree diversity patterns at the landscape level in a Mexican tropical deciduous forest. *Boletín de la Sociedad Botánica de México*, **79**, 43-60.
- Endara, M.J. & Coley, P.D. (2011) The resource availability hypothesis revisited: A meta-analysis. *Functional Ecology*, **5**, 389-398.
- Ewel, J. (1977) Differences between wet and dry successional tropical ecosystems. *Geo-Eco-Trop*, **1**, 103-117.
- Fattorini, M. & Halle, S. (2004) The dynamic environmental filter model: How do filtering effects change in assembling communities after disturbance. *Assembly rules and restoration ecology: Bridging the gap between theory and practice* (ed. V.M. Temperton), pp. 96-114. Island Pr.
- Feinerer, I. & Horni, K. (2014) tm: Text Mining Package. R package version 0.5-10. <http://CRAN.R-project.org/package=tm>.
- Flores, A.N., Ivanov, V.Y., Entekhabi, D. & Bras, R.L. (2009) Impact of hillslope-scale organization of topography, soil moisture, soil temperature, and vegetation on

- modeling surface microwave radiation emission. *IEEE Transactions on Geoscience and Remote Sensing*, **47**, 2557-2571.
- Foley, J.A., Prentice, I.C., Ramankutty, N., Levis, S., Pollard, D., Sitch, S. & Haxeltine, A. (1996) An integrated biosphere model of land surface processes, terrestrial carbon balance, and vegetation dynamics. *Global Biogeochem. Cycles*, **10**, 603-628.
- Fu, P.-L., Jiang, Y.-J., Wang, A.-Y., Brodribb, T.J., Zhang, J.-L., Zhu, S.-D. & Cao, K.-F. (2012) Stem hydraulic traits and leaf water-stress tolerance are co-ordinated with the leaf phenology of angiosperm trees in an Asian tropical dry karst forest. *Annals of Botany*, **110**, 189-199.
- Funk, J., Cleland, E., Suding, K. & Zavaleta, E. (2008) Restoration through reassembly: Plant traits and invasion resistance. *Trends in Ecology & Evolution*, **23**, 695-703.
- Galicía, L., López-Blanco, J., Zarco-Arista, A.E., Filips, V. & García-Oliva, F. (1999) The relationship between solar radiation interception and soil water content in a tropical deciduous forest in Mexico. *CATENA*, **36**, 153-164.
- Gallardo-Cruz, J.A., Pérez-García, E.A. & Meave, J.A. (2009) β -Diversity and vegetation structure as influenced by slope aspect and altitude in a seasonally dry tropical landscape. *Landscape Ecology*, **24**, 473-482.
- Gentry, A.H. (1988) Changes in plant community diversity and floristic composition on environmental and geographical gradients. *Annals of the Missouri Botanical garden*, **75**, 1-34.
- Givnish, T.J. (2002) Adaptive significance of evergreen vs. deciduous leaves: solving the triple paradox. *Silva Fennica*, **36**, 703-743.
- Götzenberger, L., de Bello, F., Bråthen, K.A., Davison, J., Dubuis, A., Guisan, A., Lepš, J., Lindborg, R., Moora, M., Pärtel, M., Pellissier, L., Pottier, J., Vittoz, P., Zobel, K. & Zobel, M. (2012) Ecological assembly rules in plant communities—approaches, patterns and prospects. *Biological Reviews*, **87**, 111-127.
- Goudie, A. (2004) *Encyclopedia of geomorphology*. Psychology Press.
- Griffin, J.N., Méndez, V., Johnson, A.F., Jenkins, S.R. & Foggo, A. (2009) Functional diversity predicts overyielding effect of species combination on primary productivity. *Oikos*, **118**, 37-44.
- Grime, J.P. (1977) Evidence for the existence of three primary strategies in plants and its relevance to ecological and evolutionary theory. *The American Naturalist*, **111**, 1169-1194.

- Grime, J.P. (1998) Benefits of plant diversity to ecosystems: Immediate, filter and founder effects. *Journal of Ecology*, **86**, 902-910.
- Grime, J.P. (2002) *Plant strategies, vegetation processes, and ecosystem properties*. John Wiley & Sons Inc.
- Halley, J.M. & Iwasa, Y. (2012) Neutrality without incoherence: a response to Clark. *Trends in Ecology & Evolution*, **27**, 363.
- Harrington, R., Anton, C., Dawson, T., de Bello, F., Feld, C., Haslett, J., Kluvánková-Oravská, T., Kontogianni, A., Lavorel, S. & Luck, G. (2010) Ecosystem services and biodiversity conservation: Concepts and a glossary. *Biodiversity and Conservation*, 1-18.
- He, F. & Legendre, P. (2002) Species diversity patterns derived from species-area models. *Ecology*, **83**, 1185-1198.
- Hobbs, R. & Norton, D. (2004) Ecological filters, thresholds and gradients in resistance to ecosystem reassembly. *Assembly rules and restoration ecology: Bridging the gap between theory and practice* (eds V. Temperton, R. Hobbs, T. Nuttle & S. Halle), pp. 72–95. Island Press, Washington D.C.
- Holbrook, N.M., Whitbeck, J.L. & Mooney, H.A. (1995) Drought responses of neotropical dry forest trees. *Seasonally Dry Tropical Forests* (eds S.H. Bullock, H.A. Mooney & E. Medina), pp. 243–276. Cambridge University Press, United States of America.
- Holland, P. & Steyn, D. (1975) Vegetational responses to latitudinal variations in slope angle and aspect. *Journal of Biogeography*, **2**, 179-183.
- Hubbell, S. & Borda-de-Água, L. (2004) The unified neutral theory of biodiversity and biogeography: Reply. *Ecology*, **85**, 3175-3178.
- Hubbell, S.P. (2008) *The unified neutral theory of biodiversity and biogeography*. Princeton University Press, Princeton, New Jersey.
- Huggett, R. (2003) *Geoecology: an evolutionary approach*. Routledge.
- Huggett, R. (2007) *Fundamentals of geomorphology*. Routledge.
- Hwang, T., Song, C., Vose, J. & Band, L. (2011) Topography-mediated controls on local vegetation phenology estimated from MODIS vegetation index. *Landscape Ecology*, **26**, 541-556.
- Karst, J., Gilbert, B. & Lechowicz, M.J. (2005) Fern community assembly: the role of chance and the environment at local and intermediate scales. *Ecology*, **86**, 2473-2486.

- Lambers, H., Chapin, F.S. & Pons, T.L. (2008) *Plant physiological ecology*. Springer Verlag.
- Lavorel, S., Díaz, S., Cornelissen, J., Garnier, E., Harrison, S., McIntyre, S., Pausas, J., Pérez-Harguindeguy, N., Roumet, C. & Urcelay, C. (2007) Plant functional types: Are we getting any closer to the Holy Grail? *Terrestrial ecosystems in a changing world* (eds J. Canadell, D. Pataki & L. Pitelka), pp. 149-164. The IGBP Series, Springer-Verlag, Berlin Heidelberg.
- Lavorel, S. & Garnier, E. (2002) Predicting changes in community composition and ecosystem functioning from plant traits: Revisiting the Holy Grail. *Functional Ecology*, **16**, 545-556.
- Lavorel, S., McIntyre, S., Landsberg, J. & Forbes, T.D.A. (1997) Plant functional classifications: From general groups to specific groups based on response to disturbance. *Trends in Ecology & Evolution*, **12**, 474-478.
- Lebrija-Trejos, E., Bongers, F., Pérez-García, E.A. & 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., Perez-Garcia, E.A., Meave, J.A., Bongers, F. & Poorter, L. (2010) Functional traits and environmental filtering drive community assembly in a species-rich tropical system. *Ecology*, **91**, 386-398.
- Lévesque, M., McLaren, K.P. & McDonald, M.A. (2011) Recovery and dynamics of a primary tropical dry forest in Jamaica, 10 years after human disturbance. *Forest Ecology and Management*, **262**, 817-826.
- Li, X., Nie, Y., Song, X., Zhang, R. & Wang, G. (2011) Patterns of species diversity and functional diversity along the south to north-facing slope gradient in a sub-alpine meadow. *Community Ecology*, **12**, 179-187.
- Lüttge, U. (2008) *Physiological ecology of tropical plants*. Springer Verlag, Berlin, Heidelberg.
- Maass, J., Jaramillo, V., Martínez-Yrizar, A., García-Oliva, F., Pérez-Jiménez, A. & Sarukhán, J. (2002) Aspectos funcionales del ecosistema de selva baja caducifolia en Chamela, Jalisco. *Historia natural de Chamela* (eds F. Noguera, J. Rivera, A. Aldrete & M. Avendaño), pp. 525-542. Universidad Nacional Autónoma de México, México, D.F.
- Maass, M. & Burgos, A. (2011) Water dynamics at the ecosystem level in seasonally dry tropical forests. *Seasonally dry tropical forests. Ecology and conservation* (eds R. Dirzo, H.S. Young, H.A. Mooney & G. Ceballos), pp. 141-156. Island Press, Washington, D.C.

- MacArthur, R. & Levins, R. (1967) The limiting similarity, convergence, and divergence of coexisting species. *The American Naturalist*, **101**, 377-385.
- Maidment, D.R. (1992) *Handbook of hydrology*. McGraw-Hill Inc.
- 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-Yrizar, A., Burquez, A., Maass, M., Robichaux, R. & Yetman, D. (2000) Structure and functioning of tropical deciduous forest in western Mexico. *The tropical deciduous forest of Alamos. Biodiversity of a threatened ecosystem in Mexico*. (eds R.H. Robichaux & D.A. Yetman), pp. 19-35. University of Arizona, Tucson, Arizona.
- Mazzola, M.B., Kin, A.G., Morici, E.F., Babinec, F.J. & Tamborini, G. (2008) Efecto del gradiente altitudinal sobre la vegetación de las sierras de Lihue Calel (La Pampa, Argentina). *Boletín de la Sociedad Argentina de Botánica*, **43**, 103-109.
- McGill, B.J., Enquist, B.J., Weiher, E. & Westoby, M. (2006) Rebuilding community ecology from functional traits. *Trends in Ecology and Evolution*, **21**, 178-185.
- Méndez-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*.
- Méndez-Alonzo, R., Pineda-García, F., Paz, H., Rosell, J.A. & Olson, M.E. (2013) Leaf phenology is associated with soil water availability and xylem traits in a tropical dry forest. 1-10.
- Mészáros, I. & Miklánek, P. (2006) Calculation of potential evapotranspiration based on solar radiation income modeling in mountainous areas. *Biologia*, **61**, 284-288.
- Micheli, F. & Halpern, B.S. (2005) Low functional redundancy in coastal marine assemblages. *Ecology Letters*, **8**, 391-400.
- Morrone, J. (2005) Hacia una síntesis biogeográfica de México. *Revista Mexicana de Biodiversidad*, **76**, 207-252.
- Murphy, P.G. & Lugo, A.E. (1986) Ecology of tropical dry forest. *Annual Review of Ecology and Systematics*, **17**, 67-88.
- Neuwirth, E. (2011) RColorBrewer: ColorBrewer palettes. R package version 1.0-5. <http://CRAN.R-project.org/package=RColorBrewer>.
- Pausas, J.G. (1994) Species richness patterns in the understorey of Pyrenean *Pinus sylvestris* forest. *Journal of Vegetation Science*, **5**, 517-524.

- Pavoine, S. & Bonsall, M.B. (2011) Measuring biodiversity to explain community assembly: A unified approach. *Biological Reviews*, **86**, 792-812.
- Pianka, E.R. (1966) Latitudinal gradients in species diversity: a review of concepts. *American Naturalist*, 33-46.
- Pineda-García, F., Paz, H. & Meinzer, F.C. (2012) Drought resistance in early and late secondary successional species from a tropical dry forest: the interplay between xylem resistance to embolism, sapwood water storage and leaf shedding. *Plant, Cell & Environment*, 1-14.
- Pineda-García, F., Paz, H. & Tinoco-Ojanguren, C. (2011) Morphological and physiological differentiation of seedlings between dry and wet habitats in a tropical dry forest. *Plant, Cell and Environment*, **34**, 1536–1547.
- Plotkin, J.B., Potts, M.D., Yu, D.W., Bunyavejchewin, S., Condit, R., Foster, R., Hubbell, S., LaFrankie, J., Manokaran, N., Seng, L.H., Sukumar, R., Nowak, M.A. & Ashton, P.S. (2000) Predicting species diversity in tropical forests. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, **97**, 10850-10854.
- Poorter, L. (2008) Leaf traits show different relationships with shade tolerance in moist versus dry tropical forests. *New Phytologist*, **181**, 890-900.
- Poorter, L. & Bongers, F. (2006) Leaf traits are good predictors of plant performance across 53 rain forest species. *Ecology*, **87**, 1733-1743.
- Poorter, L., Wright, S.J., Paz, H., Ackerly, D.D., Condit, R., Ibarra-Manríques, G., Harms, K.E., Licona, J.C., Martínez-Ramos, M., Mazer, S.J., Muller-Landau, H.C., Peña-Claros, M., Webb, C.O. & Wright, I.J. (2008) Are functional traits good predictors of demographic rates? Evidence from five Neotropical forests. *Ecology*, **89**, 1908-1920.
- Prentice, I.C., Cramer, W., Harrison, S.P., Leemans, R., Monserud, R.A. & Solomon, A.M. (1992) A global biome model based on plant physiology and dominance, soil properties and climate. *Journal of Biogeography*, **19**, 117-134.
- Rahbek, C. (1995) The elevational gradient of species richness: A uniform pattern? *Ecography*, **18**, 200-205.
- Reich, P.B., Wright, I.J., Cavender-Bares, J., Craine, J.M., Oleksyn, J., Westoby, M. & Walters, M.B. (2003) The evolution of plant functional variation: traits, spectra, and strategies. *International Journal of Plant Sciences*, **164**, S143-S164.
- Rendón-Carmona, H., Martínez-Yrizar, A., Balvanera, P. & Pérez-Salicrup, D. (2009) Selective cutting of woody species in a Mexican tropical dry forest: incompatibility between use and conservation. *Forest Ecology and Management*, **257**, 567-579.

- Rosindell, J., Hubbell, S.P., He, F., Harmon, L.J. & Etienne, R.S. (2012) The case for ecological neutral theory. *Trends in Ecology & Evolution*, **27**, 203-208.
- Rusch, G.M., Pausas, J.G. & Lepš, J. (2003) Plant functional types in relation to disturbance and land use: Introduction. *Journal of Vegetation Science*, **14**, 307-310.
- Rzedowski, J. (1978) *Vegetación de México*. Limusa, México, D.F.
- Segura, G., Balvanera, P., Durán, E. & Pérez, A. (2002) Tree community structure and stem mortality along a water availability gradient in a Mexican tropical dry forest. *Plant Ecology*, **169**, 259-271.
- Sonego, P. (2012) RXKCD: Get XKCD comic from R. R package version 1.7-5. <http://CRAN.R-project.org/package=R XKCD>.
- Sterck, F., Markesteijn, L., Schieving, F. & Poorter, L. (2011) Functional traits determine trade-offs and niches in a tropical forest community. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, **108**, 20627-20632.
- Team, R.C. (2013) R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. URL <http://www.R-project.org/>.
- Temperton, V.M. (2004) *Assembly rules and restoration ecology: bridging the gap between theory and practice*. Island Pr.
- ter Steege, H. & Hammond, D.S. (2001) Character convergence, diversity, and disturbance in tropical rain forest in Guyana. *Ecology*, **82**, 3197-3212.
- Tilman, D. (2000) Causes, consequences and ethics of biodiversity. *Nature*, **405**, 208-211.
- Tilman, D. & Pacala, S. (1993) The maintenance of species richness in plant communities. *Species diversity in ecological communities*, 13-25.
- Tilman, D., Reich, P.B., Knops, J., Wedin, D., Mielke, T. & Lehman, C. (2001) Diversity and productivity in a long-term grassland experiment. *Science*, **294**, 843-845.
- Turnbull, L.A., Crawley, M.J. & Rees, M. (2000) Are plant populations seed-limited? A review of seed sowing experiments. *Oikos*, **88**, 225-238.
- Violle, C., Navas, M.-L., Vile, D., Kazakou, E., Fortunel, C., Hummel, I. & Garnier, E. (2007) Let the concept of trait be functional! *Oikos*, **116**, 882-892.
- Wales, B.A. (1972) Vegetation analysis of north and south edges in a mature oak-hickory forest. *Ecological Monographs*, **42**, 451-471.

- Weiher, E. (2011) A primer of trait and functional diversity. *Biological diversity frontiers in measurements and assessment* (eds A.E. Magurran & B.J. McGill), pp. 345. Oxford, University Press, Oxford.
- Weiher, E. & Keddy, P.A. (1995) Assembly rules, null models, and trait dispersion: New questions from old patterns. *Oikos*, **74**, 159-164.
- Weiher, E. & Keddy, P.A. (1999) *Ecological assembly rules: Perspectives, advances, retreats*, 1 edn. Cambridge University Press.
- Whittaker, R.J., Willis, K.J. & Field, R. (2001) Scale and Species Richness: Towards a General, Hierarchical Theory of Species Diversity. *Journal of Biogeography*, **28**, 453-470.
- Wilson, J.B., Peet, R.K., Dengler, J. & Pärtel, M. (2012) Plant species richness: the world records. *Journal of Vegetation Science*, **23**, 796-802.
- Wohlgemuth, T. (1998) Modelling floristic species richness on a regional scale: a case study in Switzerland. *Biodiversity & Conservation*, **7**, 159-177.
- Woodward, F.I. & Cramer, W. (1996) Plant functional types and climatic change: Introduction. *Journal of Vegetation Science*, **7**, 306-308.
- Wright, I.J., Ackerly, D.D., Bongers, F., Harms, K.E., Ibarra-Manriquez, G., Martinez-Ramos, M., Mazer, S.J., Muller-Landau, H.C., Paz, H., Pitman, N.C.A., Poorter, L., Silman, M.R., Vriesendorp, C.F., Webb, C.O., Westoby, M. & Wright, S.J. (2007) Relationships among ecologically important dimensions of plant trait variation in seven neotropical forests. *Annals of Botany*, **99**, 1003-1015.
- Wright, I.J., Reich, P.B., Cornelissen, J.H.C., Falster, D.S., Garnier, E., Hikosaka, K., Lamont, B.B., Lee, W., Oleksyn, J., Osada, N., Poorter, H., Villar, R., Warton, D.I. & Westoby, M. (2005) Assessing the generality of global leaf trait relationships. *New Phytologist*, **166**, 485-496.
- Zeileis, A. (2005) CRAN Task Views. R News 5(1), 39-40. URL <http://CRAN.R-project.org/doc/Rnews/>.
- Zhang, J.-T., Xiang, C. & Li, M. (2012) Effects of tourism and topography on vegetation diversity in the subalpine meadows of the Dongling Mountains of Beijing, China. *Environmental Management*, **49**, 403-411.



Jacaratia mexicana A. DC.

Capítulo II

Descripción del área de estudio



El presente estudio se realizó en la parte baja de la cuenca del río Balsas (Figura 4), la cual está situada en México entre el Eje Neovolcánico al norte, la Sierra Madre del Sur al sur y la sierra Norte de Oaxaca al oriente. La altitud promedio del Balsas es de 1,000 m s.n.m., en su parte central las altitudes inferiores oscilan entre los 200 y 500 m; la porción oriental que desagua en el río Papaolapan desciende a 500 m (INE 2003). Una de las características fisiográficas más sobresalientes de la cuenca, radica en que es una región con pocas superficies planas (Nava *et al.* 1998). La cuenca de drenaje del río Balsas comprende 6% de la masa continental del territorio nacional, se encuentra entre los paralelos 17° 00' y 20° 00' de latitud N y 97° 30' y 103° 15' de longitud O y la extensión hidrológica de la cuenca es de 117,406 km² distribuida en tres regiones denominadas como el Alto Balsas (50,409 km²), Medio Balsas (31,951 km²) y Bajo Balsas (35,046 km²) (Toledo 2003). En ésta última sección de la cuenca es donde se ubica el ejido de Tziritzícuaru, perteneciente al municipio de La Huacana y lugar donde se ubicaron los sitios de estudio (Figura. 1B). La altitud en la parte más baja de esta zona es de 300 m s.n.m., hacia el suroeste de la localidad Puerta Vieja, mientras que las partes de mayor altitud (700-800 m) se presenta en el Ortigo y hacia la porción suroeste del cerro La Araña (Fig. 1C).

Los datos de la Comisión Nacional del Agua (CNA 2000) sobre el volumen de precipitación anual para la cuenca indican que estos alcanzan los 108,370 Mm³, con una precipitación media anual de 927 mm, que fluctúa entre 873 mm y 1,019 mm (Bajo y Alto Balsas, respectivamente). La mayor precipitación anual se presenta en el Alto Balsas con 1,647 mm, y la menor en el Bajo Balsas, con 450 mm; ésta última subregión se caracteriza por presentar la mayor temperatura y evapotranspiración media anual (Cuadro 1). De acuerdo con la clasificación de Köppen, modificada por García (2004), los climas dominantes en la parte alta de la cuenca pertenecen al grupo de los templados subhúmedos C(w1) y C(w2), con una precipitación en el mes más seco menor de 40 mm y una temperatura media anual y la del mes más frío que oscilan entre 12°-18°C y 3°-18°C, respectivamente; la temperatura del mes más caliente está por debajo de los 22°C.

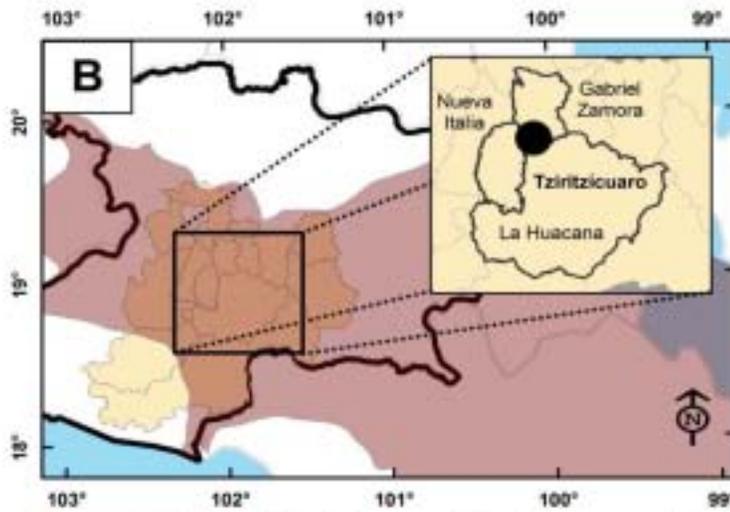


Figura 1. (A) Localización geográfica de la cuenca del río Balsas en México. (B) Ubicación del área de estudio (círculo negro) en la cuenca y los municipios colindantes pertenecientes al estado de Michoacán. (C) Modelo digital de terreno en el cual se puede observar la ubicación de los cerros donde se establecieron las parcelas de muestreo de la vegetación en el ejido de Tziritzicuaro, perteneciente al municipio de La Huacana.

Cuadro 1. Principales características climáticas de la cuenca del ríos Balsas (CNA 2000).

	Subregión			
	Altos Balsas	Medio Balsas	Bajo Balsas	Total
Área (Km²)	50,409	31,951	35,046	117,406
Volúmen de precipitación (mm³)	45,217	32,558	30,595	108,370
Precipitación media anual (mm)	897	1,019	873	927
Precipitación anual mínima (mm)	499	479	450	
Precipitación anual máxima (mm)	1,647	1,619	1,390	
Temperatura media anual (°C)	18 a 20	20 a 22	24 a 26	
Evapotranspiración anual (mm)	1,716	1,646	1,922	

En la parte media y baja del Balsas predominan los climas de tipo cálido subhúmedo (Awo y Aw1) y semiárido cálido (BS1(h')w). El primero de estos grupos climáticos se caracteriza por que la precipitación del mes más seco fluctúa entre 0-60 mm y la temperatura media anual es mayor de 22°C, con una temperatura del mes más frío que supera los 18°C. El segundo de estos climas tiene una temperatura anual mayor a 22°C, siendo la del mes más frío también mayor a 18°C. El régimen de lluvias en la cuenca se da en verano y el porcentaje de lluvia invernal en todo el sistema hidrológico es del 5% al 10.2%. De acuerdo con la estación meteorológica (19°03' N y 101°59' S) más cercana al ejido de Tziritzicuario (~2.6 km), la temperatura media anual es de 27.1 °C (1951-2010), siendo mayo el mes más caliente (30.2 °C). La precipitación promedio anual total para el mismo periodo suele ser mayor a 755.4 mm, con más del 80% de la lluvia concentrada en los meses de junio y septiembre. Con base en la clasificación de Köppen, modificada por García (2004) el clima en la zona es seco cálido con régimen de lluvias de verano, isotermal intertropical y con canícula [BS1(h')w(w)(i)gw"]. Los suelos más abundantes en toda la cuenca son el Regosol Eutrico y el Litosol; se encuentran principalmente en la parte alta y media del Balsas, mientras que en la parte baja, son el Luvisol Crómico y Cambisol Crómico los de mayor extensión; no obstante, en el ejido de Tziritzicuario, los litosoles de textura media son los preponderantes (INIFAP & CONABIO 1995).

Al interior de la cuenca del Balsas se presentan diferentes condiciones ecológicas ocasionadas por la gran heterogeneidad de las condiciones que se presentan debido a la

enorme diversidad de suelos, de microclimas y formas del relieve lo que deriva en el establecimiento de diferentes tipos de vegetación. De acuerdo con la clasificación propuesta por Rezdowski (1978) se distinguen 8 tipos de vegetación (Bosque tropical subcaducifolio, Bosque espinoso, Matorral xerófilo, Bosque de encino, Bosque de pino, Bosque mesófilo de montaña, y Vegetación acuática y subacuática), siendo el bosque tropical caducifolio el de mayor extensión en la cuenca (Rzedowski 1978; Nava *et al.* 1998; Morrone 2005). Este tipo de formación vegetal se encuentra entre los 0 y 1,600 m de altitud y cuyo intervalo de temperatura media es de 20 a 31°C. De manera natural o bajo condiciones de poca perturbación, el bosque presenta una altura que fluctúa entre 5 y 12 m, y de manera similar a otras localidades de México (e.g., Chamela), los elementos que conforman esta comunidad pierden parcial o totalmente sus hojas durante los meses que comprenden la estación seca (diciembre a junio), usualmente florecen a finales de esta temporada o bien cuando inicia el periodo de lluvias (Rzedowski 1978).

Estructuralmente, el bosque en el Balsas generalmente presenta un solo estrato arbóreo aunque frecuentemente pueden existir dos; florísticamente es muy diverso y debido a la gran variación de condiciones ecológicas imperantes en las cuales prospera, son varios los tipos de comunidades que se producen (Sousa & Soto 1987). Nava *et al.* (1998) mencionan que una de estas variantes es la que se desarrollan entre los 900 y 1,600 m que corresponde a la parte alta de la cuenca, generalmente se presenta en terrenos sumamente accidentados, forma una franja estrecha y poco regular de transición con los encinares subtropicales; los elementos arbóreos de gran altura que crecen sobre derrames basálticos conservan por más tiempo sus hojas durante la estación seca del año ya que en estas zonas el suelo retiene humedad que es aprovechada por los árboles.

Algunos de los elementos que componen esta comunidad son: *Bursera ariensis* (Kunth) McVaugh & Rzed., *B. diversifolia* Rose, *B. hintonii* Bullock, *Ceiba aesculifolia* (Kunth) Britten & Baker f., *Conzattia multiflora* (B.L. Rob.) Standl., *Ficus cotinifolia* Kunth, *F. goldmanii* Standl., *Ficus kellermanii* Standl., *F. petiolaris* Kunth, *Heliocarpus reticulatus* Rose y *Agave pedunculifera* Trel. Este tipo de comunidad bajo condiciones de disturbio frecuentemente da lugar a un matorral secundario constituido por el siguiente conjunto de especies: *Guazuma ulmifolia* Lam., *Acacia cochliacantha* Humb. & Bonpl. ex

Willd., *A. farnesiana* Wall., *Salvia polystachya* Epling, *Spondias purpurea* L., *Desmodium skinneri* Benth. ex Hemsl., *Vernonia aschenborniana* S. Schauer, *Bocconia arborea* S. Watson, *Lantana velutina* M. Martens & Galeotti, *Pluchea symphytifolia* (Mill.) Gillis, *Asterohyptis stellulata* (Benth.) Epling (Nava *et al.* 1998).

Entre los 400 y los 800 m de altitud se localiza otra variante de bosque tropical caducifolio la cuál está extendida en la parte media del río Balsas, en Guerrero y que alcanza a distribuirse también en una amplia zona de la porción occidental de la sierra Costera del Sur y que comprende la mayor parte de las subcuencas de los ríos Tepaltepec, Cutzamala y Tacámbaro, en el estado de Michoacán. Los suelos en los que se establece este tipo de bosque suelen ser someros de origen metamórfico o sedimentario y de pendiente moderada (Nava *et al.* 1998). Este tipo de vegetación está primordialmente compuesto por individuos arbóreos de: *Lysiloma divaricatum* Hook. & Jackson, *Cordia elaeagnoides* DC., *Cyrtocarpa procera* Kunth, *Handroanthus impetiginosus* (Mart. ex DC.) Mattos, *Haematoxylum brasiletto* H. Karst, *Amphipterygium adstringens* (Schltdl.) Standl., *Bursera copallifera* (DC.) Bullock, *B. coyucensis* Bullock, *B. discolor* Rzed., *B. fagaroides* (Kunth) Engl., *B. hintonii* Bullock, *B. kerberi*, *B. trimera* Bullock, *Ruprechtia fusca* Fernald, *Vitex pyramidata* B.L. Rob., *Pterocarpus orbiculatus* DC., *Cochlospermum vitifolium* (Willd.) Spreng. y *Ceiba aesculifolia* (Kunth) Britten & Baker f.

Las prácticas de roza-tumba-quema, dan como resultado un tipo de vegetación secundaria constituida por numerosas especies de leguminosas arbustivas y arbóreas, así como otras arbustivas (Sousa & Soto 1987). Entre las especies más conspicuas se pueden mencionar a: *Acacia angustissima* (Mill.) Kuntze, *A. cochliacantha* S. Watson, *A. farnesiana* (L.) Willd., *A. macilenta* Rose, *A. pennatula* (Schltdl. & Cham.) Benth., *Haematoxylum brasiletto* H. Karst., *Gliricidia sepium* (Jacq.) Kunth ex Walp., *Cordia curassavica* (Jacq.) Roem. & Schult., *C. elaeagnoides* DC., *Piptadenia flava* (Spreng. ex DC.) Benth., *Mimosa polyantha* Benth., *Senna skinneri* (Benth.) H.S. Irwin & Barneby, *Caesalpinia eriostachys* Benth., *C. platyloba*, *C. pulcherrima* (L.) Sw., *Pithecellobium acatlense* Benth., *Mimosa egregia* Sandwith, *M. guatemalensis* (Hook. & Arn.) Benth., *M. langlassei* Micheli, *Guazuma ulmifolia* Lam. (Nava *et al.* 1998).

En la parte más baja del río Balsas domina una comunidad de bosque tropical caducifolio cuyas características fisonómicas y estructurales cambian respecto al bosque tropical caducifolio típico, esto debido posiblemente a que las condiciones de aridez se acentúan y a que se presenta un periodo corto de lluvias seguido de una fuerte y larga estación seca (Cuadro 1. García 1998; Martínez-Cruz *et al.* 2013). Fisionómicamente el bosque de esta región es más abierto y la altura oscila entre los 4 y 8 m; florísticamente las familias mejor representadas son las Burseraceae y Fabaceae aunque en algunas laderas se presenta un alto porcentaje de cactáceas columnares (Nava *et al.* 1998; Pineda-García, Arredondo-Amezcuca & Ibarra-Manríquez 2007; Martínez-Cruz *et al.* 2013). Algunas de las especies más abundantes son: *Amphipterygium adstringens* (Schltdl.) Standl., *Apoplanesia paniculata* C. Presl, *Bursera coyucensis* Bullock, *B. crenata* Paul G. Wilson, *B. fagaroides* (Kunth) Engl., *B. grandifolia* (Schltdl.) Engl., *B. paradoxa* Guevara & Rzed., *B. trimera* Bullock, *Cochlospermum vitifolium* (Willd.) Spreng., *Cordia elaeagnoides* DC., *Cyrtocarpa procera* Kunth, *Erythroxylum rotundifolium* Lunan, *Handroanthus impetiginosus* (Mart. ex DC.) Mattos, *Lysiloma tergeminum* Benth., *Mimosa spirocarpa* Rose, *M. guatemalensis* (Hook. & Arn.) Benth., *M. langlassei* Micheli, *M. nelsonii* B.L. Rob., *M. palmeri* Rose, *M. rosei* B.L. Rob., *Stenocereus fricii* Sánchez-Mej., *S. griseus* (Haw.) Buxb., *S. pruinosus* (Otto ex Pfeiff.) Buxb., *S. quevedonis* (González Ortega, Jesús) Buxb., *S. weberi* (J.M. Coult.) Buxb.

Historicamente el uso y ocupación del bosque tropical caducifolio en la cuenca del río Balsas ha sido más intenso y relativamente más constante que en otras regiones del país donde se distribuye este tipo de vegetación (Piperno *et al.* 2007). La ganadería ha sido la punta de lanza de los procesos de transformación del bosque en esta región desde hace siglos (Leonard 2001). Las dos actividades humanas que suelen desarrollarse con mayor frecuencia en la cuenca del Balsas son la ganadería extensiva de vacunos y el establecimiento de praderas de temporal (Maass *et al.* 2010). En la parte baja de la cuenca del Balsas, particularmente en el ejido de Tziritzícuaru, el bosque suele ser utilizado para la crianza de ganado vacuno, acasionalmente de caprinos y una práctica común de los campesinos que genera un impacto importante sobre la estructura de la vegetación es la extracción de madera para usarla como leña o para la construcción de cercas (INEGI 2009). Los pobladores de las comunidades locales también suele eliminar lianas y ramas de

árboles para facilitar el tránsito del ganado y del hombre a través del bosque (Martínez-Cruz *et al.* 2013). Otras amenazas que en conjunto generan un impacto importante a la vegetación son: la construcción de caminos, presas y bordos así como la apertura de sitios para la agricultura de temporal y de riego (Bovin, Poilly & Arvizu 1996).

LITERATURA CITADA

- Bovin, P., Poilly, C. & Arvizu, A.M. (1996) *El campo mexicano: una modernización a marchas forzadas*. Centro Francés de Estudios Mexicanos y Centroamericanos, México.
- CNA-(Comisión-Nacional-del-Agua) (2000) *Lineamientos estratégicos para el desarrollo hidráulico de las regiones hidrológicas pertenecientes a la región administrativa IV Balsas. Informe Final y Anexos*. México.
- García, E. (1998) Climas, escala 1:1,000,000.
<http://www.conabio.gob.mx/informacion/gis/>; última consulta: 19.I.2015. Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad (CONABIO), México, D.F.
- García, E. (2004) *Modificaciones al sistema de clasificación climática de Köppen*. Instituto de Geografía, Universidad Nacional Autónoma de México, México, D.F.
- INE (Intituto Nacional de Ecología) (2003) Mapa Altimétrico. Escala 1:250,000. Subdirección de Sistemas de Información Geográfica. México.
- INEGI (Instituto Nacional de Estadística Geografía e Informática) (2009) VIII Censo agrícola, ganadero y forestal. Sistema de Consulta de Información Geoestadística Agropecuaria (SCIGA). <http://gaia.inegi.org.mx/sciga/viewer.html>; última consulta: 21.01.2015. .
- INIFAP (Instituto Nacional de Investigaciones Forestales y Agropecuarias) & CONABIO-(Comisión-Nacional-para-el-Conocimiento-y-Uso-de-la-Biodiversidad) (1995) Edafología. <http://www.conabio.gob.mx/informacion/gis/>; última consulta: 20.XI.2013. México, D.F.
- Leonard, É. (2001) Ganadería y construcción territorial en el trópico seco mexicano. Raíces y fracasos de una reforma agraria. *Historia ambiental de la ganadería en México* (ed. L. Hernández), pp. 197-209. Institut de Recherche pour le Développement / Instituto de Ecología, A.C., Xalapa, México.
- Maass, M., Búrquez, A., Trejo, I., Valenzuela, D., González, M.A., Rodríguez, M. & Arias, H. (2010) Amenazas. *Diversidad, amenazas y áreas prioritarias para la conservación de las selvas secas del Pacífico de México* (eds G. Ceballos, L.

- Martínez, A. García, E. Espinoza, J.B. Creel & R. Dirzo). Fondo de Cultura Económica. Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad (CONABIO). Comisión Nacional de Áreas Naturales Protegidas (CONANP). WWF-México. EcoCiencia S.C. y TELMEX, México, D.F.
- Martínez-Cruz, J., Méndez-Toribio, M., Cortés-Flores, J., Coba-Pérez, P., Cornejo-Tenorio, G. & Ibarra-Manríquez, G. (2013) Estructura y diversidad de los bosques estacionales desaparecidos por la construcción de la presa Gral. Francisco J. Múgica, en la Depresión del Balsas, Michoacán, México. *Revista Mexicana de Biodiversidad*, **84**, 1216-1234.
- Morrone, J. (2005) Hacia una síntesis biogeográfica de México. *Revista Mexicana de Biodiversidad*, **76**, 207-252.
- Nava, R., Jiménez, C., Sánchez, M. & Jiménez, A. (1998) Listado florístico de la cuenca del Río Balsas, México. *POLIBOTANICA*, **9**, 1-151.
- Pineda-García, F., Arredondo-Amezcuca, L. & Ibarra-Manríquez, G. (2007) Riqueza y diversidad de especies leñosas del bosque tropical caducifolio El Tarimo, Cuenca del Balsas, Guerrero. *Revista Mexicana de Biodiversidad*, **78**, 129-139.
- Piperno, D.R., Moreno, J.E., Iriarte, J., Holst, I., Lachniet, M., Jones, J.G., Ranere, A.J. & Castanzo, R. (2007) Late Pleistocene and Holocene environmental history of the Iguala Valley, Central Balsas Watershed of Mexico. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, **104**, 11874-11881.
- Rzedowski, J. (1978) *Vegetación de México*. Limusa, México, D.F.
- Sousa, M. & Soto, J. (1987) Nuevas taxa de *Lonchocarpus* (Leguminosae) de las cuencas baja y media del río Balsas, México. *Annales del Instituto de Biología Serie Botánica*, **58**, 69-85.
- Toledo, A. (2003) *Ríos, costas, mares. Hacia un análisis integrado de las regiones hidrológicas de México*. Secretaría de Medio Ambiente y Recursos Naturales, Instituto Nacional de Ecología y El Colegio de Michoacán, México.



Ceiba aesculifolia (Kunth) Britten & Baker f.

Capítulo III

Composición, estructura y diversidad de la comunidad arbórea del bosque tropical caducifolio en Tziritzícuarro, Depresión del Balsas, Michoacán, México

¹**Moisés Méndez-Toribio**, ¹Juan Martínez-Cruz, ¹Jorge Cortés-Flores, ¹Francisco Javier Rendón-Sandoval, & ¹Guillermo Ibarra-Manríquez, (2014). *Revista Mexicana de Biodiversidad*. 85: 1117-1128,

¹ Centro de Investigaciones en Ecosistemas, Universidad Nacional Autónoma de México. Antigua carretera a Pátzcuaro número 8701. Col. San José de la Huerta. C. P. 58190. Morelia, Michoacán, México.

RESUMEN. Se describe la composición, estructura y diversidad de los árboles del bosque tropical caducifolio en Tzirizícuaru, municipio de La Huacana, en la Depresión del Balsas, Michoacán. Se censaron todos los árboles enraizados dentro de 36 parcelas de 100 m² (0.36 ha) con un diámetro a la altura del pecho (DAP) \geq 1 cm. Se registraron 78 especies, incluidas en 50 géneros y 24 familias. La familia Fabaceae fue la más importante respecto a su número de especies (24), géneros (14) e individuos (274). En total se registraron 1,013 individuos y 2,313 tallos. Los valores promedio del área basal, cobertura y altura fueron de 0.18 m², 310 m² y 5 m, respectivamente. El número promedio de especies por parcela fue 10, mientras que el valor medio del índice α de Fisher fue 8. El bosque tropical caducifolio estudiado comparte características similares a comunidades análogas situadas en otras partes de México y del Neotrópico, lo que permite ratificar patrones previamente detectados en la composición, estructura y diversidad de este tipo de vegetación.

Palabras clave: árboles, diversidad alfa, Fabaceae, valor de importancia relativa.

ABSTRACT. We characterized the composition, structure and diversity of tropical dry forest trees at Tzirizícuaru, municipality of La Huacana, in the Depresión del Balsas, Michoacán. We sampled all trees that were rooted inside 36 plots of 100 m² (0.36 ha) with a diameter at breast height (d.b.h.) \geq 1 cm. A total of 78 species, including 50 genera and 24 families were recorded. Fabaceae was the most important family respect to the number of species (24), genera (14) and individuals (274). It was recorded a total of 1,013 individuals and 2,313 stems. Basal area, cover and height average were of 0.18 m², 310 m² and 5 m, respectively. The average of species richness was of 10 species, with a mean value of Fisher α of 8. The tropical dry forest studied shares comparable characteristics to similar communities located in other parts of Mexico and the Neotropics, this enable to confirm patterns previously detected in the composition, structure and diversity of this vegetation type.

Key words: alpha diversity, Fabaceae, importance value, trees.

INTRODUCCIÓN

La vegetación localizada en las regiones tropicales estacionalmente secas es heterogénea y está influida por una compleja historia ambiental y biogeográfica (Pérez-García, Meave & Cevallos-Ferriz 2012). Los autores anteriormente citados indican que dentro de este tipo de vegetación el bosque tropical caducifolio (Rzedowski, 1978) es el mejor representado en México, aunque sus límites geográficos no son fáciles de circunscribir. En el país se han llevado a cabo distintos estudios para documentar su estructura y diversidad, resaltando por su amplitud espacial el de Trejo y Dirzo (2002), quienes caracterizaron 20 localidades con bosque tropical caducifolio (BTC) a lo largo de su área distribución. A una escala más regional, se cuenta con estudios similares para las Penínsulas de Baja California y Yucatán, Chiapas, Guerrero, Jalisco, Oaxaca, Sonora, y Veracruz (Lott et al., 1987; Rico-Gray et al., 1988; Martínez-Yrizar et al., 1996, 2000; Balvanera et al., 2002; Segura et al., 2002; White y Hood, 2004; Pérez-García y Meave, 2004; Gallardo-Cruz et al., 2005; Durán et al., 2006; Pineda-García et al., 2007; Lebrija-Trejos et al., 2010, 2011; Rocha-Loredo et al., 2010; Almazán-Núñez et al., 2012; Martínez-Cruz et al., 2013; Dzib-Castillo et al., 2014). La información disponible en los estudios previamente mencionados permite resaltar algunas tendencias del BTC de México: (1) las familias Burseraceae, Euphorbiaceae, Rubiaceae y en especial Fabaceae, son importantes en cuanto al número de especies o individuos, (2) la predominancia de los árboles sobre las lianas es evidente, aunque su variación es considerable entre sitios, (3) el área basal presenta una marcada oscilación, con intervalos entre 10.5 y 78.8 m² ha⁻¹, (4) el número total de especies también es muy fluctuante, con valores de riqueza extremos de 22 a 97 especies en 0.1 ha (plantas ≥ 2.5 cm DAP) y (5) presenta una diversidad beta alta.

Este tipo de vegetación se localiza en seis provincias biogeográficas de México, las cuales se distribuyen principalmente en ambas vertientes del país (Rzedowski 1978; Lott & Atkinson 2006). Una excepción a lo anterior es la Provincia de la Depresión del Balsas, ya que se registra hacia la parte continental, abarcando aproximadamente 112,320 km². En esta provincia la vegetación con mayor extensión es el BTC (Rzedowski, 1978; Morrone, 2005), el cual se caracteriza por presentar un notable porcentaje de biota endémica (Rzedowski, 1991; Rodríguez-Jiménez et al., 2005; Lott y Atkinson, 2006; Ceballos et al., 2010).

En general, la mayoría de los estudios realizados en el BTC en esta provincia han tenido como objetivo la descripción fisonómica y florística de este tipo de vegetación (Miranda, 1947; Miranda y Hernández-X, 1963; Rzedowski, 1978). Dentro de las publicaciones con un enfoque cuantitativo se puede mencionar la de Trejo y Dirzo (2002), quienes por medio del censo de los árboles y lianas \geq de 1 cm DAP, en unidades de muestreo de 0.1 ha, incluyen cuatro sitios de la Depresión del Balsas (Cañón del Zopilote, Guerrero; Cerro Tuxpan e Infiernillo, Michoacán y El Limón, Morelos). El número de especies en estas localidades osciló entre 76 y 115 especies, con valores del índice de Shannon de 3.64 a 4.09. Posteriormente, Pineda-García et al. (2007) realizaron cuatro muestreos similares en El Tarimo, Guerrero, donde encontraron un menor número de especies (43-55) y una similitud alta entre sitios (índice de Jaccard de 0.40 a 0.58). En un estudio más reciente, Martínez-Cruz et al. (2013) censaron tres sitios en el municipio de Francisco J. Múgica (Michoacán) y aunque su categoría diamétrica mínima fue de individuos \geq a 2.5 cm, sus resultados fueron similares a los cuantificados en El Tarimo (38 a 45 especies e índice de similitud de Sorensen entre 0.41 y 0.57).

Considerando la superficie de la Provincia de la Depresión del Balsas, la importante variación observada en los atributos comunitarios del BTC en México, la amplia extensión de éste en la Depresión del Balsas, así como el limitado número de contribuciones enfocadas a estimar parámetros cuantitativos de este tipo de vegetación dentro de los límites de esta provincia, el presente estudio tiene como objetivo principal aportar una caracterización de la composición, estructura y diversidad del componente arbóreo de un BTC de la Depresión del Balsas, en el estado de Michoacán (Figura 1). En particular, se desea determinar el grado de similitud de este bosque con respecto a otras regiones previamente estudiadas en México y en el continente americano, ya que debido a la composición florística distintiva de la Provincia Biogeográfica de la Depresión del Balsas, se podrían esperar respuestas particulares de las especies que afecten los atributos de estructura y diversidad a nivel comunitario.

MATERIALES Y MÉTODOS*Área de estudio y sitios de muestreo.*

La zona de trabajo se localiza en el ejido de Tziritzícuaro, en la Provincia Morfotectónica de la Sierra Madre del Sur, Subprovincia de la Depresión del Balsas, en la cuenca hidrológica del Río Balsas, cuya altitud oscila entre 200 y 1,000 m (Ferrusquía-Villafranca, 1993). Entre los sistemas geomorfológicos más importantes que se presentan en la región se encuentran los lomeríos, el valle de laderas tendidas con lomeríos y meseta lávica, y el de sierra con cañadas y mesetas (Ferrusquía-Villafranca, 1993; Nava et al., 1998). De acuerdo con la clasificación de Köppen, modificada por García (2004), el clima del área de estudio es seco cálido con régimen de lluvias de verano, isotermal intertropical y con canícula [BS1(h')w(w)(i)gw'']. La temperatura media anual es de 27.1°C y mayo es el mes que muestra la mayor temperatura (30.2 °C); la precipitación total anual es de 755.4 mm, de los cuales el 80% se concentra entre los meses de junio a septiembre, con una marcada estación seca que va de octubre a mayo (Figura 2). El tipo de vegetación presente en el área corresponde al bosque tropical caducifolio (Rzedowski, 1978) o selva baja caducifolia (Miranda y Hernández-X., 1963), que generalmente se asienta sobre litosoles de textura media (INIFAP y CONABIO, 1995). El uso predominante de la vegetación en la zona es la crianza extensiva de ganado y la extracción de madera (CONANP, 2006).

Como una estrategia para incluir la mayor heterogeneidad florística y ambiental posible, los datos de la vegetación fueron registrados en 36 parcelas de 100 m² (10×10 m), distribuidas en las partes bajas, medias y altas de tres macizos montañosos (La Araña, El Ortigo y El Tukuy), cuya altitud oscila entre 380 y 780 m s.n.m. Las parcelas se establecieron en las laderas con orientación norte y sur, en sitios sin evidencia aparente de disturbio, aunque en el área la recolección de leña y el libre pastoreo de ganado (principalmente vacuno), son actividades frecuentes. En cada una de las unidades de muestreo se registraron todas las plantas arbóreas (incluyendo cactus arborescentes) que estuvieran enraizadas dentro de la parcela y con un diámetro a la altura del pecho (DAP) ≥1 cm. Cada una de las plantas registradas fue identificada taxonómicamente y se midió su altura total, dos diámetros de cobertura (lado mayor de la copa y el perpendicular a éste), así como el número y diámetro de sus tallos.

Análisis de estructura y diversidad.

Se realizaron análisis de estas variables a nivel de parcela (36 de 0.01 ha) y para 0.1 ha, esto último con el objeto de contrastar estos atributos con trabajos similares que usaron esta superficie como área de muestreo. Para ello, de las 36 parcelas censadas se eligieron 10 al azar, sin reemplazo, obteniendo los valores de los atributos comunitarios de interés para las categorías diamétricas ≥ 1 y ≥ 2.5 cm. Con respecto a la estructura se calcularon las siguientes variables: densidad, porcentaje de individuos policaules, cobertura, área basal, DAP y altura. De acuerdo con los procedimientos descritos por Mueller-Dombois y Ellenberg (1974), se calculó el valor de importancia de cada especie, usando los valores relativos de frecuencia, densidad y área basal (Apéndice). Asimismo, como primera medida de diversidad de la comunidad se obtuvo la riqueza de especies local (S) y se calcularon los siguientes índices (ver Magurran, 2004 para las fórmulas de éstos): (i) el de dominancia de Simpson (D), (ii) el de diversidad de Shannon (H'), usando el logaritmo natural para calcularlo, (iii) el de equidad de H' y (iv) el α de Fisher. Para este último, se usó el programa Paleontological Statistics (Hammer, 2012).

Variación de los atributos comunitarios.

Para analizar la variación en la estructura y diversidad taxonómica entre las parcelas, se realizó un análisis de componentes principales (PCA) que incluyó variables de estructura (altura promedio por parcela, promedio de la cobertura, número de tallos, número de individuos, porcentaje de individuos policaules, área basal total, y promedio del diámetro a la altura del pecho), de diversidad (índices de Simpson, Shannon y de α de Fisher), con el programa Paleontological Statistics (Hammer, 2012), así como el número de familias, géneros y especies. Se realizaron correlaciones de Spearman para determinar el grado de asociación de las variables de respuesta a los ejes del PCA que mayor porcentaje de variación explicaron. Se consideró como significativa la prueba a un nivel de $\alpha \leq 0.05$.

RESULTADOS*Composición florística.*

En los tres sitios censados se registraron 78 especies, incluidas en 50 géneros y 24 familias de Magnoliophyta (Apéndice). El Cuadro 1 muestra que el 67% de la riqueza total de especies registradas pertenecen a Fabaceae (24), Burseraceae (10), Boraginaceae (8), Rubiaceae (6) y Euphorbiaceae (4). La primera de estas familias también presenta el mayor número de géneros (14), seguida de Euphorbiaceae y Rubiaceae (ambas con 4), aunque el más diverso pertenece a Burseraceae (*Bursera*, 10 spp.). La riqueza a nivel de familia se relaciona claramente con la abundancia de sus individuos, ya que Fabaceae (274 individuos), Rubiaceae (178), Euphorbiaceae (143), Boraginaceae (89) y Burseraceae (86) representan el 76% del total registrado. Con respecto a este último atributo, los géneros que destacan son *Randia* (145 individuos), *Euphorbia* (92), *Bursera* (86), *Cordia* (85) y *Acacia* (82), que en conjunto engloban el 48% del total.

Estructura.

Se registraron 1,013 individuos y 2,313 tallos en las 36 parcelas de 100 m². Ninguna especie estuvo presente en todas las parcelas y las de mayor frecuencia fueron *Cordia elaeagnoides*, *Randia nelsonii*, *Apoplanesia paniculata* y *Euphorbia schlechtendalii* (26, 22, 19 y 18 parcelas, respectivamente). Un total de 52 especies (66%) aparecieron en menos de cinco parcelas y 26 (33%) se registraron solamente en una. La densidad promedio fue de 28, con una desviación estándar (D.E.) de ± 10 individuos, con valores entre 7 y 56 (Cuadro 2). Las cinco especies más abundantes fueron *R. nelsonii*, *E. schlechtendalii*, *C. elaeagnoides*, *Acacia picachensis* y *Handroanthus impetiginosus* (Apéndice). Con respecto al número de tallos, el promedio fue de 64 ± 33 tallos (mínimo 17, máximo 189). El promedio del porcentaje de individuos policaulales fue $54 \pm 17\%$ y fue la variable estructural que presentó el menor coeficiente de variación (32%), con un intervalo que osciló de 17 al 100% (Cuadro 2). En cuanto al número de tallos nuevamente destacó *R. nelsonii*, seguida por *C. elaeagnoides*, *A. paniculata*, *E. schlechtendalii* y *Bursera coyucensis*.

El promedio de la cobertura para el total de parcelas fue de $310 \pm 154 \text{ m}^2$. El valor mínimo fue de 124 m^2 y el máximo de $1,003 \text{ m}^2$ (Cuadro 2). Esta variable fue la que mostró el mayor coeficiente de variación (50%) y se caracterizó porque los individuos con DAP entre 5 a 9.9 cm presentaron los valores más altos de cobertura (Figura 3A). Las cinco especies que se destacaron en cuanto a sus valores de cobertura fueron (Apéndice): *C. elaeagnoides* ($1,608 \text{ m}^2$), *Lysiloma divaricatum* (956 m^2), *A. picachensis* (799 m^2), *Acacia cochliacantha* (725 m^2) y *R. nelsonii* (722 m^2).

El promedio del área basal fue de $0.18 \pm 0.08 \text{ m}^2$, con el valor más bajo de 0.06 m^2 y el mayor de 0.44 m^2 (Cuadro 2). Los individuos con un diámetro ≥ 20 cm son los que tuvieron el mayor aporte al valor total de área basal (33%, Figura 3B). Un total de 10 especies contribuyeron con más del 60% del área basal (Apéndice), destacando *C. elaeagnoides* (18.6%), *Cyrtocarpa procera* (8.2%), *L. divaricatum* (7.9 %), *A. paniculata* (6.7%) y *Cochlospermum. vitifolium* (4.2%). El promedio del DAP fue de 5.1 ± 1.4 cm y el intervalo osciló entre 2.9 y 7.7 cm (Cuadro 2). Los individuos y los tallos de 1 a 4.9 cm representan el 61% y 54% del total registrado, respectivamente (Figura 3, C-D). Las especies con los valores promedio de DAP más sobresalientes fueron *C. vitifolium* (42 ± 5.8), *Pterocarpus orbiculatus* (24 ± 0), *Stenocereus queretaroensis* (22 ± 6.7) y *Bursera heteresthes* (17 ± 5.6).

La altura promedio en el total de parcelas muestreadas fue de 4.6 ± 0.9 m, con un intervalo de 2.9 a 6.8 m (Cuadro 2). Las plantas con un diámetro ≥ 20 cm presentaron la mayor altura promedio, mientras que la frecuencia más alta se presenta en los individuos de 4 m (Figura 4). La especie con mayor estatura fue *H. impetiginosus* (16 m), mientras que tres alcanzaron una altura de 15 m (*C. vitifolium*, *C. elaeagnoides*, y *L. divaricatum*). Los resultados del VIR muestran que las cinco especies estructuralmente más importantes en orden decreciente fueron (Apéndice): *C. elaeagnoides* (33.45), *R. nelsonii* (23.22), *E. schlechtendalii* (16.34), *A. paniculata* (15.85) y *L. divaricatum* (15.01).

El análisis multivariado indica que el 85% de la variación en los datos es explicada por los dos primeros ejes (eje uno, 56%; eje dos, 29%). Con la excepción del área basal, las variables estructurales se relacionan significativamente con el eje uno del PCA, mientras que en general las variables de diversidad están asociadas con el eje dos (Cuadro 3). Las parcelas ubicadas hacia el

lado derecho de la Figura 5 están principalmente afectadas por las variables estructurales (e. g. cobertura o altura). Por otro lado, las parcelas localizadas a la izquierda del cuadrante superior se caracterizan por tener valores altos en las distintas categorías taxonómicas que presentan y en el índice alfa de Fisher, mientras que en la parte inferior izquierda se presentan aquellas con los valores mayores de abundancia.

Diversidad.

La riqueza promedio en las parcelas muestreadas fue de 10 ± 4 especies (intervalo: 2-19 especies). El valor obtenido para el índice de Simpson (0.05) y su promedio (0.18 ± 0.15), muestran un bajo nivel de dominancia dentro de la comunidad, aunque este atributo resultó ampliamente variable entre las unidades de muestreo, lo que concuerda con los valores obtenidos para el índice de equitatividad (Cuadro 2), con un coeficiente de variación de 80%. El valor promedio del índice de Shannon fue de 2 ± 0.5 , con valores de 0.41 a 2.69 y un coeficiente de variación del 26%. El índice α de Fisher promedió 7.5 ± 4.9 , con una variabilidad alta (67%) y un valor global de 21 (Cuadro 2).

DISCUSIÓN

Composición florística.

En el presente estudio se encontró que la familia con mayor número de especies, géneros e individuos fue Fabaceae (Cuadro 1). Este hallazgo coincide con numerosos estudios desarrollados en los bosques secos de México, Centro y Sudamérica (Lott et al., 1987; Gentry, 1988; Gillespie et al., 2000; Phillips y Miller, 2002; Trejo y Dirzo, 2002; Gallardo-Cruz et al., 2005; Ruiz et al., 2005; Lott y Atkinson, 2006; Pineda-García et al., 2007; Pérez-García et al., 2010; Almazán-Núñez et al., 2012; Martínez-Cruz et al., 2013). De hecho, la revisión de Rzedowski y Calderón de Rzedowski (2013), sobre la flora fanerogámica del BTC, confirma la predominancia indudable de esta familia. Asimismo, en Tziritzícuaró, las familias Burseraceae, Euphorbiaceae y Rubiaceae ocupan posiciones importantes en lo que concierne al número de especies, lo que coincide con lo documentado en estudios previos (Cué-Bär *et al.* 2006; Sousa 2010) Gentry, 1995; Phillips y Miller, 2002; Gallardo-Cruz et al., 2005; Cué-Bär et al., 2006; Sousa, 2010; Almazán-Núñez et al., 2012).

A nivel genérico no sorprende encontrar que el taxón con mayor número de especies en Tzirtzicuario sea *Bursera* (Cuadro 1), ya que la Cuenca del Balsas ha sido reconocida como centro de endemismo y diversificación de este taxón (Rzedowski, 1978, 1991; Becerra, 2005; De-Nova et al., 2012). Cabe destacar que Michoacán y Oaxaca comparten la segunda posición a nivel nacional respecto al número de especies en este género (37), sólo superadas por Guerrero, con 47 especies (Rzedowski et al., 2005). Se postula que la gran diversidad de *Bursera* se debe en parte a procesos geográficos como el levantamiento de la Sierra Madre Occidental y el Eje Neovolcánico Transmexicano, eventos que ocurrieron durante los periodos Terciario y Cuaternario (Becerra, 2005; Rzedowski et al., 2005) y que permitieron su radiación, principalmente a lo largo de la vertiente del Pacífico y la Cuenca del Balsas. Otros géneros que se destacaron también en este estudio, y que han sido clasificados previamente como de amplia distribución en el Neotrópico, especialmente en los bosques secos son: *Acacia*, *Caesalpinia*, *Cordia*, *Euphorbia*, *Lonchocarpus*, *Lysiloma*, *Mimosa* y *Randia* (Gentry, 1995). Todos estos taxones son mencionados por Rzedowski y Calderón de Rzedowski (2013) entre los que contienen mayor número de especies y que habitan preferencial o exclusivamente en el BTC.

Estructura.

Los valores de densidad en 0.1 ha (314 ind. ≥ 1 cm y 202 ind. ≥ 2.5 cm) obtenidos para Tzirtzicuario (Cuadro 4), se ubican dentro de las cifras previamente documentadas para este tipo de vegetación en México (203-583 individuos ≥ 1 cm DAP; Lott et al., 1987; Trejo, 2005) y para otras comunidades del Neotrópico seco donde se censaron entre 135 y 520 individuos ≥ 2.5 cm de DAP (Keel et al., 1993; Gentry, 1995; Gillespie et al., 2000; Phillips y Miller, 2002; Pineda-García et al., 2007; Martínez-Cruz et al., 2013). La policaulecencia fue un atributo notable debido a su alta frecuencia, ya que 61.1% de las unidades de muestreo se caracterizaron por tener más del 50% de sus individuos con más de un tallo (Cuadro 2) y lo mismo acontece cuando se compara este porcentaje en un área de 0.1 ha (Cuadro 4). La presencia de árboles con tallos múltiples constituye un rasgo característico de los bosques tropicales secos (Dunphy et al., 2000; Gallardo-Cruz et al., 2005, 2009).

Los valores de cobertura promedio muestran que existe un alto porcentaje (>300) de superposición de las copas de los árboles en el dosel del BTC estudiado (Cuadro 2), en particular

de los individuos con DAP cercanos a los 10 cm (Figura 3), una situación análoga a lo obtenido para el BTC de Nizanda (Gallardo-Cruz et al., 2005; Pérez-García y Meave, 2004). El área basal promedio para los individuos ≥ 2.5 cm de DAP fue de 1.87 m² (Cuadro 4), la cual es similar a lo registrado en localidades de Jalisco y Michoacán por Lott et al. (1987) y Martínez-Cruz et al. (2013). Este valor está por debajo del promedio registrado para el Neotrópico, que es de 3.2 m² (Gentry, 1995; Salas-Morales, 2002).

La altura promedio registrada en el área de estudio (4.6 m; Cuadro 2) también resultó parecida a la que se obtuvo en Cerro Verde, Oaxaca (4.1 m, Gallardo-Cruz et al., 2005), pero menor a los 6 y 8 m registrados en distintas localidades de México e islas del Caribe (Kapos, 1986; Murphy y Lugo, 1986; Martínez-Yrizar et al., 1992, 1996; Gonzalez y Zak, 1996; Salas-Morales, 2002; Segura et al., 2002; Gallardo-Cruz et al., 2005; McLaren et al., 2005; Durán et al., 2006; Álvarez-Yépiz et al., 2008).

El análisis multivariado muestra que el BTC de Tziritzícuaru presenta una alta variación (>80%) en cuanto a sus atributos comunitarios de riqueza, estructura y diversidad, pero en términos generales reitera su equivalencia con el BTC localizado a lo largo del Neotrópico (Gentry, 1995; Phillips y Miller, 2002; Trejo y Dirzo, 2002; Gallardo-Cruz et al., 2005; Lott y Atkinson, 2006; Pineda-García et al., 2007; Pérez-García et al., 2010; Martínez-Cruz et al., 2013). Esta gran heterogeneidad en los rasgos comunitarios se ha explorado con cierto detalle en diversas regiones del mundo y ha sido relacionado con la variación de factores ambientales (e. g., insolación, temperatura y humedad) que se puede presentar en los paisajes naturales debido a factores geográficos como el relieve y la geomorfología (Gallardo-Cruz, Meave & Pérez-García 2005; Durán *et al.* 2006; Warren II 2008; Flores *et al.* 2009; Reich *et al.* 2010; Warren II 2010; Li *et al.* 2011)Gallardo-Cruz et al., 2005; Durán et al., 2006; Warren, 2008, 2010; Flores et al., 2009; Reich et al., 2010; Li et al., 2011). No obstante, este tipo de relaciones aún tienen que ser evaluadas en el área de estudio.

Diversidad.

En el submuestreo de 0.1 ha (Cuadro 4), se cuantificaron 53 y 47 especies tomando en cuenta individuos ≥ 1 y ≥ 2.5 cm de DAP, respectivamente; este contingente florístico incluye para la categoría diamétrica menor 20 familias y 36 géneros, mientras que para la segunda estos taxones

registran valores ligeramente menores (18 y 32). Nuevamente la riqueza de las categorías supraespecíficas es casi idéntica a la reportada en varias localidades de México y del Neotrópico (Murphy y Lugo, 1986; Gentry, 1995; Trejo y Dirzo, 2002; Pineda-García et al., 2007; Martínez-Cruz et al., 2013). A nivel de especie, el valor obtenido en el BTC de Tziritzícuaró se ubicó dentro del intervalo registrado para este tipo de vegetación en México (Trejo y Dirzo, 2002), aunque por debajo del promedio nacional (74 ± 24 especies). Asimismo, la riqueza es lejana de los valores más altos (>100 especies) documentados para el BTC del Neotrópico (Gentry, 1995) y a nivel mundial (Phillips y Miller, 2002). De hecho, la cifra de este atributo de diversidad se parece más a las obtenidas previamente por Pineda-García et al. (2007), Martínez-Cruz et al. (2013) y a los de otras localidades del país estudiadas por Trejo (2005) (e. g., La Burrera, Baja California; Cerro Zináparo, Michoacán; Jesús María, Nayarit; Calipam, Puebla). Al compararlos con otros sitios localizados en América, los valores de los índices de diversidad (Cuadro 4) siguen tendencias similares a las descritas para el número de especies.

Conclusiones.

Los resultados del presente estudio permiten afirmar que la composición, estructura y diversidad del BTC en Tziritzícuaró son comparables con lo detectado para este tipo de vegetación en otras localidades de México y del continente Americano. Estos atributos comunitarios podrían ser mejor entendidos si se analizará la influencia de factores ambientales críticos como la topografía, diferentes tipos de suelo o el efecto del disturbio por actividades agropastoriles (Robert y Marie-Agnès, 2003; Lebrija-Trejos et al., 2010; Eisenlohr et al., 2013). También puede ser pertinente evaluar la variación de atributos funcionales de las especies a lo largo de gradientes ambientales de disponibilidad de humedad, un enfoque de investigación relativamente reciente y promisorio para entender los patrones de estructuración y mantenimiento de la biodiversidad en el BTC (McGill et al., 2006; Li et al., 2011; Pavoine y Bonsall, 2011). El establecimiento de parcelas permanentes, que incluso puedan reflejar diferentes tiempos de disturbio (e. g. Lebrija-Trejos et al., 2010, 2011), serían especialmente valiosas para el desarrollo de este tipo de investigaciones, lo que contribuiría en la conservación del BTC de la Depresión del Balsas, una región prioritaria al respecto a una escala global (Olson y Dinerstein, 2002).

AGRADECIMIENTOS

El presente estudio forma parte de la investigación doctoral del primer autor y constituye un requisito para la obtención del grado de Doctor en Ciencias del Posgrado en Ciencias Biológicas de la Universidad Nacional Autónoma de México (UNAM). El primer autor agradece al Posgrado en Ciencias Biológicas de la UNAM y al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACyT) por las facilidades y la beca otorgados para desarrollar sus estudios de doctorado. Esta investigación fue apoyada por el Programa de Apoyo a Proyectos de Investigación e Innovación Tecnológica (PAPIIT) de la UNAM, como parte del proyecto IN207512 (Fenología de especies arbóreas del bosque tropical caducifolio en la Depresión del Balsas, Michoacán). Agradecemos a Patricio Rosas y Jesús Rosas, habitantes de la localidad de Tziritzícuaru, por la asistencia en el trabajo de campo realizado en el presente estudio. A la Ing. Atzimba López Maldonado, al Ing. Alberto Valencia García y al MTI. Heberto Ferreira Medina, por apoyar diversos aspectos técnicos del trabajo de cómputo. La ayuda de la M. en C. Guadalupe Cornejo Tenorio fue invaluable en la identificación de las plantas censadas y en la elaboración final de las figuras. Los comentarios realizados al documento por tres árbitros anónimos y por el Dr. Ramón Cuevas Guzmán contribuyeron a mejorar sustancialmente una versión previa del trabajo.

LITERATURA CITADA

- Almazán-Núñez, R. C., M. del C. Arizmendi, L. E. Eguiarte y P. Corcuera. 2012. Changes in composition, diversity and structure of woody plants in successional stages of tropical dry forest in southwest Mexico. *Revista Mexicana de Biodiversidad* 83: 1096-1109.
- Álvarez-Yépez, J. C., A. Martínez-Yrizar, A. Bórquez y C. Lindquist. 2008. Variation in vegetation structure and soil properties related to land use history of old-growth and secondary tropical dry forests in northwestern Mexico. *Forest Ecology and Management* 256: 355-366.
- Balvanera, P., E. Lott, G. Segura, C. Siebe y A. Islas. 2002. Patterns of β -diversity in a Mexican tropical dry forest. *Journal of Vegetation Science* 13: 145-158.
- Becerra, J. X. 2005. Timing the origin and expansion of the Mexican tropical dry forest. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 102: 10919-10923.
- Ceballos, G., L. Martínez, A. García, E. Espinoza, J. B. Creel y R. Dirzo. 2010. Diversidad, amenazas y áreas prioritarias para la conservación de las selvas secas del Pacífico de México. Fondo de Cultura Económica, México, D.F. 594 p.

- CONANP (Comisión Nacional de Áreas Naturales Protegidas). 2006. Estudio previo justificativo para el establecimiento de la Reserva de la Biofera Zicuirán-Infiernillo. CONANP, México, D.F. 59 p.
- Cué-Bär, E. M., J. L. Villaseñor, L. Arredondo-Amezcuca, G. Cornejo-Tenorio y G. Ibarra-Manríquez. 2006. La flora arbórea de Michoacán, México. *Boletín de la Sociedad Botánica de México* 78: 47-81.
- De-Nova, J. A., R. Medina, J. C. Montero, A. Weeks, J. A. Rosell, M. E. Olson, L. E. Eguiarte y S. Magallón. 2012. Insights into the historical construction of species-rich Mesoamerican seasonally dry tropical forests: the diversification of *Bursera* (Burseraceae, Sapindales). *New Phytologist* 193: 276-287.
- Dunphy, B. K., P. G. Murphy y A. E. Lugo. 2000. The tendency for trees to be multiple-stemmed in tropical and subtropical dry forests: studies of Guanica forest, Puerto Rico. *Tropical Ecology* 41: 161-168.
- Durán, E., J. A. Meave, E. J. Lott y G. Segura. 2006. Structure and tree diversity patterns at the landscape level in a Mexican tropical deciduous forest. *Boletín de la Sociedad Botánica de México* 79: 43-60.
- Dzib-Castillo, B., C. Chanatásig-Vaca y N. A. González-Valdivia. 2014. Estructura y composición en dos comunidades arbóreas de la selva baja caducifolia y mediana subcaducifolia en Campeche, México. *Revista Mexicana de Biodiversidad* 85: 167-178.
- Eisenlohr, P. V., L. F. Alves, L. C. Bernacci, M. C. Padgurschi, R. B. Torres, E. M. Prata, F. A. M. dos Santos, M. A. Assis, E. Ramos y A. L. C. Rochelle. 2013. Disturbances, elevation, topography and spatial proximity drive vegetation patterns along an altitudinal gradient of a top biodiversity hotspot. *Biodiversity and Conservation* 22: 2767-2783.
- Ferrusquía-Villafranca, I. 1993. Geology of Mexico: a synopsis. *In* Biological diversity of Mexico: origins and distribution, T. Ramammorthy, R. Bye, A. Lot y J. Fa (eds.). Oxford University Press New York. p. 3-107.
- Flores, A. N., V. Y. Ivanov, D. Entekhabi y R. L. Bras. 2009. Impact of hillslope-scale organization of topography, soil moisture, soil temperature, and vegetation on modeling surface microwave radiation emission. *IEEE Transactions on Geoscience and Remote Sensing* 47: 2557-2571.
- Gallardo-Cruz, J. A., J. A. Meave y E. A. Pérez-García. 2005. Estructura, composición y diversidad de la selva baja caducifolia del Cerro Verde, Nizanda (Oaxaca), México. *Boletín de la Sociedad Botánica de México* 76: 19-35.
- Gallardo-Cruz, J. A., E. A. Pérez-García y J. A. Meave. 2009. β -Diversity and vegetation structure as influenced by slope aspect and altitude in a seasonally dry tropical landscape. *Landscape Ecology* 24: 473-482.

- García, E. 2004. Modificaciones al sistema de clasificación climática de Köppen. Instituto de Geografía, Universidad Nacional Autónoma de México, México, D.F. 90 p.
- Gentry, A. H. 1988. Changes in plant community diversity and floristic composition on environmental and geographical gradients. *Annals of the Missouri Botanical Garden* 75: 1-34.
- Gentry, A. H. 1995. Diversity and floristic composition of neotropical dry forests. *In* Seasonally Dry Tropical Forests, A. H. Gentry, H. A. Mooney y E. Medina (eds.). Cambridge University Press, New York. p. 146-194.
- Gillespie, T., A. Grijalva y C. Farris. 2000. Diversity, composition, and structure of tropical dry forests in Central America. *Plant Ecology* 147: 37-47.
- Gonzalez, O. J. y D. R. Zak. 1996. Tropical dry forests of St. Lucia, West Indies: vegetation and soil properties. *Biotropica* 28: 618-626.
- Hammer, Ø. 2012. PAST. Paleontological Statistics, version 2.17. Reference Manual. 60 p.
- INIFAP (Instituto Nacional de Investigaciones Forestales y Agropecuarias) y CONABIO (Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad). 1995. Edafología. <http://www.conabio.gob.mx/informacion/gis/>; última consulta: 20.XI.2013, México, D.F.
- Kapos, V. 1986. Dry limestone forests of Jamaica. *In* Forests of Jamaica, D. A. Thompson, P. K. Bretting and M. Humphreys (eds.). The Jamaican Society of Scientists and Technologists, Jamaica, Kingston. p. 49-58.
- Keel, S., A. H. Gentry y L. Spinzi. 1993. Using vegetation analysis to facilitate the selection of conservation sites in eastern Paraguay. *Conservation Biology* 7: 66-75.
- Lebrija-Trejos, E., J. A. Meave, L. Poorter, E. A. Pérez-García y F. Bongers. 2010. Pathways, mechanisms and predictability of vegetation change during tropical dry forest succession. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics* 12: 267-275.
- Lebrija-Trejos, E., E. A. Pérez-García, J. A. Meave, L. Poorter y F. Bongers. 2011. Environmental changes during secondary succession in a tropical dry forest in Mexico. *Journal of Tropical Ecology* 27: 477-489.
- Li, X., Y. Nie, X. Song, R. Zhang y G. Wang. 2011. Patterns of species diversity and functional diversity along the south to north-facing slope gradient in a sub-alpine meadow. *Community Ecology* 12: 179-187.
- Lott, E. J., S. H. Bullock y J. A. Solis-Magallanes. 1987. Floristic diversity and structure of upland and arroyo forests of coastal Jalisco. *Biotropica* 19: 228-235.

- Lott, E. J. y T. H. Atkinson. 2006, Mexican and Central American seasonally dry tropical forests: Chamela-Cuixmala, Jalisco, as a focal point for comparison. *In* Plant diversity, biogeography, and conservation, R. T. Pennington, G. P. Lewis y J. A. Ratters (eds.). Taylor and Francis, Boca Raton, Florida. p. 315-342.
- Magurran, A. E. 2004. Measuring biological diversity. Blackwell, Oxford. 256 p.
- Martínez-Cruz, J. M., M. Méndez-Toribio, J. Cortés-Flores, P. Coba y G. Ibarra-Manríquez. 2013. Estructura y diversidad de los bosques estacionales desaparecidos por la construcción de la presa Gral. Francisco J. Múgica, en la Depresión del Balsas, Michoacán, México. *Revista Mexicana de Biodiversidad* 84: 1216-1234.
- Martínez-Yrizar, A., J. Sarukhán, A. Pérez-Jimenez, E. Rincon, J. M. Maass, A. Solis-Magallanes y L. Cervantes. 1992. Above-ground phytomass of a tropical deciduous forest on the coast of Jalisco, Mexico. *Journal of Tropical Ecology* 8: 87-96.
- Martínez-Yrizar, A., J. M. Maass, L. A. Pérez-Jiménez y J. Sarukhán. 1996. Net primary productivity of a tropical deciduous forest ecosystem in western Mexico. *Journal of Tropical Ecology* 12: 169-175.
- Martínez-Yrizar, A., A. Búrquez, M. Maass, R. Robichaux y D. Yetman. 2000, Structure and functioning of tropical deciduous forest in western Mexico. *In* The tropical deciduous forest of Alamos. Biodiversity of a threatened ecosystem in Mexico. R. H. Robichaux y D. A. Yetmans (eds.). University of Arizona, Tucson, Arizona. p. 19-35.
- McGill, B. J., B. J. Enquist, E. Weiher y M. Westoby. 2006. Rebuilding community ecology from functional traits. *Trends in Ecology and Evolution* 21: 178-185.
- McLaren, K. P., M. A. McDonald, J. B. Hall y J. R. Healey. 2005. Predicting species response to disturbance from size class distributions of adults and saplings in a Jamaican tropical dry forest. *Plant Ecology* 181: 69-84.
- Miranda, F. 1947. Estudios sobre la vegetación de México. V. Rasgos de la vegetación en la cuenca del río Balsas. *Revista de la Sociedad Mexicana de Historia Natural* 8: 95-114.
- Miranda, F. y E. Hernández-X. 1963. Los tipos de vegetación de México y su clasificación. *Boletín de la Sociedad Botánica de México* 28: 29-179.
- Morrone, J. 2005. Hacia una síntesis biogeográfica de México. *Revista Mexicana de Biodiversidad* 76: 207-252.
- Mueller-Dombois, D. y H. Ellenberg. 1974. Aims and methods of vegetation ecology. John Wiley and Sons, New York. 547 p.
- Murphy, P. G. y A. E. Lugo. 1986. Structure and biomass of a subtropical dry forest in Puerto Rico. *Biotropica* 18: 89-96.

- Nava, R., C. Jiménez, M. Sánchez y A. Jiménez. 1998. Listado florístico de la cuenca del Río Balsas, México. *Polibotánica* 9: 1-151.
- Olson, D. y E. Dinerstein. 2002. The global 2000: priority ecoregions for global conservation. *Annals of the Missouri Botanical Garden* 89: 199-224.
- Pavoine, S. y M. B. Bonsall. 2011. Measuring biodiversity to explain community assembly: A unified approach. *Biological Reviews* 86: 792-812.
- Pérez-García, E. A. y J. A. Meave. 2004. Heterogeneity of xerophytic vegetation of limestone outcrops in a tropical deciduous forest region in southern México. *Plant Ecology* 175: 147-163.
- Pérez-García, E. A., J. A. Meave, J. L. Villaseñor, J. A. Gallardo-Cruz y E. E. Lebrija-Trejos. 2010. Vegetation heterogeneity and life-strategy diversity in the flora of the heterogeneous landscape of Nizanda, Oaxaca, Mexico. *Folia Geobotanica* 45: 143-161.
- Pérez-García, E. A., J. A. Meave y S. R. S. Cevallos-Ferriz. 2012. Flora and vegetation of the seasonally dry tropics in Mexico: origin and biogeographical implications. *Acta Botanica Mexicana* 100: 149-193.
- Phillips, O. y J. S. Miller. 2002. Global patterns of plant diversity: Alwyn H. Gentry's forest transect data set. *Monographs in Systematic Botany from the Missouri Botanical Garden* 89: 1-319.
- Pineda-García, F., L. Arredondo-Amezcuca y G. Ibarra-Manríquez. 2007. Riqueza y diversidad de especies leñosas del bosque tropical caducifolio El Tarimo, Cuenca del Balsas, Guerrero. *Revista Mexicana de Biodiversidad* 78: 129-139.
- Reich, R., C. Bonham, C. Aguirre-Bravo y M. Chazaro-Basañeza. 2010. Patterns of tree species richness in Jalisco, Mexico: relation to topography, climate and forest structure. *Plant Ecology* 210: 67-84.
- Rico-Gray, V., J. García-Franco, A. Puch y P. Sima. 1988. Composition and structure of a tropical dry forest in Yucatan, Mexico. *International Journal of Ecology and Environmental Sciences* 14: 21-29.
- Robert, A. y M. Marie-Agnès. 2003. Topographic variation and stand heterogeneity in a wet evergreen forest of India. *Journal of Tropical Ecology* 19: 697-707.
- Rocha-Loredo, A. G., N. Ramírez-Marcial y M. González-Espinosa. 2010. Riqueza y diversidad de árboles del bosque tropical caducifolio en la Depresión Central de Chiapas. *Boletín de la Sociedad Botánica de México* 87: 89-113.

- Rodríguez-Jiménez, C., R. Fernández-Nava, M. de la Luz Arreguín-Sánchez y A. Rodríguez-Jiménez. 2005. Plantas vasculares endémicas de la cuenca del río Balsas, México. *Polibotánica* 20: 73-99.
- Ruiz, J., M. C. Fandino y R. L. Chazdon. 2005. Vegetation structure, composition, and species richness across a 56-year chronosequence of dry tropical forest on Providencia Island, Colombia. *Biotropica* 37: 520-530.
- Rzedowski, J. 1978. *Vegetación de México*. Limusa, México, D.F. 432 p.
- Rzedowski, J. 1991. Diversidad y orígenes de la flora fanerogámica de México. *Acta Botanica Mexicana* 14: 3-21.
- Rzedowski, J., R. Medina Lemos y G. Calderón de Rzedowski. 2005. Inventario del conocimiento taxonómico, así como de la diversidad y del endemismo regionales de las especies mexicanas de *Bursera* (Burseraceae). *Acta Botanica Mexicana* 70: 85-111.
- Rzedowski, J. y G. Calderón de Rzedowski. 2013. Datos para la apreciación de la flora fanerogámica del bosque tropical caducifolio de México. *Acta Botanica Mexicana* 102: 1-23.
- Salas-Morales, S. H. 2002. Relaciones entre la heterogeneidad ambiental y la variabilidad estructural de las selvas tropicales secas de la costa de Oaxaca, México. Tesis, Maestría (Biología Ambiental) Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México, México, D. F. 101 p.
- Segura, G., P. Balvanera, E. Durán y A. Pérez. 2002. Tree community structure and stem mortality along a water availability gradient in a Mexican tropical dry forest. *Plant Ecology* 169: 259-271.
- Sousa, M. 2010. Centros de endemismo: las leguminosas. *In* *Diversidad, amenazas y áreas prioritarias para la conservación de las selvas secas del Pacífico de México*, G. Ceballos, L. Martínez, A. García, E. Espinoza, J. Bezaury y R. Dirzo (eds.). Fondo de Cultura Económica, México, D.F. p. 77-91.
- Trejo, I. 2005. Análisis de la diversidad de la selva baja caducifolia en México. *In* *Sobre diversidad biológica: el significado de las diversidades alfa, beta y gamma*, G. Halffter Salas, J. Soberon, P. Koleff y A. Melic (eds.). m3m-Monografías Tercer milenio, Sociedad Entomológica Aragonesa, Zaragoza/Conabio/Grupo Diversitas-México/Conacyt, México, D.F. p. 111-122.-
- Trejo, I. y R. Dirzo. 2002. Floristic diversity of Mexican seasonally dry tropical forests. *Biodiversity and Conservation* 11: 2063-2084.
- Warren, R. J. 2008. Mechanisms driving understory evergreen herb distributions across slope aspects: as derived from landscape position. *Plant Ecology* 198: 297-308.

- Warren, R. J. 2010. An experimental test of well-described vegetation patterns across slope aspects using woodland herb transplants and manipulated abiotic drivers. *New Phytologist* 185: 1038-1049.
- White, D. A. y C. S. Hood. 2004. Vegetation patterns and environmental gradients in tropical dry forests of the northern Yucatan Peninsula. *Journal of Vegetation Science* 15: 151-160.

Cuadro 1. Distribución del número (porcentaje) de géneros y especies en las familias más diversas, así como el número de especies en los géneros más importantes en la comunidad de árboles del bosque tropical caducifolio en Tziritzicuaró, Michoacán, México.

Familias	Géneros/Especies	Géneros	Especies
Fabaceae	14 (28) / 24 (31)	<i>Bursera</i>	10 (12)
Euphorbiaceae	4 (8) / 4 (5)	<i>Acacia</i>	4 (5)
Rubiaceae	4 (8) / 6 (8)	<i>Cordia</i>	4 (5)
Anacardiaceae	3 (6) / 3 (4)	<i>Mimosa</i>	4 (5)
Boraginaceae	2 (4) / 8 (10)	<i>Lonchocarpus</i>	3 (4)
Capparaceae	2 (4) / 2 (3)	<i>Lysiloma</i>	2 (3)
Malpighiaceae	2 (4) / 2 (3)	<i>Randia</i>	3 (4)
Malvaceae	2 (4) / 2 (3)	<i>Caesalpinia</i>	2 (2)
Polygonaceae	2 (4) / 2 (3)	<i>Erythroxylum</i>	2 (2)
Burseraceae	1 (2) / 10 (12.8)	<i>Amphipterygium</i>	1 (1)
Otras	14 (28) / 15 (19.2)	Otros	43 (56)

Cuadro 2. Valores de los atributos estructurales y de diversidad en parcelas de 100 m² del bosque tropical caducifolio en Tziritzicuaró, Michoacán. Se indica el número de parcela seguido de la abreviatura de la montaña donde se hizo el censo (OR, El Ortigo; TU, El Tukuy; AR, La Araña). Abreviaturas: C.V. (Coeficiente de variación), DAP (diámetro a la altura del pecho), D.E. (Desviación estándar), Ind Pol (individuos policaules), S(número de especies).

Unidad de muestreo	Estructura						Diversidad				
	Densidad (individuos)	Ind Pol (%)	Cobertura (m ²)	Área basal (m ²)	DAP (cm)	Altura (m)	S	Simpson D	Shannon H'	Fisher α	Shannon E
1 OR	23	35	1003	0.13	5.80	5.14	13	0.08	2.34	12.38	0.91
2 OR	56	34	373	0.09	3.11	4.53	8	0.42	1.12	2.55	0.54
3 OR	55	45	371	0.11	3.12	3.23	9	0.53	1.09	3.06	0.50
4 OR	19	47	252	0.14	7.28	6.24	10	0.10	2.10	8.54	0.91
5 OR	17	35	213	0.06	4.69	5.75	7	0.17	1.71	4.45	0.88
6 OR	22	41	262	0.17	7.35	6.17	6	0.24	1.49	2.72	0.83
7 OR	20	30	225	0.23	6.45	5.62	7	0.31	1.44	3.83	0.74
8 OR	18	67	218	0.13	4.95	4.38	5	0.45	1.05	2.29	0.65
9 OR	24	17	430	0.25	7.65	6.78	7	0.17	1.72	3.32	0.89
10 OR	36	39	438	0.44	7.59	5.26	16	0.07	2.57	11.04	0.93
11 OR	22	45	197	0.09	4.56	4.58	7	0.17	1.73	3.54	0.89
12 OR	7	100	173	0.09	7.38	6.08	2	0.71	0.41	0.94	0.59
13 TU	24	58	169	0.17	4.60	4.25	16	0.03	2.69	20.98	0.97
14 TU	37	51	318	0.21	4.49	4.54	14	0.12	2.26	8.20	0.86

Unidad de muestreo	Estructura						Diversidad				
	Densidad (individuos)	Ind Pol (%)	Cobertura (m ²)	Área basal (m ²)	DAP (cm)	Altura (m)	S	Simpson D	Shannon H'	Fisher α	Shannon E
15 TU	25	52	250	0.23	5.34	4.60	12	0.09	2.27	9.06	0.91
16 TU	22	55	208	0.11	4.04	4.34	9	0.13	2.05	5.69	0.93
17 TU	29	52	275	0.15	4.13	4.30	9	0.20	1.76	4.47	0.80
18 TU	40	35	384	0.18	4.64	4.39	18	0.08	2.62	12.59	0.91
19 TU	29	90	166	0.13	3.30	3.13	14	0.07	2.46	10.65	0.93
20 TU	22	68	309	0.16	4.30	4.52	11	0.10	2.17	8.76	0.91
21 TU	15	47	233	0.19	6.05	3.91	11	0.04	2.34	18.60	0.98
22 TU	36	64	415	0.35	5.58	3.99	16	0.08	2.52	11.04	0.91
23 TU	20	30	258	0.16	7.01	5.51	8	0.13	1.89	4.94	0.91
24 TU	31	65	266	0.11	3.60	4.16	10	0.22	1.81	5.12	0.78
25 AR	25	64	349	0.25	4.78	4.62	13	0.09	2.32	10.92	0.91
26 AR	28	68	542	0.21	4.73	5.68	6	0.32	1.35	2.34	0.75
27 AR	27	52	428	0.36	5.92	5.30	10	0.14	2.00	5.75	0.87
28 AR	29	66	209	0.15	4.08	4.15	12	0.07	2.35	7.67	0.94
29 AR	40	55	476	0.25	5.52	4.72	15	0.23	2.01	8.72	0.74
30 AR	36	67	238	0.12	3.56	3.91	12	0.12	2.17	6.30	0.88
31 AR	41	71	196	0.19	2.89	2.94	13	0.10	2.29	6.56	0.89
32 AR	21	71	289	0.19	6.10	4.41	5	0.25	1.41	2.08	0.87
33 AR	25	60	353	0.15	4.76	4.43	9	0.11	2.05	5.04	0.93

Unidad de muestreo	Estructura						Diversidad				
	Densidad (individuos)	Ind Pol (%)	Cobertura (m ²)	Área basal (m ²)	DAP (cm)	Altura (m)	S	Simpson D	Shannon H'	Fisher α	Shannon E
34 AR	40	73	233	0.28	4.63	3.42	17	0.13	2.32	11.17	0.82
35 AR	18	61	124	0.11	4.31	3.43	8	0.14	1.85	5.52	0.89
36 AR	34	38	314	0.29	5.74	4.76	11	0.21	1.89	5.64	0.79
<i>Total</i>	1013	53	11156	6.65	-	-	79	0.05	3.50	21	0.80
<i>Promedio</i>	28	54	310	0.18	5.11	4.64	10	0.18	1.98	7.50	0.84
<i>D.E.</i>	10	17	154	0.08	1.35	0.92	4	0.15	0.51	4.99	0.12
<i>C.V. (%)</i>	37	32	50	45	26	20	37	80	26	67	14

Cuadro 3. Coeficientes de correlación de Spearman obtenidos de relacionar los valores estructurales y de diversidad de la comunidad de árboles del bosque tropical caducifolio y los puntajes de los ejes del análisis de componentes principales. $n=36$; *** $P\leq 0.001$, ** $P\leq 0.01$ y * $P\leq 0.05$.

Variable	Eje 1	Eje 2
Altura	0.76**	0.01
Cobertura	0.79***	0.21
Número de tallos	-0.91***	-0.30
Número de individuos	-0.78***	-0.25
Individuos policualues	-0.85***	-0.36*
Área basal	0.01	0.25
Diámetro a la altura del pecho	0.72***	0.29
Índice de Simpson	0.37*	-0.79***
Índice de Shannon	-0.53**	0.73***
Índice α de Fisher	-0.49*	0.78***
Número de especies	-0.72***	0.54***
Número de géneros	-0.47**	0.56***
Número de familias	-0.64***	0.59***

Cuadro 4. Atributos estructurales y de diversidad en 0.1 ha (10 parcelas de 100 m²) para dos categorías diamétricas de las especies arbóreas del bosque tropical caducifolio en Tziritzicuaró, Michoacán. Las parcelas fueron elegidas al azar y sin reemplazo de las 36 originalmente muestreadas en toda el área.

Variables	Diámetro a la altura del pecho	
	≥1 cm	≥2.5 cm
<i>Estructura</i>		
Densidad (individuos)	314	202
Individuos policaules (%)	55	59
Cobertura (m ²)	2845	2596
Área basal (m ²)	1.92	1.87
<i>Diversidad</i>		
Número de especies	53	47
Simpson	0.05	0.05
Shannon	3.43	3.41
Alfa de Fisher	18.3	19.3
Equitatividad de Shannon	0.86	0.89

Apéndice. Lista de especies y valores de importancia relativa (VIR) de los árboles registrados en 36 unidades de muestreo de 100 m² (0.36 ha) establecidas en el bosque tropical caducifolio de Tziritzícuaru, Michoacán. Abreviaturas: AB (área basal), AT (altura total), D (densidad), ind. (individuos), FR (frecuencia).

Especie	AT (m)	D (ind.)	AB (m²)	FR	VIR (%)
<i>Cordia elaeagnoides</i> DC.	5.6	803	1.2411	26	33.45
<i>Randia nelsonii</i> Greenm.	3.4	1351	0.2682	22	23.22
<i>Euphorbia schlechtendalii</i> Boiss.	4.0	922	0.1643	18	16.34
<i>Apoplanesia paniculata</i> C. Presl	5.6	417	0.4494	19	15.85
<i>Lysiloma divaricatum</i> (Jacq.) J.F. Macbr.	7.75	408	0.5235	12	15.01
<i>Acacia picachensis</i> Brandegees	5.4	714	0.2656	8	13.12
<i>Cyrtocarpa procera</i> Kunth	6.6	15	0.5477	9	12.09
<i>Handroanthus impetiginosus</i> (Mart. ex DC.) Mattos	3.6	645	0.1118	7	9.85
<i>Lippia umbellata</i> Cav.	2.9	466	0.0469	17	9.76
<i>Amphipterygium adstringens</i> (Schltdl.) Standl.	3.8	24	0.2461	13	9.52
<i>Mimosa arenosa</i> (Willd.) Poir.	6.9	21	0.233	9	7.97
<i>Lysiloma tergeminum</i> Benth.	4.4	23	0.127	12	7.37
<i>Croton morifolius</i> Willd.	3.2	359	0.037	11	6.95
<i>Bursera coyucensis</i> Bullock	3.0	2610	0.201	5	6.92
<i>Hintonia latiflora</i> (Sessé & Moc. ex DC.) Bullock	4.7	24	0.101	11	6.82

Especie	AT (m)	D (ind.)	AB (m²)	FR	VIR (%)
<i>Heliocarpus occidentalis</i> Rose	5.7	21	0.125	9	6.35
<i>Bursera grandifolia</i> (Schltdl.) Engl.	4.7	15	0.127	9	5.79
<i>Cochlospermum vitifolium</i> (Willd.) Spreng.	11.3	2	0.281	2	4.95
<i>Lonchocarpus longipedunculatus</i> M. Sousa & J.C. Soto	5.6	11	0.093	8	4.62
<i>Bursera crenata</i> Paul G. Wilson	5.9	9	0.190	3	4.54
<i>Plumeria rubra</i> L.	4.6	7	0.154	5	4.33
<i>Bursera fagaroides</i> (Kunth) Engl.	3.6	11	0.062	8	4.15
<i>Lonchocarpus constrictus</i> Pittier	8.0	10	0.103	4	3.60
<i>Brogniartia</i> sp.	3.7	10	0.032	6	3.07
<i>Bursera heteresthes</i> Bullock	8.8	4	0.111	3	2.87
<i>Bursera</i> sp.	5.9	4	0.072	4	2.54
<i>Acacia coulteri</i> Benth.	4.8	7	0.013	6	2.49
<i>Bunchosia palmeri</i> S. Watson	4.4	6	0.019	6	2.48
<i>Bursera trimera</i> Bullock	3.4	8	0.018	5	2.40
<i>Manihot tomatophylla</i> Standl.	4.1	5	0.053	4	2.35
<i>Guettarda elliptica</i> Sw.	3.0	6	0.007	6	2.30
<i>Erythroxylum mexicanum</i> Kunth	3.5	5	0.025	5	2.20
<i>Spondias purpurea</i> L.	4.9	6	0.018	5	2.19
<i>Diphysa floribunda</i> Peyr.	3.4	8	0.017	4	2.11
<i>Bauhinia divaricata</i> L.	5.0	6	0.018	4	1.93

Especie	AT (m)	D (ind.)	AB (m²)	FR	VIR (%)
<i>Stenocereus queretaroensis</i> (F.A.C. Weber) Buxb.	4.7	2	0.078	2	1.90
<i>Bursera copallifera</i> (DC.) Bullock	3.9	5	0.031	3	1.76
<i>Mimosa rosei</i> B.L. Rob.	2.8	6	0.003	4	1.70
<i>Cnidoscolus multilobus</i> (Pax) I.M. Johnst.	4.4	11	0.019	1	1.64
<i>Genipa americana</i> L.	4.4	3	0.036	3	1.63
<i>Malpighia mexicana</i> A. Juss.	4.7	4	0.029	3	1.63
<i>Ceiba aesculifolia</i> (Kunth) Britten & Baker f.	6.8	3	0.052	2	1.61
<i>Erythroxylum rotundifolium</i> Lunan	3.7	5	0.016	3	1.54
<i>Jacaratia mexicana</i> A. DC.	6.3	3	0.029	3	1.53
<i>Randia aculeata</i> L.	3.1	9	0.006	2	1.51
<i>Ruprechtia fusca</i> Fernald	3.0	7	0.004	2	1.28
<i>Pouzolzia occidentalis</i> (Liebm.) Wedd.	2.0	4	0.002	3	1.23
<i>Colubrina triflora</i> Brongn. ex Sweet	4.0	5	0.013	2	1.21
<i>Caesalpinia platyloba</i> S. Watson	4.0	2	0.030	2	1.19
<i>Haematoxylum brasiletto</i> H. Karst.	3.9	3	0.003	3	1.14
<i>Pterocarpus orbiculatus</i> DC.	10.0	1	0.046	1	1.05
<i>Lonchocarpus balsensis</i> M. Sousa & J. C. Soto	4.2	2	0.020	2	1.04
<i>Bursera inferdinalis</i> Guevara & Rzed.	3.4	3	0.025	1	0.94
<i>Mimosa benthamii</i> J.F. Macbr.	3.7	3	0.007	2	0.93
<i>Coccoloba acapulcensis</i> Standl.	5.7	4	0.016	1	0.91

Especie	AT (m)	D (ind.)	AB (m²)	FR	VIR (%)
<i>Acacia cochliacantha</i> Humb. & Bonpl. ex Willd.	4.0	2	0.004	2	0.78
<i>Cordia morelosana</i> Standl.	2.9	2	0.001	2	0.74
Boraginaceae sp. 2	6.9	1	0.025	1	0.74
<i>Cordia alliodora</i> (Ruiz & Pav.) Oken	4.8	2	0.016	1	0.70
Malvaceae	3.0	3	0.004	1	0.62
<i>Bursera denticulata</i> McVaugh & Rzed.	5.0	1	0.011	1	0.52
<i>Boraginaceae</i> sp. 3	4.9	1	0.010	1	0.51
<i>Caesalpinia eriostachys</i> Benth.	7.7	1	0.009	1	0.51
<i>Acacia macilenta</i> Rose	4.2	2	0.002	1	0.50
<i>Capparis indica</i> (L.) Druce	4.5	2	0.002	1	0.49
<i>Coursetia glandulosa</i> A. Gray	6.0	1	0.006	1	0.46
<i>Karwinskia latifolia</i> Standl.	3.7	1	0.004	1	0.43
<i>Sideroxylon celastrinum</i> (Kunth) T.D. Penn.	6.4	1	0.003	1	0.41
<i>Boraginaceae</i> sp. 1	6.6	1	0.002	1	0.40
<i>Gyrocarpus jatrophifolius</i> Domin	2.6	1	0.001	1	0.38
<i>Pithecellobium dulce</i> (Roxb.) Benth.	1.7	1	0.001	1	0.38
<i>Cordia nelsonii</i> I.M. Johnst.	1.6	1	0.001	1	0.37
<i>Piscidia piscipula</i> (L.) Sarg.	1.5	1	0.0004	1	0.37
<i>Mimosa</i> sp.	5.0	1	0.0004	1	0.37
<i>Randia echinocarpa</i> Moc. & Sessé ex DC.	2.7	1	0.0004	1	0.37

Especie	AT (m)	D (ind.)	AB (m²)	FR	VIR (%)
<i>Adelia oaxacana</i> (Müll. Arg.) Hemsl.	2.0	1	0.0003	1	0.37
Especie no determinada	1.7	1	0.0003	1	0.37
<i>Morisonia americana</i> L.	1.8	1	0.0001	1	0.37

Figura 1. A) Localización geográfica de la Depresión del Balsas en México (color gris). B) Ubicación de Tziritzícuaro en el municipio de la Huacana en Michoacán y C) sitios donde se establecieron las parcelas para evaluar los atributos en la comunidad de árboles de la vegetación del bosque tropical caducifolio.

Figura 2. Climograma de la estación meteorológica de Tziritzícuaro, municipio de La Huacana, Michoacán. Se presentan los valores promedio mensuales de precipitación y temperatura del periodo comprendido entre 1951 y 2010.

Figura 3. Síntesis estructural para la comunidad de árboles en parcelas de 100 m² del bosque tropical caducifolio en Tziritzícuaro, Michoacán, México. Los números por encima de las barras son los valores absolutos de las variables en cada categoría diamétrica. La barra de color negro muestra el valor más alto del atributo.

Figura 4. Distribución de alturas y frecuencia para distintas categorías diamétricas y clases de altura para la comunidad de árboles en parcelas de 100 m² del bosque tropical caducifolio en Tziritzícuaro, Michoacán, México.

Figura 5. Análisis de componentes principales (PCA) de los atributos estructurales y de diversidad de la comunidad arbórea del bosque tropical caducifolio en Tziritzícuaro, Michoacán. El porcentaje de varianza explicada por el eje uno y dos del PCA fue de 57% y 22%, respectivamente. Los símbolos representan a los sitios asentados en los cerros El Ortigo (●), El Tukuy (■) y La Araña (▲). Abreviaturas: Altura (A), área basal (AB), cobertura (C), Simpson (D), diámetro a la altura del pecho (DAP), α de Fisher (F), número de familias (NF), número de géneros (NG), número de individuos (NI), número de individuos policaules (NP), número de especies (NE), número de tallos (NT) y Shannon (H').

Figura 1.

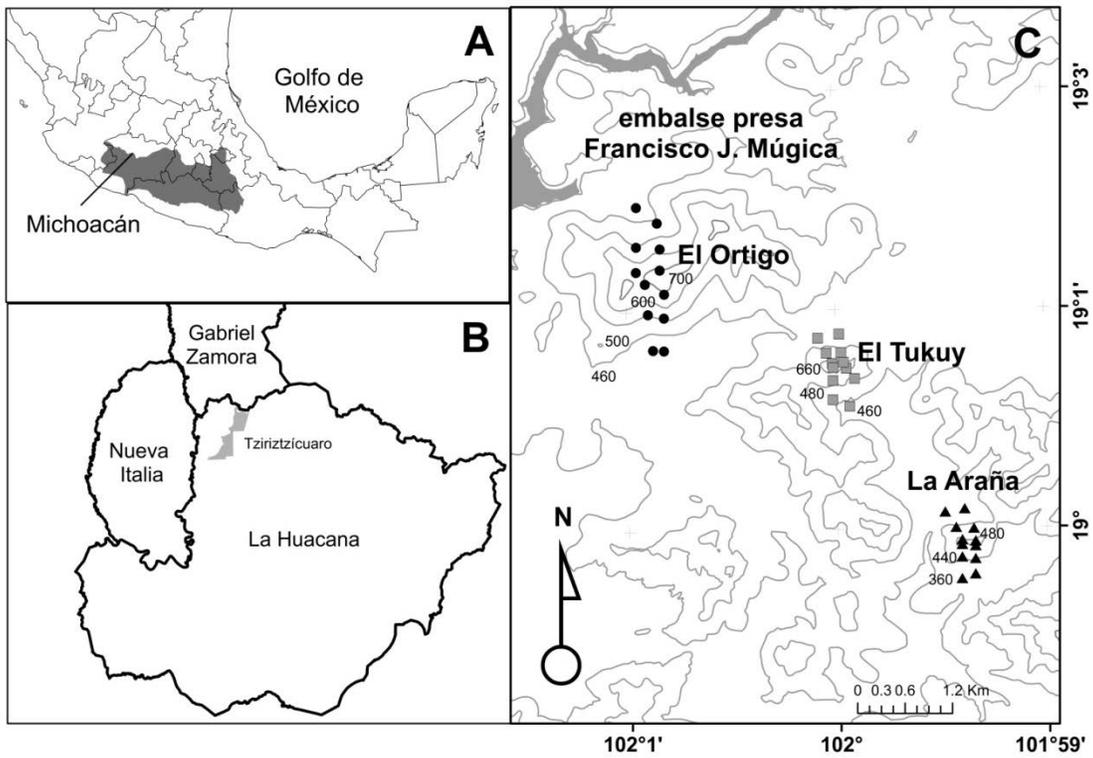


Figura 2.

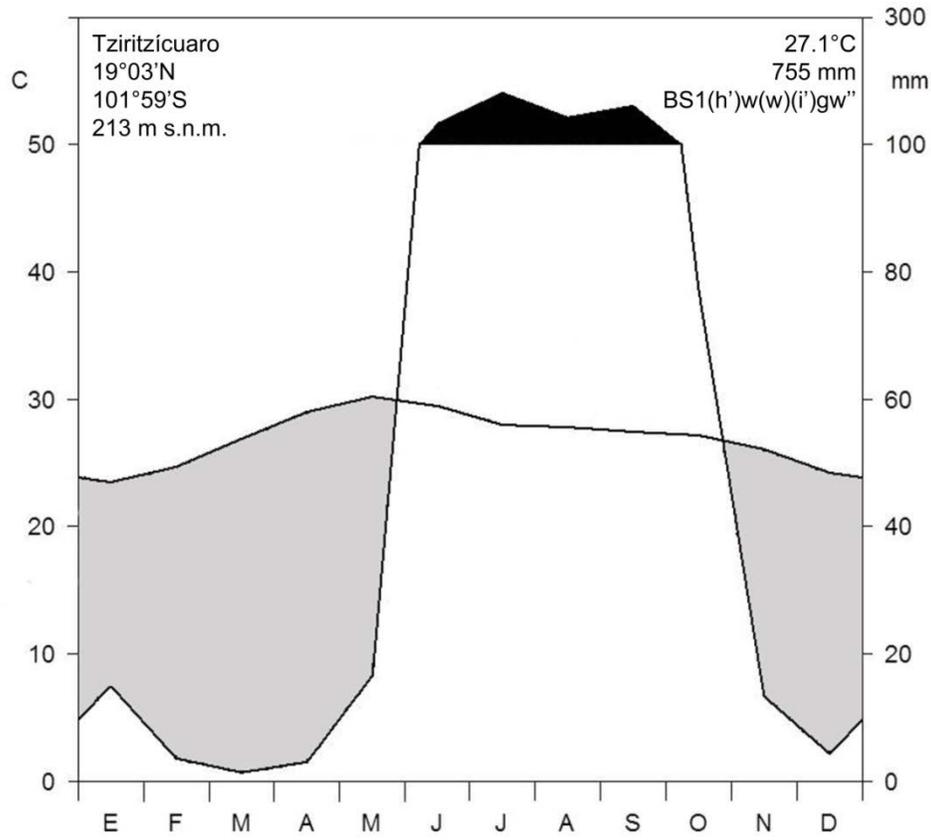


Figura 3.

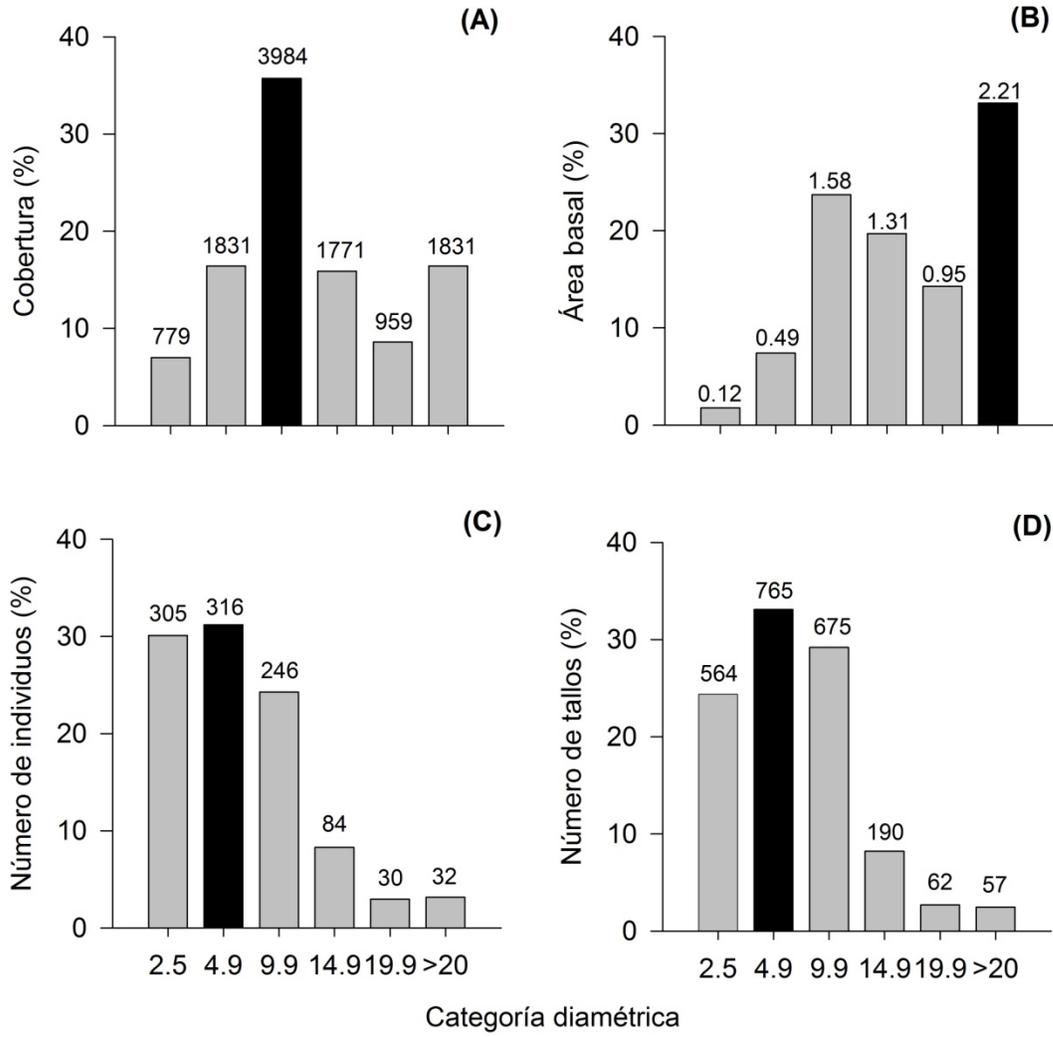


Figura 4.

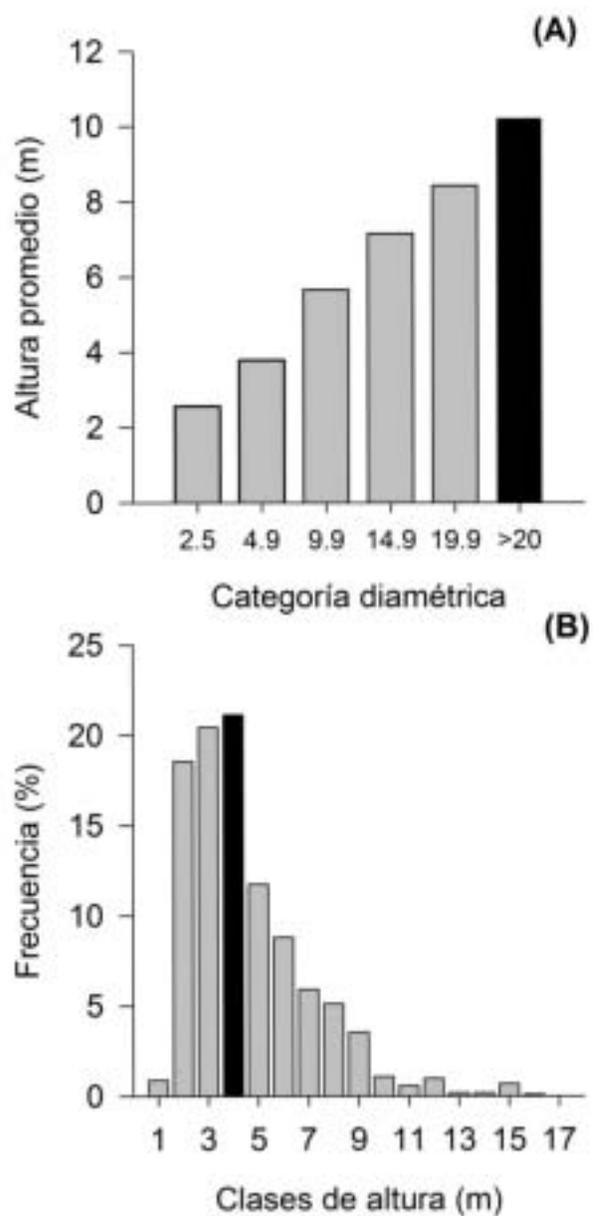
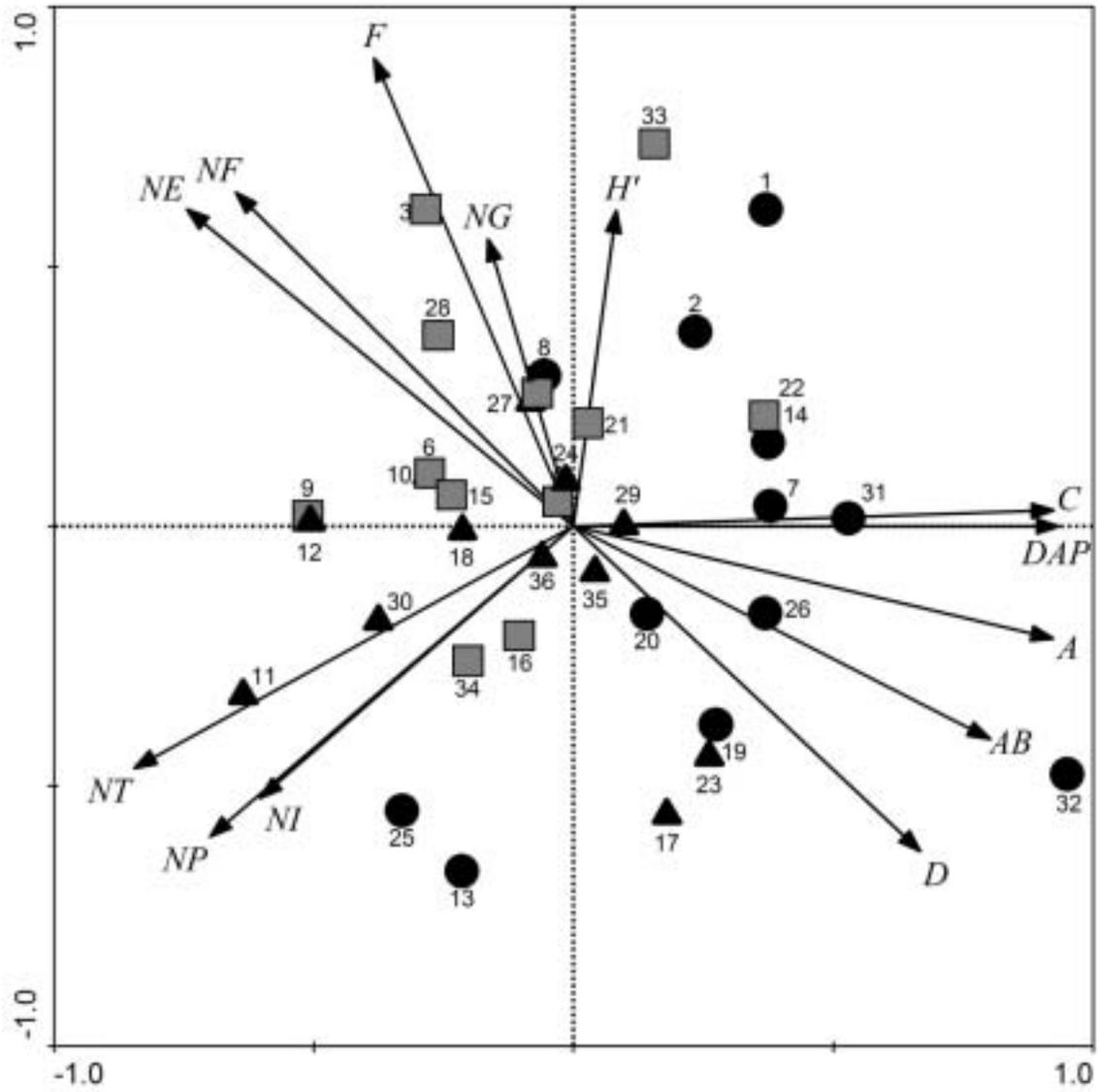


Figura 5.





Cordia elaeagnoides DC.

Capítulo IV

Effect of slope aspect and topographic position in environmental variables, disturbance and tree community attributes in the seasonal tropical dry forest

¹Moisés Méndez-Toribio, ²Jorge A. Meave, ¹Isela Zermeño-Hernández & ¹Guillermo Ibarra-Manríquez

¹ Centro de Investigaciones en Ecosistemas, Universidad Nacional Autónoma de México. Antigua carretera a Pátzcuaro número 8701. Col. San José de la Huerta. C. P. 58190. Morelia, Michoacán, México;

² Universidad Nacional Autónoma de México, Facultad de Ciencias, Departamento de Ecología y Recursos Naturales, 04510 México, D.F., Mexico.

SUMMARY

1. Slope aspect and topographic position are factors that affect the composition, structure and diversity of communities. However, it remains unclear how these landscape elements influence microclimatic variables, degree of disturbance and attributes of the arboreal community in the tropical deciduous forest.

2. The study was conducted in the Balsas Depression, in the state of Michoacán, Mexico. Thirty-six plots of 100 m² (10×10 m) were established at different topographic positions (low, middle and high parts of a slope) and on two slope aspects (N and S-facing), in order to evaluate environmental variation (e.g. temperature) and disturbance, as well as aspects of the vegetation structure and diversity.

3. Slope aspects and topographic positions differ in terms of annual mean temperature, potential energy income and evapotranspiration, probably due to seasonal changes in levels of radiation between the two slope aspects during the wet season. Disturbance had a more marginal relationship with the topographical factors analyzed. Of the structural attributes, significant differences were only found in the number and sizes of individuals, values that increased towards the high parts of the S-facing slopes, with the inverse trend found on the N-facing slopes. Species richness (S, Jackknife 1 and Fisher's α) is greater on the S-facing slope aspects and differs according to topographic position, increasing from lower to higher parts of the slope. Canonical correspondence analysis showed that species composition is explained by the combination of environmental and disturbance variables (21%).

4. Slope aspect and topographic position represent axes of floristic and environmental differentiation that also affect the magnitude of disturbance. Vegetation attributes respond independently to these ecological factors. Floristic composition is linked to environmental heterogeneity, while structural attributes (individuals and stems), as well as α diversity, are determined probably by the livestock production activities linked to topographic position. Incorporation of the seasonal component of environmental heterogeneity and that of disturbance can be critical to an exploration of the responses of vegetation attributes in

topographic gradients, particularly if this aspect is addressed from a community functional perspective.

Key words: tropical deciduous forest, community ecology, disturbance, α diversity, topography.

INTRODUCTION

At landscape scale, slope aspect and topographic position are factors that affect the environmental conditions, availability of resources for plants and/or disturbance regimes of the communities (Cook 1966; Barnes *et al.* 1997; Daws *et al.* 2002; Bennie *et al.* 2008; Dyer 2009; Flores *et al.* 2009). In the northern hemisphere, slopes oriented towards the equator (S) receive more solar energy than those oriented towards the N, meaning that the latter may be more humid and cold (Holland & Steyn 1975). The greater incidence of solar radiation, especially on the mid and high parts of S-facing slopes, causes under these environments greater plant transpiration and less growth; maintaining soil moisture content below field capacity (Dubayah 1994; Galicia *et al.* 1999; Segura *et al.* 2002). This can affect the composition of the biota, as well as of nutrient availability and soil organic matter content (Yimer, Ledin & Abdelkadir 2006; Sidari *et al.* 2008; Pen-Mouratov *et al.* 2009)

By the other hand, topographic position (low, medium or high part of a slope) is a factor that affects microclimate, soil formation processes, incidence of solar radiation, carbon storage and, potentially, disturbance caused by different human activities (Rahbek 1995; Barnes *et al.* 1997; Avilés-Hernández *et al.* 2009; Eisenlohr *et al.* 2013). Moisture provision differs among these topographic positions; water accumulates to a greater extent towards the low parts (e.g. Clark, Palmer & Clark 1999; Daws *et al.* 2002) since these receive lateral flows of water as well as particles of organic matter transported from the high parts of the mountains (Maidment 1992; Daws *et al.* 2002). Livestock grazing and certain management activities (e.g. extraction of firewood) are similarly concentrated on this part of the slope, especially where it presents moderate steepness (<7%) or if the sites are of easier access because of proximity to human settlements (Pinchak *et al.* 1991; Martorell & Peters 2005). Both type of activities can affect the physical properties of the

soil due to the effects of compaction (Pietola, Horn & Yli-Halla 2005; Kurz, O'Reilly & Tunney 2006; Álvarez-Yépiz *et al.* 2008).

Some studies have evaluated the relationship between the attributes of composition and structure of plant communities, with respect to slope aspect or topographic position in communities in temperate, Mediterranean or warm humid climates (e.g. Wales 1972; Armesto & Martínez 1978; Clark, Clark & Read 1998; Badano *et al.* 2005). Few have been conducted in communities under dry climate, and all of these were conducted in Mexico in tropical seasonally dry forests. Maass *et al.* (2002), in the forest of Chamela in the state of Jalisco, compared tree density and height in plots established in N and S-facing slopes, finding that height did not differ between these two orientations while density did, being significantly greater on S-facing slopes. In the same area, Segura *et al.* (2002) measured trees ≥ 5 cm d.b.h. in plots of 30×80 m located along a gradient of water availability, comparing the low, medium and high parts and the summit of a slope, and found differences only in terms of species composition, with no differences in structural variables (number of stems, basal area and height) or diversity (number of species (S), ACE index, Simpson index). A third study was conducted by Gallardo-Cruz *et al.* (2009) in the region of Nizanda in the state of Oaxaca, in which high stratum trees (≥ 1 cm d.b.h.) were measured in 30 plots of 10×10 m and those of the low stratum (< 1 cm d.b.h. and > 10 cm in height), in 5 nested quadrants of 2×2 m. As in Segura *et al.* (2002), these authors found differences between slope aspects (N and S) and elevation (low, medium and high parts) in the Cerro Verde mountain, in terms of species composition but not in the average values of different structural attributes (e.g. basal area, coverage, density, height and proportion of multiple-stemmed trees) and diversity (S, α index, Shannon index, Simpson index).

Accordingly with depicted evidences, it appears that data until now are insufficient to state whether or not slope aspect or topographic position affects tree community attributes in tropical seasonally dry forest, although species composition, (Segura *et al.* 2002; Gallardo-Cruz, Pérez-García & Meave 2009) and density (Maass *et al.* 2002) seems to vary with topography. The study was conducted in the Balsas River Basin, Michoacán, where tropical seasonally dry forest is largely distributed along environmental gradients derived from an orographically complex landscape (Rzedowski 1978; Ferrusquía-

Villafranca 1993). Vegetation use in this region mainly comprises extensive livestock production and extraction of wood for firewood or construction (CONANP 2006). For this reason, it is desirable to consider the influence of this use on the community attributes of this forest type, as has been previously demonstrated (e.g. Sanchez-Azofeifa *et al.* 2005; Álvarez-Yépiz *et al.* 2008; Quesada *et al.* 2011). Moreover, data are required that quantify in a detailed manner variation of the environmental factors that affect the development of plants (e.g. temperature, evapotranspiration) and the communities where they grow. The objectives of the present study are: (i) to quantify the variation of disturbance generated by activities of management and of environmental factors related to the availability of water among contrasting slope aspects (N and S) and different topographic positions (high, medium and low) in a seasonally dry forest, and (ii) to determine whether the degree of disturbance, as well environmental and topographic factors, influence the composition, structure and diversity of the arboreal community of this forest.

MATERIALS AND METHODS

Study area.

The study area is located in Tziritzícuaro in the northeastern portion of the municipality of La Huacana (Fig. 1) in the morphotectonic province of the Sierra Madre del Sur, subprovince of the Balsas Depression, in the hydrological basin of the river Balsas, in Mexico, with elevations that range from 200 to 1000 m a.s.l. (Ferrusquía-Villafranca 1993). Among the most important geomorphological systems presented in the region are valley, low-hills and lava plateau, as well as the mountain chain with canyons and plateaus (Ferrusquía-Villafranca 1993).

The climate is dry-warm with summer rains and an intertropical isothermal and canicula (BS1(h')w(w)(i)gw") type, according to the Köppen classification, modified by García (2004). Mean annual temperature is 27.1°C with the highest mean temperature (30.2°C) is presented in May. Total annual precipitation is 755.4 mm, of which 80% falls from June to September, with a marked dry season from October to May (Fig. 2). The vegetation type present in the area corresponds to tropical deciduous forest (Rzedowski 1978) or tropical low deciduous forest (Miranda & Hernández-X. 1963) which are

generally found on medium-textured lithosols (INIFAP & CONABIO 1995). Composition, structure and diversity in the study zone is similar to that documented in tropical seasonal forests of Mexico and the Neotropics (e.g. mean height, basal area and richness with values of 5 m, 18 m²ha⁻¹ and 53 species·0.1 ha, respectively; Méndez-Toribio *et al.* 2014a)

Vegetation sampling.

Sampling plots were located in the field by a GPS receiver after being located on the mountain areas known as La Araña, El Ortigo and El Tukuy (Fig. 1). ArcGis 9.3 (ESRI 2009) was used to classify the slope aspects in N (157.5°-202.5°) and S-facing (342.5°-22.5°) for each area. Altitude was 380-500 m, 480-540 m, and 560-780 m, in the low, medium and high parts of the slopes, respectively. N-facing hillslopes has a slope average of 40% (range: 15-63%) and that of S-facing was 45% (range:14-68%). Mean (range) of the lower, middle and high hillslopes sections was 25% (14-47%), 53% (40-68%) and 48% (39-58%), respectively. Two plots of 100 m² (10×10 m) were established on the low, medium and high parts of each mountain on their N and S-facing slopes (*n*=36 plots, 0.36 ha; Fig. 1). In these plots, all of the arboreal woody rooted plants with stems of ≥1 cm diameter at breast height (d.b.h.) were recorded. The d.b.h. was measured with a diametric measuring tape or with a vernier caliper, while height and coverage were quantified using aluminum measuring tapes. For each of the plants, total height (estimated visually using a 2 m stake as a reference) and two diameters of coverage (greatest diameter and the diameter perpendicular to this) were measured. Plant cover and basal area were calculated following the procedures described by Mueller-Dombois & Ellenberg (1974).

Characterization of environment and disturbance

Annual mean temperature (**AMT**), monthly incidence of potential energy (**Rad**), potential evapotranspiration in the wet months (> 100 mm; **ET_{0w}**), and soil moisture retention evaluated through an index (Topographic Wetness Index, **TWI**), were obtained for each plot. Air temperature was recorded every hour from mid September 2012 to December 2013, with Hobo® Pro v2, U23-001 data loggers. These loggers were placed on a branch of the tree closest to the center of the plot, at a height of at least 2 m above the ground.

Evapotranspiration was estimated as follow: $ET_0 = 0.0135(KT)(R_a)(TD)(TC + 17.8)$ where

$TD = T_{\max} - T_{\min}$ (°C); TC = average air daily temperature (°C); KT is an empirical coefficient for interior regions equal to 0.162 and R_a = solar radiation \times 0.408 (Hargreaves 1994; Samani 2000).

Topographic vector maps with a 1:50,000 scale (INEGI 1999a; INEGI 1999b; INEGI 1999c; INEGI 1999d) were used to derive a Digital Elevation Model (DEM) for the study area ($\sim 4.02 \times 10^9$ km²) with a 20m spatial resolution. Incoming solar radiation (Rad) *e.i.*, direct + diffuse; was calculated for each sampling plot using as a input the DEM and by means of "area solar radiation" module from Spatial Analyst Tools in ArcGis 9.3 (Rich *et al.* 1994; Fu & Rich 1999). Rad computations, which is defined as the quantity of solar energy on each pixel of the image (Mj/m²), were obtained monthly for year 2014 and assuming a clearly uniform sky.

The TWI (Beven & Kirkby 1979) was calculated from a hydrological model (TOPMODEL) using the algorithm $k = \ln(a/\tan \beta)$. For this purpose it was first created a flow direction raster using as input the DEM of the study area; at a second place, a flow accumulation raster was created from the flow direction raster, which finds the upslope contributing area (a) for each pixel; third was created a slope raster (β) from the DEM, and finally, with Raster Calculator module from ArcGis 9.3, the TOPMODEL formula was introduced to compute the wetness index (k). High TWI values indicate areas with an more saturated excess flow.

Disturbance was estimated based on evidence of livestock production and wood extraction activities. It was also recorded closeness of sites to roads and human settlements. The relative contribution of each one of these agents was measured through eight variables grouped in three indicators known as the cattle raising index (CRI), human activities index (HAI) and soil degradation index (SDI) that were all integrated into a chronic disturbance index (CDI) for each plot. The relative values for each one of the indicators and of the CDI were obtained by assigning values of 1 and 0 to the plots with the highest and lowest values, respectively. Detailed descriptions on calculation of these indexes are shown in Appendix 1.

Data analysis

General linear models (GLMs), were used to determine whether the environmental, disturbance and vegetation structural variables differed between slope aspects and topographic positions. For the discrete variables (number of individuals and stems), a *poisson* type error was established with a logarithmic link function, while for the continuous variables (e.g. basal area, height or temperature), an identity link with normal error was used. The proportion of trees with multiple-stemmed was analyzed with a binomial type model, fixing a logarithmic link. When the model presented a high over-dispersion in the data (i.e. a variable not explained in the response variables) empirical scaling of type *quasi-poisson* or *quasi-binomial*, was performed, depending on the type of error, for which reason the data were adjusted to a distribution that approximates F (Crawley 2007). The minimal adequate model was selected through a series of steps recommended by Crawley (2007), in which the factors that provided a minimum percentage of variation to the model were eliminated ($P > 0.05$). This type of analysis was conducted using the program R version 3.0.2 (R Core Team 2013). In the case of structural variables, differences in the different levels of slope aspect and topographic position were compared using contrast tests (Crawley 2007).

Through different indexes we compared the diversity of species assemblages found at each slope aspect, topographic position and for the six groups produced by the combination of both factors (NL, NM, NH, SL, SM, SH). As a first diversity measure the total number of species (S) was obtained. Furthermore, the Fisher's α diversity index was calculated according to the algorithms described in Magurran and MacGill (2011), as well as three non-parametric species richness indices (ACE, an estimator of coverage based on abundance and Jackknife 1). These latter indices eliminate possible problems of underestimation of species richness as a result of patchiness and rarity of species (Gotelli & Colwell 2011), perform better than asymptotic extrapolation curves (Walther & Moore 2005) and their values are not significantly affected in cases where the plots are spatially auto-correlated (Hortal, Borges & Gaspar 2006). Indices were calculated with the program EstimateS 9.1.0 (Colwell 2013), using in each case 200 permutations without replacement. Level of patchiness was 0 in order to eliminate bias in the estimation of species richness

due to clustering of the species themselves (Colwell & Coddington 1994). Data pertaining to the richness and diversity indices were compared by analysis of variance with the statistical program SigmaPlot v. 11, using the *a posteriori* method of Holm-Sidak.

The importance of environmental and disturbance variables on species composition was evaluated by means of a canonical correspondence analysis (CCA), featuring one matrix with the predictive variables (environmental variables and the CDI) and another with the species abundances. For that purpose the "vegan" library in the free access environment R-CRAN was used (Oksanen *et al.* 2013, R Core Team 2013). In order to minimize the effect of very abundant species and to homogenize the values of the environmental variables, data were transformed to the natural logarithm (Sokal & Rohlf 1995). The effect of the variables on species composition was evaluated, individually and in conjunction, through permutation tests. This procedure was used in order to determine the significance of the canonical axes. The number of permutations established was 2000. Finally, a GLM was used to determine whether species composition differs among the slope aspects, topographical positions and interaction between these. The response variables were the score values extracted from axes one and two of the CCA. A level of significance (α) of 0.05 was considered in all statistical tests.

RESULTS

Environmental variation and disturbance

Based on the annual mean temperatures values, the N-facing slopes are cooler compared to their S-facing counterparts ($F_{1,35} = 22.5$, $P < 0.001$), while the same occurs with high compared to low and medium parts ($F_{2,35} = 4.2$, $P = 0.03$; Table 1) of the slope. The incoming solar radiation differed significantly between slope aspects ($F_{1,35} = 179.567$, $P < 0.001$), topographic positions ($F_{2,35} = 7.123$, $P < 0.003$) and with the interaction of both factors ($F_{2,35} = 8.037$, $P < 0.002$). S-facing slopes receive 16% more solar radiation (6351.98 ± 37.52 MJ/m²) compared to those facing N (5319.25 ± 90.45 MJ/m²), while the medium and high parts of the slopes respectively receive approximately 6 and 8 % less solar radiation than the lower parts (Table 1). The ET_{0W} changed according to slope aspect ($F_{1,35} = 22.4$, $P < 0.001$) and topographic position ($F_{2,35} = 11.6$, $P < 0.001$), since this was

9% greater facing N and on the low parts of the slope, where more water evaporates compared to the mid and high parts (Table 1). The Topographic Wetness Index was only affected by topographic position ($F_{2,32} = 7.01$, $P < 0.01$), with values decreasing as altitude increases.

In addition to differences in the spatial variation of solar radiation, it was also found that its seasonal behavior differed markedly between N and S slope aspects (Fig. 2). When these seasonal changes are compared with the mean total annual precipitation for the period 1951-2010, the following is highlighted: (i) maximum differences of potential energy are recorded between the slopes analyzed during the period November to January, when no or minimal precipitation is presented and (ii), in the first half of the wet season (July), the incidence of solar radiation is greater on the N-facing slopes, while after the canicula this increases gradually on the S-facing slopes.

Compared to the environmental factors, the variables associated with disturbance were affected less drastically by the topographic factors analyzed (Table 1). The Cattle raising index decreases significantly towards the high parts of the slopes ($F_{2,35} = 6.9$, $P = 0.003$), while the Soil degradation index and Chronic disturbance index were affected only by orientation ($F_{1,35} = 9.7$, $P = 0.004$ and $F_{1,35} = 5.3$, $P = 0.03$, respectively), due to their higher value on the S facing slopes. The Human activities index did not vary significantly with any of the two geographic factors analyzed or with their interaction.

Vegetation structure and Diversity

A total of 1013 individuals and 2013 stems were recorded in the 36 plots of 100 m², representing 78 species, 50 genera and 24 families. None of the structural vegetation variables were affected significantly, either by slope aspect, topographic position or the interaction of these. The only exception to this statement was the average numbers of individuals and stems ($F_{2,35} = 7.0$, $P \leq 0.01$ and $F_{2,35} = 6.7$, $P \leq 0.01$, respectively), since both community attributes diminished towards the high parts of the N-facing slopes while the inverse is observed on the S-facing slopes (Fig. 3).

Attributes related to the diversity of species were affected by slope aspect, topographic position and the combination of both (Table 2). The analysis of diversity values showed the following trends: (i) the richness of species (S) and that estimated by the indices of diversity were higher on the S-facing than on the N-facing slopes, (ii) these measures of richness were greater at the high parts of the hillslopes and (iii) the values of S, Jackknife 1 and Fisher's α , increased towards the high parts of the S-facing slopes, while the opposite trend was found for the N-facing slopes. The ACE estimator at N-facing slopes showed the same tendency, but at the S-facing slopes this trend was different, since Sm group had the lowest value of all measures obtained (Table 2).

Species composition response

The first two axes of the CCA were highly significant ($F_{1,30} = 2.41, P \leq 0.005$ and $F_{1,30} = 2.21, P \leq 0.005$, for axes one and two, respectively) and explained 21% of the variation within the data. The ET_{0W} and Topographic Wetness Index were negatively related with axis one of the CCA ($r = -0.64$ and -0.78 , respectively), while the Annual mean temperature and Chronic disturbance index were positively associated with axis two ($r = 0.84$ and 0.20). The Rad was positively linked to both axes ($r = 0.54$ and 0.54 ; Fig. 4). These five variables significantly determined species composition in the community, whether together ($F_{5,30} = 1.59, P \leq 0.005$) or individually (ET_{0W} : $F_{2,35} = 1.71, P \leq 0.001$; Topographic Wetness Index: $F_{2,35} = 1.61, P \leq 0.005$; Potential energy income: $F_{2,35} = 1.68, P \leq 0.005$; Annual mean temperature: ($F_{2,35} = 1.58, P \leq 0.01$), with the exception of the Chronic disturbance index, which only did so marginally ($F_{2,35} = 1.38, P = 0.06$). On the other hand, the score values of the sites of the CCA differed between slope aspects ($F_{1,35} = 36.8, P \leq 0.001, F_{1,35} = 9.3, P \leq 0.005$, axes one and two, respectively) and topographic position ($F_{2,35} = 30.1, P \leq 0.001$, and $F_{2,35} = 7.2, P \leq 0.01$), thus indicating that composition is different between these landscape units (Fig. 4).

Species found on the left part of the first canonical axis are abundant in sites with high value of Topographic Wetness Index and ET_{0W} (e.g. *Acacia picachensis* Brandegee, *Randia nelsonii* Greenm., and *Handroanthus impetiginosus* (Mart. ex DC.) Mattos), which are mainly located in the medium and low parts of the slopes (Fig. 4). Notable on the right

hand part of this same axis are those species linked to sites that present low values of Topographic Wetness Index or ET_{0W} , but with high levels of Potential energy income (e.g. *Cnidocolus multilobus* (Pax) I.M. Johnst., *Brogniartia* sp. and *Bursera* spp. (see Appendix 2), mainly found in the medium and high parts of the S-facing slopes. Regarding the positive part of the second canonical axis, this covers sites that present high values of Annual mean temperature, Potential energy income and Chronic disturbance Index, with abundant species in the high parts of the slopes, specially those facing S (e.g. *Diphysa floribunda* Peyr. and *Mimosa arenosa* (Willd.) Poir.). Finally, the negative portion of this axis contains species located in sites with environmental characteristics that are opposite (low values of Annual mean temperature, potential energy income and Chronic disturbance index) to those of the positive portion in medium and high topographic positions on N-facing slopes (e.g. *Heliocarpus occidentalis* Rose, *Hintonia latiflora* (Sessé & Moc. ex DC.) Bullock and *Lysiloma divaricatum* (Jacq.) J.F. Macbr.).

DISCUSSION

Environmental variation and disturbance

Our results confirmed that the physical environment for plants is strongly affected by topographic position and slope aspect (Table 1), as previously reported for other tropical dry forest sites although the pattern did not agree with that obtained by Gallardo-Cruz *et al.* (2009). South-facing slopes presented, on average for the whole year, higher temperatures and greater incidence of solar radiation, while the N-facing slopes had, at the wet season greater values of evapotranspiration. This condition can be explained by the differences in solar radiation throughout the year between both slope aspects, especially during the wet season when the sun is at its highest point along latitude and hence greater the solar radiation at the N-facing slopes at that period of the year (Fig. 2). This may impact upon the capacity of the trees to accumulate resources required for growth and/or reproduction, this latter especially in the dry season (Murphy & Lugo 1986; Bullock & Solís-Magallanes 1990; Borchert 1994; Lobo *et al.* 2003).

To this mosaic of spatial and temporal conditions must be added disturbance, especially that caused by livestock production activities, which diminish significantly

towards the high parts of the slopes (Table 1). This is understandable given the greater distance to human settlements compared to the lower parts, the greater demand for resources (energy and time) required to raise livestock closer to the summit of the slopes, as well as the presence of soils with lower moisture contents because these sites generally present a steeper slope than that found in the areas closer to the base of the mountain (Cook 1966; Roath & Krueger 1982; Gillen, Krueger & Miller 1984; Pinchak *et al.* 1991; Howery *et al.* 1996). This could cause differences in the composition and development of the lower stratum of the forest (e.g. herbaceous plants, seedlings and juvenile stages), on which livestock feed (Belsky & Blumenthal 1997; Cingolani *et al.* 2003). Resolution of this proposal would require particular future studies. The soil degradation index was different between slope aspects with soils presenting greater degradation on S-facing slopes. This can be explained, at least partly, by their closer proximity to human settlements, above all in La Araña and El Ortigo (Fig. 1).

Vegetation structure and diversity

Cover, height, basal area and multi-stemmed individuals did not present any response to slope aspect or topographic position (Fig. 4). These results are comparable with those of Gallardo-Cruz *et al.* (2009), in the locality of Nizanda. However, density of individuals and stems, as well as some of the measures of diversity (S, Jackknife 1, Fisher's α), did show a significant relationship with the topographical factors analyzed, in contrast to trends documented previously for other seasonally dry tropical forests (Martínez-Yrizar *et al.* 2000; Maass *et al.* 2002; Segura *et al.* 2002; Gallardo-Cruz, Pérez-García & Meave 2009). One possible explanation for this result is once again the effect of livestock grazing, which impacts differentially on the use of vegetation, acting to modify structural and diversity attributes (Cook 1966; Roath & Krueger 1982; Gillen, Krueger & Miller 1984; Pinchak *et al.* 1991; Belsky & Blumenthal 1997; Sánchez-Velásquez *et al.* 2002; Álvarez-Yépiz *et al.* 2008). As stated earlier, the livestock normally used areas that are less steep and more accessible, such as those found lower in the mountains (Roath & Krueger 1982; Gillen, Krueger & Miller 1984; Pinchak *et al.* 1991); this behavior may explain why these zones present the lowest values of these structural variables in contrast to those in the higher, more inaccessible parts, especially those located on S-facing slopes (Fig. 1). This is

supported by the findings of the study of Segura et al. (2003), the Chamela forest, a reserve with no human activities of use and in which a positive relationship is found between the richness of trees and the availability of water, which is higher in the lower part of the slope and decreases towards the summit.

Individuals with multiple stems are a characteristic trait of tropical dry forests. Cornelissen *et al.* (2003) suggest that this is a functional strategy that the plants have developed in order to confront situations that threaten their permanence in a given site; for example, the death of branches and/or stems due to the cavitation of the xylem with the arrival of the dry season or that caused by negative changes in the hydric deficit of the soil (Markesteijn *et al.* 2011), which causes the species to have a high resprouting capacity and produce several stems per plant (Dunphy, Murphy & Lugo 2000; Nzunda, Griffiths & Lawes 2007; Nzunda, Griffiths & Lawes 2008a, b). However, a greater number of individuals with multiple stems is also a distinctive trait of sites that have been subject to recurring disturbances, be it through natural events or human management, especially the cutting of trees for firewood (Vieira & Scariot 2006; Rendón-Carmona *et al.* 2009). In this regard, it should be noted in the study area that there were no significant differences between the geographic factors and human activities (Table 1), even those related to the collection of firewood, which suggests the higher importance of natural factors of disturbance. Based on this, it would be interesting to conduct more detailed observations of the physiological responses of plants in Tzirizicuaro that promote the resprouting of stems.

Species composition response

The CCA indicates a strong spatial segregation of the distribution of species as a result of the combination of four environmental factors and the CDI (Fig. 4). The six units, defined by slope aspect and topographic position, presented a characteristic environment that produced the presence of particular floristic elements (Appendix 2). For example, *Handroanthus impetiginosus* and *Heliocarpus occidentalis* were preferentially found on N-facing slopes, regardless of topographic position, while various species belonging to the genus *Bursera* or *C. multilobus*, were found preferentially on the medium and high parts of the S-facing slopes. In various sites with tropical seasonally dry forests, it has been

suggested that the species segregate environmentally according to functional attributes such as, for example, wood density, dry foliar material content or leaf-span (e.g. Borchert 1994; Griz & Machado 2001; Singh & Kushwaha 2005; Lebrija-Trejos *et al.* 2010; Hulshof *et al.* 2014; Sterck *et al.* 2014). The results support the notion that environmental variation is a factor that influences certain properties of the community, changing the relative dominance of species, and may even lead to processes of niche differentiation (Weiher & Keddy 1999; Wright 2002; Silvertown 2004; Sterck *et al.* 2011).

In contrast, species such as *Amphipterygium adstringens* (Schltdl.) Standl., *Apoplanesia paniculata* C. Presl, *Cordia elaeagnoides* DC., *E. schlentendalii*, *Lysiloma tergeminum* Benth. and *Ruprechtia fusca* Fernald, did not show any type of association to any of the landscape elements analyzed, nor to particular environmental conditions (Fig. 4). This suggests that these are generalist species that have even been described as abundant and/or characteristic elements of the tropical deciduous forest, especially that distributed towards the Mexican Pacific coastal slope (Rzedowski 1978; Pennington & Sarukhan 2005; Pineda-García, Arredondo-Amezcuca & Ibarra-Manríquez 2007; Martínez-Cruz *et al.* 2013; Méndez-Toribio *et al.* 2014a).

Other factors may contribute to the spatial patterns observed in the present study (McGill 2010). It is very likely that density-dependent processes (e.g. competition, facilitation and/or mutualism), that operate at small scale and influence the survival of species, interact with environmental variables and thus modify community structure (Janzen 1970; Bagchi *et al.* 2010; Méndez-Toribio *et al.* 2014b). Similarly, it has been suggested that the distribution and coexistence of species could be the result of stochastic demographic processes that explicitly assume the ecological equivalence of the species (Hubbell 2008). One promising approach to search for responses to these questions that has undergone considerable recent theoretic development is that of the functional ecology of communities, since it has been suggested that even the results obtained in studies of large environmental gradients (latitudinal or altitudinal) could be better understood through consideration of the functional attributes of the species (McGill *et al.* 2006; Violle *et al.* 2007; Pavoine & Bonsall 2011; Reichstein *et al.* 2014; Violle *et al.* 2014). To date, however, empirical studies employing this approach are scarce (e.g. McGill *et al.* 2006;

Ackerly & Cornwell 2007; Violle *et al.* 2007). In this sense, studies directed at determining the functional composition of contrasting slopes could allow an understanding of the mechanisms involved in the assembly of species in communities of tropical seasonally dry trees and contribute to the development of models of distribution of multiple ecosystem services, which could lead to proposals for the better use, management and conservation of biodiversity and that could eventually consider the climatic modifications imposed by global climate change (e.g. Kraft, Valencia & Ackerly 2008; Lavorel *et al.* 2011).

In conclusion, slope aspect and topographic position represent axes of floristic and environmental differentiation that can also affect the impact of certain components of disturbance. Vegetation attributes respond independently to these ecological factors. For example, floristic composition is linked to environmental heterogeneity, while the density of individuals and stems as well as the α diversity are better determined by disturbance (livestock production activity) linked to topographic position. Incorporation of the temporal component of the environmental heterogeneity and disturbance could be critical when exploring the responses of vegetation attributes in topographic gradients. In this study, slopes with a northern aspect presented, on average, higher evapotranspiration, which can be explained by seasonal changes in the levels of solar radiation among different orientations, especially during the wet season. This remains to be tested in other locations with tropical seasonally dry forest.

ACKNOWLEDGEMENTS

M.M.T. is grateful to the Posgrado en Ciencias Biológicas program of UNAM and to the Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACyT) for the facilities and grant awarded to develop the author's doctorate studies. This research was assisted by the Programa de Apoyo a Proyectos de Investigación e Innovación Tecnológica (PAPIIT) of UNAM, as part of the project IN207512 (Phenology of tree species of the tropical deciduous forest in the Balsas Depression, Michoacán). We are grateful to the inhabitants of Tzirizícuaru for assistance in the fieldwork conducted in this study, and to Ing. Atzimba López Maldonado, Ing. Alberto Valencia García and MTI. Heberto Ferreira Medina for their assistance with different technical aspects of the computer work. We thank Milton

Solano of the Smithsonian Tropical Research Institute for helping to develop the hydrological model (TOPMODEL), the result of a research placement in the said institution. The help of M. en C. Guadalupe Cornejo Tenorio was invaluable to the identification of the surveyed plants.

REFERENCES

- Ackerly, D. & Cornwell, W.K. (2007) A trait-based approach to community assembly: Partitioning of species trait values into within- and among-community components. *Ecology Letters*, **10**, 135-145.
- Álvarez-Yépiz, J.C., Martínez-Yrizar, A., Bórquez, A. & Lindquist, C. (2008) Variation in vegetation structure and soil properties related to land use history of old-growth and secondary tropical dry forests in northwestern Mexico. *Forest Ecology and Management*, **256**, 355-366.
- Armesto, J. & Martínez, J. (1978) Relations between vegetation structure and slope aspect in the mediterranean region of Chile. *The Journal of Ecology*, **66**, 881-889.
- Avilés-Hernández, V., Velázquez-Martínez, A., Angeles-Pérez, G., Etchevers-Barra, J., De los Santos-Posadas, H. & Llanderal, T. (2009) Variación en almacenes de carbono en suelos de una toposecuencia. *Agrociencia*, **43**, 457-464.
- Badano, E.I., Cavieres, L.A., Molina-Montenegro, M.A. & Quiroz, C.L. (2005) Slope aspect influences plant association patterns in the Mediterranean matorral of central Chile. *Journal of Arid Environments*, **62**, 93-108.
- Bagchi, R., Swinfield, T., Gallery, R.E., Lewis, O.T., Gripenberg, S., Narayan, L. & Freckleton, R.P. (2010) Testing the Janzen-Connell mechanism: pathogens cause overcompensating density dependence in a tropical tree. *Ecology Letters*, **13**, 1262-1269.
- Barnes, B.V., Zak, D.R., Denton, S.R. & Spurr, S.H. (1997) *Forest ecology*. John Wiley and Sons.
- Belsky, A.J. & Blumenthal, D.M. (1997) Effects of livestock grazing on stand dynamics and soils in upland forests of the interior West. *Conservation Biology*, **11**, 315-327.
- Bennie, J., Huntley, B., Wiltshire, A., Hill, M.O. & Baxter, R. (2008) Slope, aspect and climate: Spatially explicit and implicit models of topographic microclimate in chalk grassland. *Ecological Modelling*, **216**, 47-59.

- Beven, K. & Kirkby, M. (1979) A physically based, variable contributing area model of basin hydrology/Un modèle à base physique de zone d'appel variable de l'hydrologie du bassin versant. *Hydrological Sciences Journal*, **24**, 43-69.
- Borchert, R. (1994) Soil and stem water storage determine phenology and distribution of tropical dry forest trees. *Ecology*, **75**, 1437-1449.
- Bullock, S. & Solís-Magallanes, J.A. (1990) Phenology of canopy trees of a tropical deciduous forest in Mexico. *Biotropica*, **22**, 22-35.
- Cingolani, A.M., Cabido, M.R., Renison, D. & Solís Neffa, V. (2003) Combined effects of environment and grazing on vegetation structure in Argentine granite grasslands. *Journal of Vegetation Science*, **14**, 223-232.
- Clark, D.B., Clark, D.A. & Read, J.M. (1998) Edaphic variation and the mesoscale distribution of tree species in a neotropical rain forest. *Journal of Ecology*, **86**, 101-112.
- Clark, D.B., Palmer, M.W. & Clark, D.A. (1999) Edaphic factors and the landscape-scale distributions of tropical rain forest trees. *Ecology*, **80**, 2662-2675.
- Colwell, R.K. (2013) *EstimateS: Statistical estimation of species richness and shared species from samples. Version 9. User's Guide and application.*
- Colwell, R.K. & Coddington, J.A. (1994) Estimating terrestrial biodiversity through extrapolation. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences*, **345**, 101-118.
- Cook, C.W. (1966) Factors affecting utilization of mountain slopes by cattle. *Journal of Range Management*, **19**, 200-204.
- Cornelissen, J., Lavorel, S., Garnier, E., Diaz, S., Buchmann, N., Gurvich, D., Reich, P., Steege, H., Morgan, H. & Van der Heijden, M. (2003) A handbook of protocols for standardised and easy measurement of plant functional traits worldwide. *Australian Journal of Botany*, **51**, 335-380.
- Crawley, M. (2007) *The R book*. John Wiley & Sons Inc, West Sussex.
- Daws, M.I., Mullins, C.E., Burslem, D.F.R.P., Paton, S.R. & Dalling, J.W. (2002) Topographic position affects the water regime in a semideciduous tropical forest in Panamá. *Plant and Soil*, **238**, 79-89.
- Dubayah, R.C. (1994) Modeling a solar radiation topoclimatology for the Rio Grande River Basin. *Journal of Vegetation Science*, **5**, 627-640.

- Dunphy, B., Murphy, P. & Lugo, A.E. (2000) The tendency for trees to be multiple-stemmed in tropical and subtropical dry forests: studies of Guanica forest, Puerto Rico. *Tropical Ecology*, **41**, 161-168.
- Dyer, J. (2009) Assessing topographic patterns in moisture use and stress using a water balance approach. *Landscape Ecology*, **24**, 391-403.
- Eisenlohr, P.V., Alves, L.F., Bernacci, L.C., Padgurschi, M.C., Torres, R.B., Prata, E.M., dos Santos, F.A.M., Assis, M.A., Ramos, E. & Rochelle, A.L.C. (2013) Disturbances, elevation, topography and spatial proximity drive vegetation patterns along an altitudinal gradient of a top biodiversity hotspot. *Biodiversity and Conservation*, **22**, 2767–2783.
- ESRI (Environmental Systems Resource Institute) (2009) ArcMap 9.3. ESRI, Redlands, California.
- Ferrusquía-Villafranca, I. (1993) Geology of Mexico: a synopsis. *Biological diversity of Mexico: origins and distribution* (eds T.P. Ramammorthy, R. Bye, A. Lot & J. Fa), pp. 3-107. Oxford University Press, New York.
- Flores, A.N., Ivanov, V.Y., Entekhabi, D. & Bras, R.L. (2009) Impact of hillslope-scale organization of topography, soil moisture, soil temperature, and vegetation on modeling surface microwave radiation emission. *IEEE Transactions on Geoscience and Remote Sensing*, **47**, 2557-2571.
- Fu, P. & Rich, P.M. (1999) Design and implementation of the Solar Analyst: an ArcView extension for modeling solar radiation at landscape scales. *Proceedings of the Nineteenth Annual ESRI User Conference*, pp. 1-33. San Diego, USA.
- Galicia, L., López-Blanco, J., Zarco-Arista, A.E., Filips, V. & García-Oliva, F. (1999) The relationship between solar radiation interception and soil water content in a tropical deciduous forest in Mexico. *CATENA*, **36**, 153-164.
- Gallardo-Cruz, J.A., Pérez-García, E.A. & Meave, J.A. (2009) β -Diversity and vegetation structure as influenced by slope aspect and altitude in a seasonally dry tropical landscape. *Landscape Ecology*, **24**, 473-482.
- García, E. (2004) *Modificaciones al sistema de clasificación climática de Köppen*. Instituto de Geografía, Universidad Nacional Autónoma de México, México, D.F.
- Gillen, R.L., Krueger, W.C. & Miller, R.F. (1984) Cattle distribution on mountain rangeland in Northeastern Oregon. *Journal of Range Management*, **37**, 549-553.
- Gotelli, N.J. & Colwell, R.K. (2011) Estimating species richness. *Biological diversity: frontiers in measurement and assessment* (eds A.E. Magurran & B.J. McGill), pp. 39-54. Oxford University Press, Oxford, U.K.

- Griz, L. & Machado, I. (2001) Fruiting phenology and seed dispersal syndromes in caatinga, a tropical dry forest in the northeast of Brazil. *Journal of Tropical Ecology*, **17**, 303-321.
- Hargreaves, G.H. (1994) *Simplified coefficients for estimating monthly solar radiation in North America and Europe*. Utah State University, Logan, Utah.
- Holland, P. & Steyn, D. (1975) Vegetational responses to latitudinal variations in slope angle and aspect. *Journal of Biogeography*, **2**, 179-183.
- Hortal, J., Borges, P.A.V. & Gaspar, C. (2006) Evaluating the performance of species richness estimators: sensitivity to sample grain size. *Journal of Animal Ecology*, **75**, 274-287.
- Howery, L.D., Provenza, F.D., Banner, R.E. & Scott, C.B. (1996) Differences in home range and habitat use among individuals in a cattle herd. *Applied Animal Behaviour Science*, **49**, 305-320.
- Hubbell, S.P. (2008) *The unified neutral theory of biodiversity and biogeography*. Princeton University Press, Princeton, New Jersey.
- Hulshof, C.M., Martínez-Yrizar, A., Burquez, A., Boyle, B. & Enquist, B.J. (2014) Plant functional trait variation in tropical dry forests: A review and synthesis. *Tropical Dry Forests in the Americas: Ecology, Conservation, and Management* (eds A. Sánchez-Azofeifa, J.S. Powers, G.W. Fernandes & M. Quesada), pp. 129. CRC Press, Taylor & Francis Group, New York.
- INEGI (Instituto Nacional de Estadística Geografía e Informática) (1999a) Conjunto de datos vectoriales y toponimia de la carta topográfica escala 1:50,000 (Ario de Rosales). INEGI, Aguascalientes, México.
- INEGI (Instituto Nacional de Estadística Geografía e Informática) (1999b) Conjunto de datos vectoriales y toponimia de la carta topográfica escala 1:50,000 (Gambara). INEGI, Aguascalientes, México.
- INEGI (Instituto Nacional de Estadística Geografía e Informática) (1999c) Conjunto de datos vectoriales y toponimia de la carta topográfica escala 1:50,000 (La Huacana). INEGI, Aguascalientes, México.
- INEGI (Instituto Nacional de Estadística Geografía e Informática) (1999d) Conjunto de datos vectoriales y toponimia de la carta topográfica escala 1:50,000 (Nueva Italia). INEGI, Aguascalientes, México.
- INIFAP (Instituto Nacional de Investigaciones Forestales y Agropecuarias) & CONABIO (Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad) (1995)

Edafología. <http://www.conabio.gob.mx/informacion/gis/>; última consulta: 20.XI.2013. México, D.F.

- Janzen, D.H. (1970) Herbivores and the number of tree species in tropical forests. *The American Naturalist*, **104**, 501-528.
- Kraft, N.J., Valencia, R. & Ackerly, D.D. (2008) Functional traits and niche-based tree community assembly in an Amazonian forest. *Science*, **322**, 580-582.
- Kurz, I., O'Reilly, C.D. & Tunney, H. (2006) Impact of cattle on soil physical properties and nutrient concentrations in overland flow from pasture in Ireland. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, **113**, 378-390.
- Lavorel, S., Grigulis, K., Lamarque, P., Colace, M.-P., Garden, D., Girel, J., Pellet, G. & Douzet, R. (2011) Using plant functional traits to understand the landscape distribution of multiple ecosystem services. *Journal of Ecology*, **99**, 135-147.
- Lebrija-Trejos, E., Perez-Garcia, E.A., Meave, J.A., Bongers, F. & Poorter, L. (2010) Functional traits and environmental filtering drive community assembly in a species-rich tropical system. *Ecology*, **91**, 386-398.
- Lobo, J.A., Quesada, M., Stoner, K.E., Fuchs, E.J., Herrerías-Diego, Y., Rojas, J. & Saborío, G. (2003) Factors affecting phenological patterns of bombacaceous trees in seasonal forests in Costa Rica and Mexico. *American journal of botany*, **90**, 1054-1063.
- Maass, J., Jaramillo, V., Martínez-Yrizar, A., García-Oliva, F., Pérez-Jiménez, A. & Sarukhán, J. (2002) Aspectos funcionales del ecosistema de selva baja caducifolia en Chamela, Jalisco. *Historia natural de Chamela* (eds F. Noguera, J. Rivera, A. Aldrete & M. Avendaño), pp. 525-542. Universidad Nacional Autónoma de México, México, D.F.
- Magurran, A.E. & McGill, B.J. (2011) *Biological diversity: frontiers in measurement and assessment*. Oxford University Press, Oxford, U.K.
- Maidment, D.R. (1992) *Handbook of hydrology*. McGraw-Hill Inc.
- Markesteyn, L., Poorter, L., Paz, H., Sack, L. & Bongers, F. (2011) Ecological differentiation in xylem cavitation resistance is associated with stem and leaf structural traits. *Plant, Cell & Environment*, **34**, 137-148.
- Martínez-Cruz, J., Méndez-Toribio, M., Cortés-Flores, J., Coba-Pérez, P., Cornejo-Tenorio, G. & Ibarra-Manríquez, G. (2013) Estructura y diversidad de los bosques estacionales desaparecidos por la construcción de la presa Gral. Francisco J. Múgica, en la Depresión del Balsas, Michoacán, México. *Revista Mexicana de Biodiversidad*, **84**, 1216-1234.

- Martínez-Yrizar, A., Burquez, A., Maass, M., Robichaux, R. & Yetman, D. (2000) Structure and functioning of tropical deciduous forest in western Mexico. *The tropical deciduous forest of Alamos. Biodiversity of a threatened ecosystem in Mexico*. (eds R.H. Robichaux & D.A. Yetman), pp. 19-35. University of Arizona, Tucson, Arizona.
- Martorell, C. & Peters, E.M. (2005) The measurement of chronic disturbance and its effects on the threatened cactus *Mammillaria pectinifera*. *Biological Conservation*, **124**, 199-207.
- McGill, B.J. (2010) Matters of scale. *Science*, **328**, 575-576.
- McGill, B.J., Enquist, B.J., Weiher, E. & Westoby, M. (2006) Rebuilding community ecology from functional traits. *Trends in Ecology and Evolution*, **21**, 178-185.
- Méndez-Toribio, M., Martínez-Cruz, J., Cortés-Flores, J., Rendón-Sandoval, Francisco Javier & Ibarra-Manríquez, G. (2014a) Composición, estructura y diversidad de la comunidad arbórea del bosque tropical caducifolio en Tziritzicuaró, Depresión del Balsas, Michoacán, México. *Revista Mexicana de Biodiversidad*. En prensa.
- Méndez-Toribio, M., González-Di Pierro, A.M., Quesada, M. & Benítez-Malvido, J. (2014b) Regeneration beneath a dioecious tree species (*Spondias purpurea*) in a Mexican tropical dry forest. *Journal of Tropical Ecology*, **30**, 265-268.
- Miranda, F. & Hernández-X, E. (1963) Los tipos de vegetación de México y su clasificación. *Boletín de la Sociedad Botánica de México*, **28**, 29-179.
- Mueller-Dombois, D. & Ellenberg, H. (1974) *Aims and methods of vegetation ecology*. John Wiley and Sons, New York.
- Murphy, P.G. & Lugo, A.E. (1986) Ecology of tropical dry forest. *Annual Review of Ecology and Systematics*, **17**, 67-88.
- Nzunda, E.F., Griffiths, M.E. & Lawes, M.J. (2007) Multi-stemmed trees in subtropical coastal dune forest: Survival strategy in response to chronic disturbance. *Journal of Vegetation Science*, **18**, 693-700.
- Nzunda, E.F., Griffiths, M.E. & Lawes, M.J. (2008a) Resprouting enhances seedling persistence in a subtropical coastal dune forest. *African Journal of Ecology*, **46**, 32-38.
- Nzunda, E.F., Griffiths, M.E. & Lawes, M.J. (2008b) Sprouting by remobilization of above-ground resources ensures persistence after disturbance of coastal dune forest trees. *Functional Ecology*, **22**, 577-582.

- Oksanen, J., Blanchet, F.G., Kindt, R., Legendre, P., Minchin, P.R., O'Hara, R.B., Simpson, P., Solymos, G.L., Henry, M., Stevens, H. & Wagner, H.H. (2013) vegan: Community ecology package. R package version 2.0-10. <http://CRAN.R-project.org/package=vegan>.
- Pavoine, S. & Bonsall, M.B. (2011) Measuring biodiversity to explain community assembly: A unified approach. *Biological Reviews*, **86**, 792-812.
- Pen-Mouratov, S., Berg, N., Genzer, N., Ukabi, S., Shargil, D. & Steinberger, Y. (2009) Do slope orientation and sampling location determine soil biota composition? *Frontiers of Biology in China*, **4**, 364-375.
- Pennington, T.D. & Sarukhan, J. (2005) *Arboles tropicales de México. Manual para identificación de las principales especies*. UNAM, México, D.F.
- Pietola, L., Horn, R. & Yli-Halla, M. (2005) Effects of trampling by cattle on the hydraulic and mechanical properties of soil. *Soil and Tillage Research*, **82**, 99-108.
- Pinchak, W.E., Smith, M.A., Hart, R.H. & Waggoner, J.W., Jr. (1991) Beef cattle distribution patterns on foothill range. *Journal of Range Management*, **44**, 267-275.
- Pineda-García, F., Arredondo-Amezcuca, L. & Ibarra-Manríquez, G. (2007) Riqueza y diversidad de especies leñosas del bosque tropical caducifolio El Tarimo, Cuenca del Balsas, Guerrero. *Revista Mexicana de Biodiversidad*, **78**, 129-139.
- Quesada, M., Rosas, F., Aguilar, R., Ashworth, L., Rosas-Guerrero, V.M., Sayago, R., Lobo, J.A., Herrerías-Diego, Y. & Sánchez-Montoya, G. (2011) Human impacts on pollination, reproduction, and breeding systems in tropical forest plants. *Seasonally Dry Tropical Forests*, pp. 173-194. Springer.
- Rahbek, C. (1995) The elevational gradient of species richness: A uniform pattern? *Ecography*, **18**, 200-205.
- Reichstein, M., Bahn, M., Mahecha, M.D., Kattge, J. & Baldocchi, D.D. (2014) Linking plant and ecosystem functional biogeography. *Proceedings of the National Academy of Sciences*.
- Rendón-Carmona, H., Martínez-Yrizar, A., Balvanera, P. & Pérez-Salicrup, D. (2009) Selective cutting of woody species in a Mexican tropical dry forest: incompatibility between use and conservation. *Forest Ecology and Management*, **257**, 567-579.
- Rich, P., Dubayah, R., Hetrick, W. & Saving, S. (1994) Using viewshed models to calculate intercepted solar radiation: applications in ecology. *American Society for Photogrammetry and Remote Sensing Technical Papers*, 524-529.

- Roath, L.R. & Krueger, W.C. (1982) Cattle grazing and behavior on a forested range. *Journal of Range Management*, **35**, 332-338.
- Rzedowski, J. (1978) *Vegetación de México*. Limusa, México, D.F.
- Samani, Z. (2000) Estimating solar radiation and evapotranspiration using minimum climatological data. *Journal of Irrigation and Drainage Engineering*, **126**, 265-267.
- Sanchez-Azofeifa, G.A., Quesada, M., Rodriguez, J.P., Nassar, J.M., Stoner, K.E., Castillo, A., Garvin, T., Zent, E.L., Calvo-Alvarado, J.C., Kalacska, M.E.R., Fajardo, L., Gamon, J.A. & Cuevas-Reyes, P. (2005) Research priorities for neotropical dry forests. *Biotropica*, **37**, 477-485.
- Sánchez-Velásquez, L.R., Hernández, G., Carranza, M., Pineda-López, M., Cuevas, R. & Aragónn, F. (2002) Estructura arbórea del bosque tropical caducifolio usado para la ganadería extensiva en el norte de la Sierra de Manantlán, México: Antagonismo de usos. *POLIBOTANICA*, **13**, 25-46.
- Segura, G., Balvanera, P., Durán, E. & Pérez, A. (2002) Tree community structure and stem mortality along a water availability gradient in a Mexican tropical dry forest. *Plant Ecology*, **169**, 259-271.
- Sidari, M., Ronzello, G., Vecchio, G. & Muscolo, A. (2008) Influence of slope aspects on soil chemical and biochemical properties in a *Pinus laricio* forest ecosystem of Aspromonte (Southern Italy). *European Journal of Soil Biology*, **44**, 364-372.
- Silvertown, J. (2004) Plant coexistence and the niche. *Trends in Ecology & Evolution*, **19**, 605-611.
- Singh, K. & Kushwaha, C. (2005) Emerging paradigms of tree phenology in dry tropics. *Current Science*, **89**, 964-975.
- Sokal, R.R. & Rohlf, F.J. (1995) *Biometry: the principles and practice of statistics in biological research*. W.H. Freeman and Company, New York.
- Sterck, F., Markesteijn, L., Schieving, F. & Poorter, L. (2011) Functional traits determine trade-offs and niches in a tropical forest community. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, **108**, 20627-20632.
- Sterck, F.J., Markesteijn, L., Toledo, M., Schieving, F. & Poorter, L. (2014) Sapling performance along resource gradients drives tree species distributions within and across tropical forests. *Ecology*, **95**, 2514–2525.
- Team, R.C. (2013) R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. URL <http://www.R-project.org/>.

- Vieira, D.L.M. & Scariot, A. (2006) Principles of natural regeneration of tropical dry forests for restoration. *Restoration Ecology*, **14**, 11-20.
- Violle, C., Navas, M.-L., Vile, D., Kazakou, E., Fortunel, C., Hummel, I. & Garnier, E. (2007) Let the concept of trait be functional! *Oikos*, **116**, 882-892.
- Violle, C., Reich, P.B., Pacala, S.W., Enquist, B.J. & Kattge, J. (2014) The emergence and promise of functional biogeography. *Proceedings of the National Academy of Sciences*.
- Wales, B.A. (1972) Vegetation analysis of north and south edges in a mature oak-hickory forest. *Ecological Monographs*, **42**, 451-471.
- Walther, B.A. & Moore, J.L. (2005) The concepts of bias, precision and accuracy, and their use in testing the performance of species richness estimators, with a literature review of estimator performance. *Ecography*, **28**, 815-829.
- Weiher, E. & Keddy, P.A. (1999) *Ecological assembly rules: Perspectives, advances, retreats*, 1 edn. Cambridge University Press.
- Wright, S.J. (2002) Plant diversity in tropical forests: a review of mechanisms of species coexistence. *Oecologia*, **130**, 1-14.
- Yimer, F., Ledin, S. & Abdelkadir, A. (2006) Soil organic carbon and total nitrogen stocks as affected by topographic aspect and vegetation in the Bale Mountains, Ethiopia. *Geoderma*, **135**, 335-344.

Table 1. Mean (\pm SE) values of environmental variables (monthly average) and of disturbance as affected by slope aspect and topographic position at lower portion of the Balsas River Basin in Michoacán, Mexico. Different letters indicate significant differences at $P \leq 0.05$ between factor levels using two way ANOVA and pairwise comparison with Holm-Sidak method. Abbreviations: N (North), S (South) L (low), M (middle), T (top).

Variables	Aspect		Position			Groups					
	North	South	Low	Middle	Top	NL	NM	NT	SL	SM	ST
<i>Micro-environment</i>											
AMT (Annual mean temperature)	25.8 (0.2) ^a	26.8 (0.1) ^b	26.6 (0.2) ^b	26.5 (0.2) ^{cb}	25.9 (0.3) ^a	26.1 (0.2) ^a	26.1 (0.3) ^a	25.4 (0.4) ^a	27.0 (0.2) ^a	27.0 (0.1) ^a	26.5 (0.3) ^a
Rad (Potential energy income)	5319 (90) ^a	6352 (38) ^b	6004 (115) ^b	5662 (175) ^a	5841 (214) ^{ab}	5688 (134) ^b	5108 (96) ^a	5162 (123) ^a	6320 (19) ^c	6216 (47) ^c	6520 (47) ^c
ET _{0w} (Evapotranspiration)	246 (3.7) ^a	224 (4.5) ^b	245 (5.2) ^b	223 (4.8) ^a	231 (5.4) ^{ca}	258 (6) ^a	237 (4.1) ^a	242 (6.3) ^a	242 (7.3) ^a	210 (3) ^a	220 (6.3) ^a
TWI (Topographic Wetness Index)	5.7 (0.7) ^a	5.1 (0.4) ^a	6.9 (0.7) ^b	5.1 (0.4) ^{ab}	4.1 (0.8) ^a	7.9 (1.3) ^a	4.8 (0.6) ^a	4.5 (1.3) ^a	6.1 (0.4) ^a	5.5 (0.6) ^a	3.7 (0.9) ^a
<i>Disturbance</i>											
CRI (Cattle raising index)	0.56 (0.04) ^a	0.54 (0.04) ^a	0.67 (0.06) ^c	0.48 (0.03) ^{ba}	0.49 (0.02) ^a	0.66 (0.09) ^a	0.55 (0.04) ^a	0.47 (0.02) ^a	0.68 (0.08) ^a	0.42 (0.04) ^a	0.51 (0.04) ^a
HAI (Human activities index)	0.40 (0.05) ^a	0.45 (0.03) ^a	0.52 (0.06) ^a	0.42 (0.04) ^a	0.34 (0.02) ^a	0.52 (0.12) ^a	0.35 (0.06) ^a	0.33 (0.03) ^a	0.52 (0.04) ^a	0.48 (0.06) ^a	0.35 (0.03) ^a
SDI (Soil degradation index)	0.39 (0.05) ^a	0.60 (0.04) ^b	0.48 (0.07) ^a	0.55 (0.07) ^a	0.45 (0.05) ^a	0.37 (0.11) ^a	0.41 (0.08) ^a	0.38 (0.09) ^a	0.58 (0.06) ^a	0.69 (0.10) ^a	0.52 (0.05) ^a
CDI (Chronic disturbance index)	0.50 (0.04) ^a	0.58 (0.03) ^b	0.61 (0.06) ^a	0.54 (0.04) ^a	0.48 (0.02) ^a	0.57 (0.1) ^a	0.48 (0.05) ^a	0.45 (0.03) ^a	0.65 (0.06) ^a	0.60 (0.05) ^a	0.50 (0.03) ^a

Table 2. Mean (\pm 1 standard error) diversity and richness indices values for the topographic factors analyzed located at lower portion of the Balsas depression in Michoacán, Mexico. Abbreviations: N (North), S (South) L (low), M (middle), T (top).

Topographic factor	S	ACE	Jackknife 1	Fisher α
<i>Aspect</i>				
North	58 (0.18) ^a	77.7 (0.12) ^a	79.7 (0.17) ^a	16.3 (0.05) ^a
South	62 (0.20) ^b	80.7 (0.18) ^b	88.4 (0.27) ^b	19.5 (0.07) ^b
<i>Position</i>				
Low	44 (0.18) ^a	62.8 (0.21) ^b	62.3 (0.18) ^b	13.8 (0.07) ^a
Middle	45 (0.19) ^b	53.6 (0.14) ^a	61.5 (0.18) ^a	14.8 (0.08) ^b
Top	57 (0.25) ^c	76.4 (0.25) ^c	81.8 (0.32) ^c	19.5 (0.09) ^c
<i>Group</i>				
NL	37 (0.31) ^d	61.7 (0.39) ^d	57.8 (0.36) ^e	13.4 (0.11) ^c
NM	35 (0.33) ^c	57.2 (0.40) ^c	52.5 (0.29) ^d	12.1 (0.09) ^b
NH	34 (0.29) ^c	55.6 (0.99) ^c	49.0 (0.43) ^c	14.2 (0.16) ^d
SL	26 (0.43) ^a	48.3 (0.57) ^b	42.7 (0.36) ^a	10.2 (0.14) ^a
SM	30 (0.37) ^b	39.6 (0.26) ^a	46.7 (0.37) ^b	12.4 (0.16) ^b
SH	45 (0.29) ^e	54.5 (5.18) ^c	65.0 (0.33) ^f	17.9 (0.14) ^e

Fig. 1. (A) Location of the ejido of Tziritzícuaro (circle), in the municipality of La Huacana. (B) Distribution of the plots where the vegetation was surveyed in Michoacán, Mexico (black squares), indicating elevation contour lines, roads (black lines) and human settlements of less of 30 inhabitants (circles) and from 228 (El Naranjo) to 234 residents (Tziritzícuaro) (pentagons).

Fig. 2. (A) Ombrothermic Diagram of the meteorological station of Tziritzícuaro, municipality of La Huacana, Michoacán, Mexico (1951-2010); mean monthly values of precipitation and temperature are presented. (B) Temporal behavior of the monthly incidence of solar radiation (Mj/m^2) in the study area for two contrasting slope aspects throughout the year (left-hand axis) and annual mean precipitation (area below the curve of the right-hand axis). N and S denote the orientations north and south, respectively.

Fig. 3 Average values (± 1 standard error) of the structural values evaluated across the three topographic positions and two slope aspects for the tropical deciduous forest of the low part of the Balsas Depression, in Michoacán, Mexico. Different letters above the bars denote significant differences, at a level of $\alpha \leq 0.05$.

Fig. 4. Distribution of tree species in the tropical deciduous forest of the low part of the Balsas Depression, in Michoacán, Mexico. Diagram of ordination of the canonical correspondence analysis in, which shows: (A) the environmental and disturbance variables; (B) the 20 most abundant species in the sample; position of the sites: (C) N-facing and (D) S-facing slopes. The abbreviations on Figure B correspond to annual mean temperature (AMT), evapotranspiration in the wet months (> 100 mm; ET_{0W}), monthly incidence of potential energy (Rad), Topographic Wetness Index (TWI) and chronic disturbance index (CDI). The numbers refer to the following species: (1) *Randia aculeata*, (2) *Acacia picachensis*, (3) *Mimosa arenosa*, (4) *Randia nelsonii*, (5) *Bauhinia divaricata*, (6) *Handroanthus impetiginosus*, (7) *Diphysa floribunda*, (8) *Euphorbia schlechtendalii*, (9) *Cordia elaeagnoides*, (10) *Bursera fagaroides*, (11) *Lysiloma tergeminum*, (12) *Lippia umbellata*, (13) *Bunchosia palmeri*, (14) *Lonchocarpus constrictus*, (15) *Apoplanesia paniculata*, (16) *Guettarda elliptica*, (17) *Hintonia latiflora*, (18) *Acacia cochliacantha*, (19) *Lysiloma divaricatum*, (20) *Spondias purpurea*, (21) *Heliocarpus pallidus*, (22)

Ruprechtia fusca, (23) *Amphipterygium adstringens*, (24) *Cyrtocarpa procera*, (25) *Lonchocarpus longipedicellatus*, (26) *Mimosa rosei*, (27) *Bursera grandifolia*, (28) *Bursera crenata*, (29) *Bursera coyucensis*, (30) *Brogniartia* sp., (31) *Bursera trimera*, (32) *Plumeria rubra*, (33) *Croton morifolius*, and (34) *Cnidioscolus multilobus*. The eigenvalues of axes one and two are 0.37 y 0.34, respectively. Grid size at each plot is given by *d*.

Figure 1.

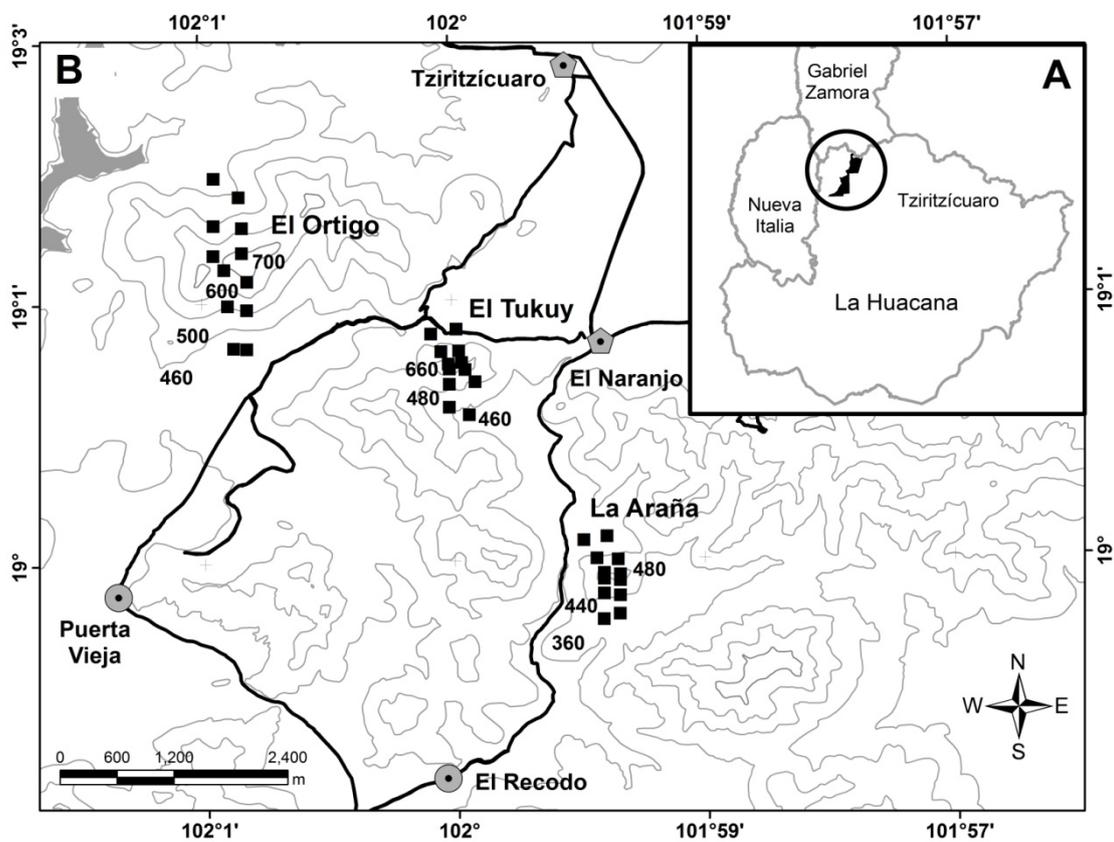


Figure 2.

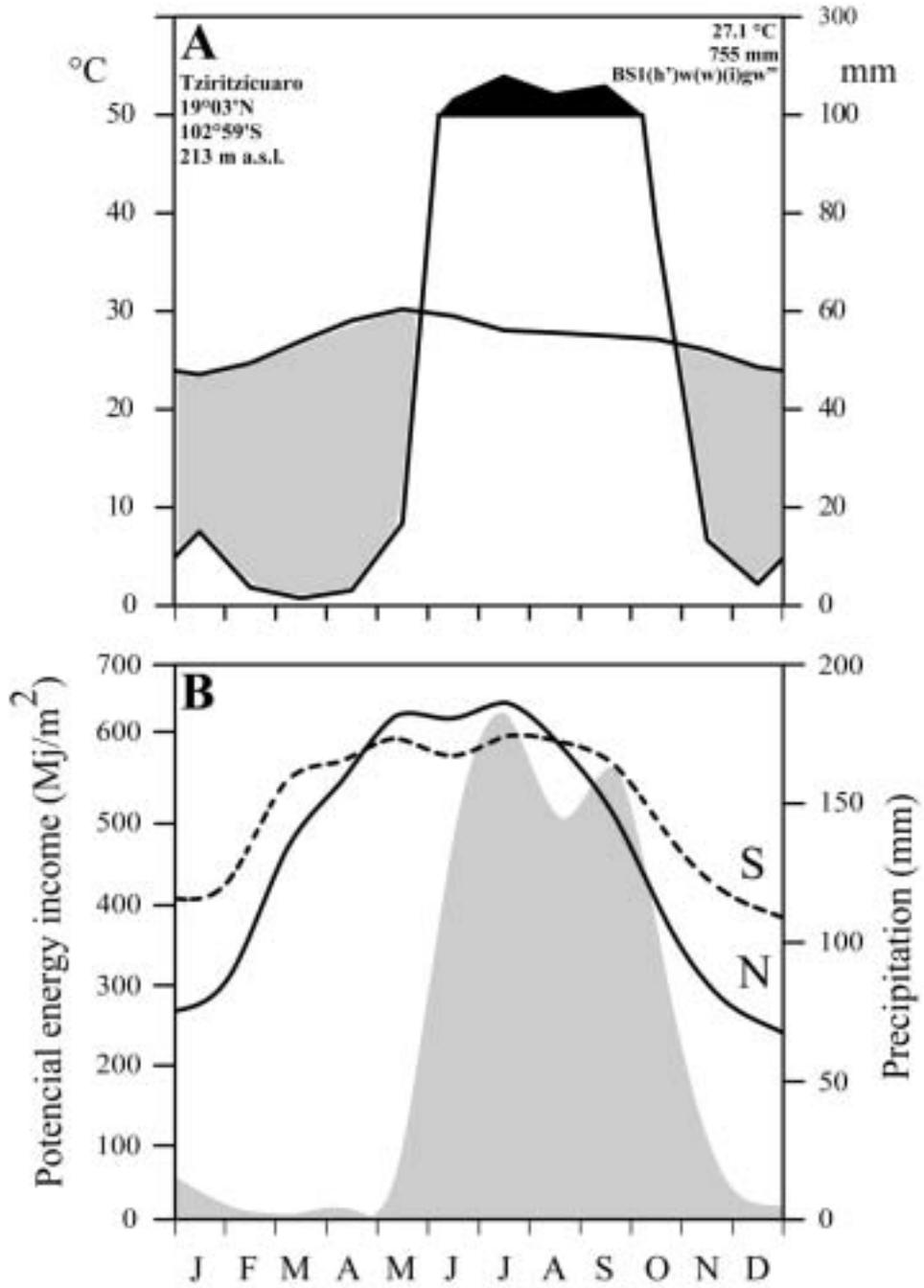


Figure 3.

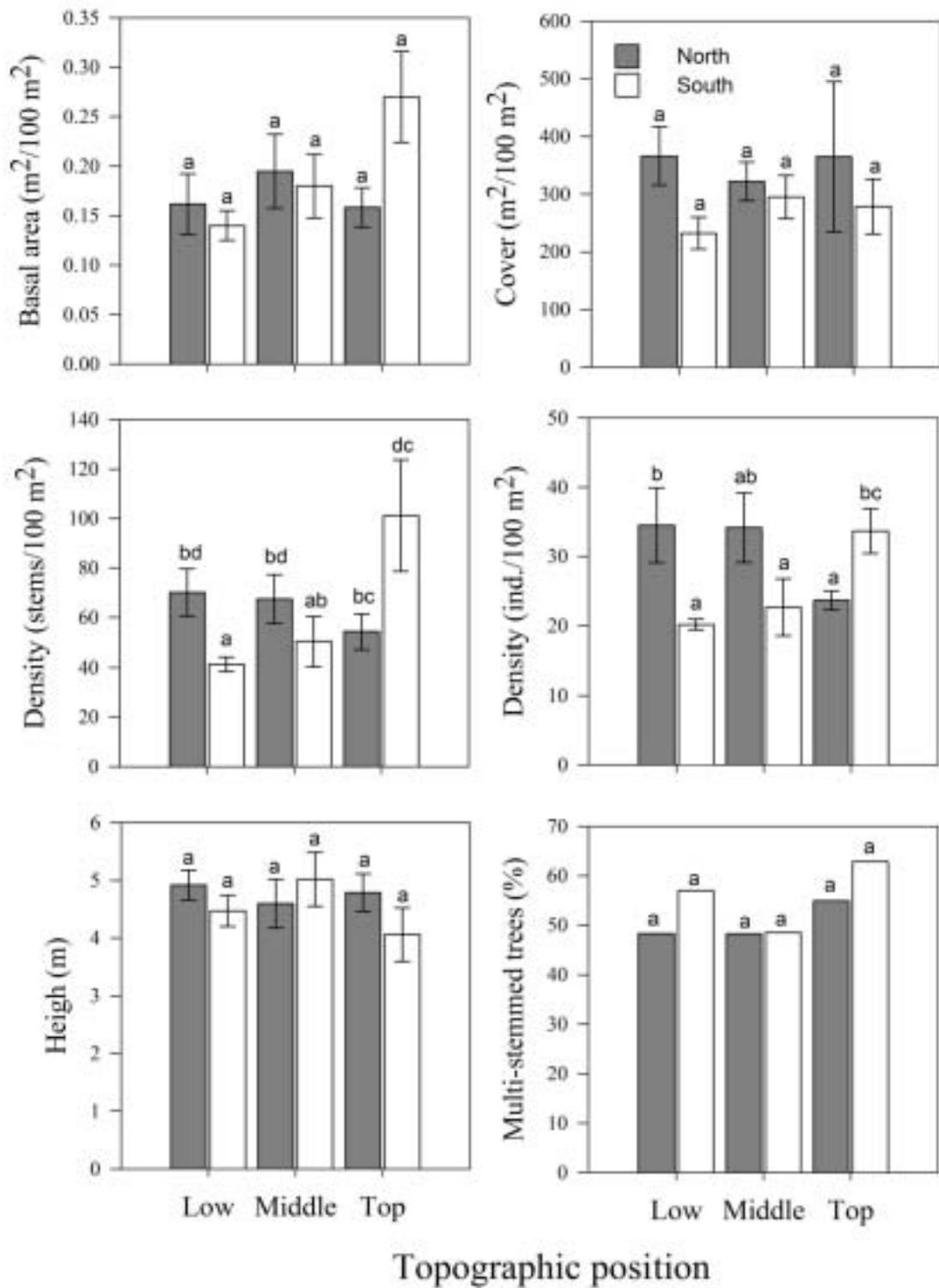
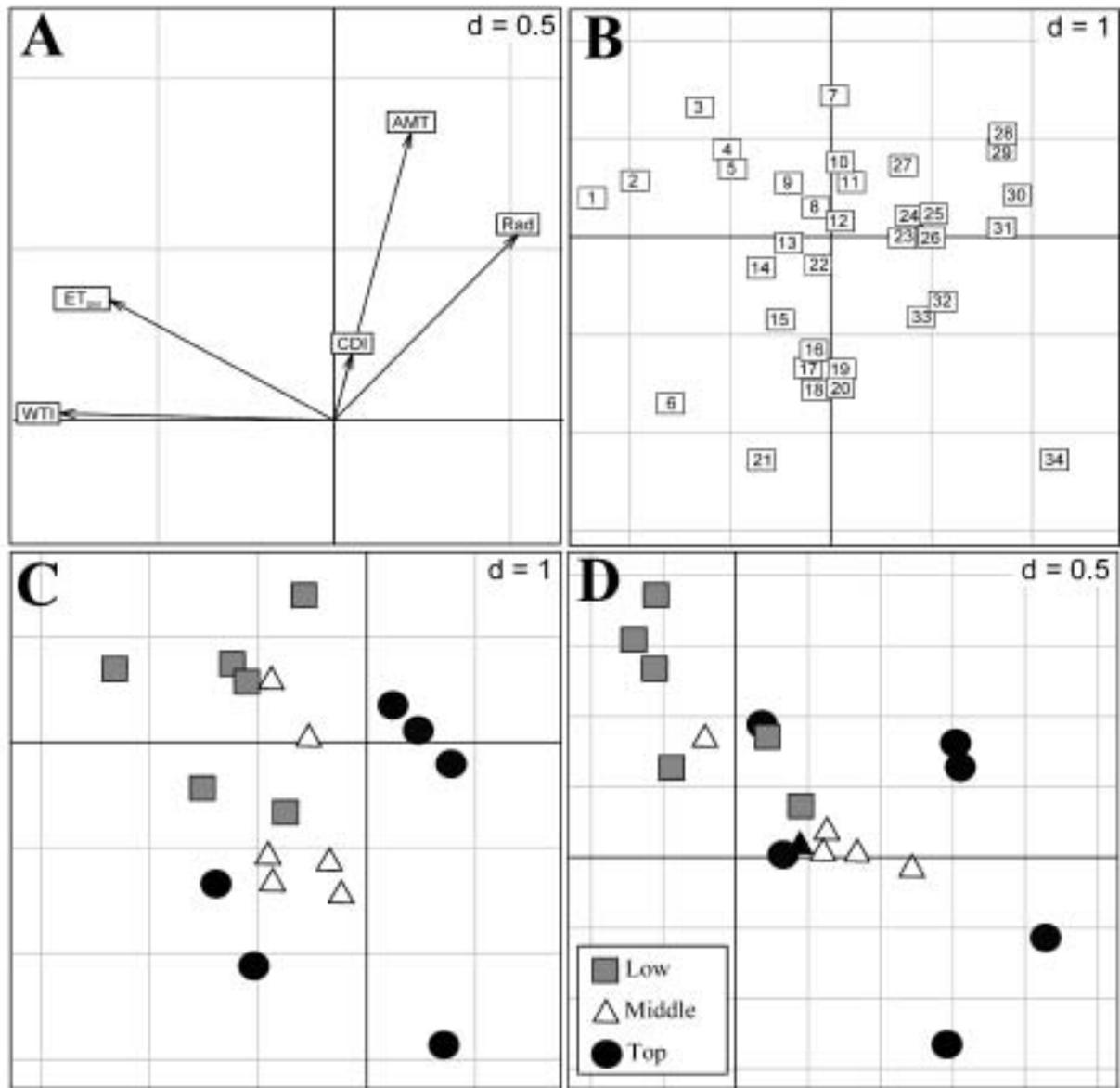


Figure 4.



SUPPORTING INFORMATION

Appendix 1.

Evaluation of the disturbance in the vegetation sampling plots.

In the study area, both wood harvesting as cattle ranching into the forest are management practices based on the subtraction of small amounts of resources or ongoing damage of vegetation areas. This type of chronic disturbance has been recognized as the most widely extended form of environmental destruction in developing countries (Singh 1998).

Disturbance assessment was focused on the record of the most important agents of disturbance in the area. In this case, cattle ranching, logging, and the proximity of roads and human settlements were identified as the most obvious disturbance agents.

The relative contribution of each one of these agents was measured through eight variables grouped in three indicators known as the cattle raising index (CRI), the human activities index (HAI) and the soil degradation index (SDI) that were all integrated into a chronic disturbance index (CDI) for each plot. These metrics have been used in previous works to assess the disturbance (McGarigal *et al.* 2001; Ramírez-Marcial, González-Espinosa & Williams-Linera 2001; Martorell & Peters 2005; Álvarez-Yépiz *et al.* 2008). Variables evaluated to determine the disturbance generated by cattle raising were: (i) frequency of cattle dung (FCD); this variable was assessed in ten plots of 1 m² randomly located along three 30 m parallel transects that crossed the vegetation sampling plots. The frequency was defined as the fraction of positive records of equine or bovine droppings at each plot, (ii) density of the trails (DT); cattle passes through well-defined paths when feeding, these paths in turn are used by humans for their free passage through the hill. The number of trails along three perpendicular transects (30 m) to the slope was recorded, (iii) road surface (RS), was assessed in three parallel transects (30 m) to the slope by the line intercept method, (iv) soil compaction (SCOM); constant trampling of cattle causes soil compaction and therefore soil water infiltration is affected, this in turn influence roots development and plant growth. The soil compaction was evaluated with a penetrometer. Measurements of this parameter were taken at each of the corners of the plot and just one

on the center of this. The average value of this measure of soil compaction was obtained by each plot.

Vegetation damage by human activities (HAI) was obtained through the following variables: (i) wood harvesting (WH) by local farmers, which is a common practice where wood is devoted to construct fences and fuelwood. Damage signs by machete use or harvest in any part of the trees was recorded in all woody vegetation with a d.b.h. ≥ 2.5 cm, of rooted plants along the 30 m parallel transects was assessed. With these information we calculated the proportion of damaged plants regarding to those which no evidence of damaged was found. This proportion was considered an indicator of woody harvesting intensity in each site; (ii) human settlements proximity (HSP), because a closer proximity to human settlements increase the probability of negative impacts to vegetation by human activities, this value was defined as the multiplicative inverse of the distance to the nearest town in km, this is: $1/\text{town distance}$, and increase as distance to a settlement decrease. The settlement distance was calculated through satellite images available in Google Earth. (iii) Proximity to roads or paths used by vehicles and/or pack animals (ROAD). The proximity to a ROAD increase the occurrence of productive and economic activities in a given field. Therefore, the inverse of a ROAD distance to the sampling plots was calculated as: $1/\text{ROAD}$. The ROAD value was calculated using GPS data and satellite images of Google Earth program. Finally, because the overgrazing and human activities increase soil erosion, we registered the proportion of exposed rock as a *proxy* of soil degradation (SDI). This data was obtained in transects of 10 m located in the x-y axes of the plots used for the vegetation census.

The relative values of each one of the eight variables and of disturbances agents as well as that of CDI were scaled to 1, being 1 the maximum obtained value in the set of data, and zero the minimum value. The scaled values of each disturbance agent were integrated in two sub-indexes as follow: $\text{CRI} = \text{FCD} + \text{DT} + \text{RS} + \text{SCOM}$ and $\text{HAI} = \text{WH} + \text{HSP} + \text{ROAD}$. Finally, the chronic disturbance index was obtained as follow: $\text{CDI} = \text{CRI} + \text{HAI} + \text{SDI}$.

REFERENCES

- Álvarez-Yépiz, J.C., Martínez-Yrizar, A., Bórquez, A. & Lindquist, C. (2008) Variation in vegetation structure and soil properties related to land use history of old-growth and secondary tropical dry forests in northwestern Mexico. *Forest Ecology and Management*, **256**, 355-366.
- Martorell, C. & Peters, E.M. 2005. The measurement of chronic disturbance and its effects on the threatened cactus *Mammillaria pectinifera*. *Biological Conservation* **124**: 199-207.
- McGarigal, K., Romme, W., Crist, M. & Roworth, E. 2001. Cumulative effects of roads and logging on landscape structure in the San Juan Mountains, Colorado (USA). *Landscape Ecology* **16**: 327-349.
- Ramírez-Marcial, N., González-Espinosa, M. & Williams-Linera, G. 2001. Anthropogenic disturbance and tree diversity in Montane Rain Forests in Chiapas, Mexico. *Forest Ecology and Management* **154**: 311-326.
- Singh, S.P. 1998. Chronic disturbance, a principal cause of environmental degradation in developing countries. *Environmental Conservation* **25**: 1-2.

Appendix 2. Abundances of species recorded in the 36 vegetation sampling plots. N

(North), S (South) L (low), M (middle), T (top).

Family Species	Group					
	NL	NM	NT	SL	SM	ST
Anacardiaceae						
<i>Amphipterygium adstringens</i> (Schltdl.) Standl.	1	1	9	2	1	10
<i>Cyrtocarpa procera</i> Kunth	2	1	3	1	2	6
<i>Spondias purpurea</i> L.		3	1		2	
Apocynaceae						
<i>Plumeria rubra</i> L.		2	2			3
Bignoniaceae						
<i>Handroanthus impetiginosus</i> (Mart. ex DC.) Mattos	10	52	2			
Bixaceae						
<i>Cochlospermum vitifolium</i> (Willd.) Spreng.		1			1	
Bombacaceae						
<i>Ceiba aesculifolia</i> (Kunth) Britten & Baker f.		2	1			
Boraginaceae						
<i>Adelia oaxacana</i> (Müll. Arg.) Hemsl.					1	
Boraginaceae sp. 1						1
Boraginaceae sp. 2						1

Family Species	Group					
	NL	NM	NT	SL	SM	ST
Boraginaceae sp. 3						1
<i>Cordia alliodora</i> (Ruiz & Pav.) Oken						2
<i>Cordia elaeagnoides</i> DC.	10	9	7	28	18	8
<i>Cordia morelosana</i> Standl.			1	1		
<i>Cordia nelsonii</i> I.M. Johnst.						1
Burseraceae						
<i>Bursera</i> sp.					3	1
<i>Bursera copallifera</i> (DC.) Bullock	1					4
<i>Bursera coyucensis</i> Bullock			1			25
<i>Bursera crenata</i> Paul G. Wilson				3		6
<i>Bursera denticulata</i> McVaugh & Rzed.		1				
<i>Bursera fagaroides</i> (Kunth) Engl.	1	1	2	1	2	4
<i>Bursera grandifolia</i> (Schltdl.) Engl.	1		2	2	6	4
<i>Bursera heteresthes</i> Bullock		1	1			2
<i>Bursera inferdinalis</i> Guevara & Rzed.						3
<i>Bursera trimera</i> Bullock			2		1	5
Cactaceae						
<i>Stenocereus queretaroensis</i> (F.A.C. Weber) Buxb.						2
Capparaceae						
<i>Capparis indica</i> (L.) Druce	2					
<i>Morisonia americana</i> L.	1					
Caricaceae						
<i>Jacaratia mexicana</i> A. DC.	1	1			1	
Undetermined						
Undetermined			1			
Erythroxylaceae						
<i>Erythroxylum mexicanum</i> Kunth	4					1
<i>Erythroxylum rotundifolium</i> Lunan	2	2		1		
Euphorbiaceae						
<i>Cnidoscolus multilobus</i> (Pax) I.M. Johnst.						11
<i>Croton morifolius</i> Willd.		5	9		8	13
<i>Euphorbia schlechtendalii</i> Boiss.	4	28	10	5	35	10
<i>Manihot tomatophylla</i> Standl.	2	2			1	
Fabaceae						
<i>Acacia macilenta</i> Rose					2	
<i>Acacia cochliacantha</i> Humb. & Bonpl. ex Willd.			1	1		
<i>Acacia coulteri</i> Benth.	2	2	1			2
<i>Acacia picachensis</i> Brandege	57	6		3		5

Family Species	Group					
	NL	NM	NT	SL	SM	ST
<i>Apoplanesia paniculata</i> C. Presl	1	11	18	3	3	5
<i>Bauhinia divaricata</i> L.	1		3	1		1
<i>Brogniartia</i> sp.				1	2	7
<i>Caesalpinia eriostachys</i> Benth.					1	
<i>Caesalpinia platyloba</i> S. Watson				1		1
<i>Coursetia glandulosa</i> A. Gray	1					
<i>Diphysa floribunda</i> Peyr.		1			2	5
<i>Haematoxylum brasiletto</i> H. Karst.	2			1		
<i>Lonchocarpus balsensis</i> M. Sousa & J. C. Soto						2
<i>Lonchocarpus constrictus</i> Pittier		7			2	1
<i>Lonchocarpus longipedunculatus</i> M. Sousa & J.C. Soto	2		1	1	3	4
<i>Lysiloma divaricatum</i> (Jacq.) J.F. Macbr.	1	5	16		13	5
<i>Lysiloma terginum</i> Benth.	2	1	5	6	6	3
<i>Mimosa arenosa</i> (Willd.) Poir.	9	1	1	10		
<i>Mimosa benthamii</i> J.F. Macbr.	1			2		
<i>Mimosa rosei</i> B.L. Rob.		1	1			4
<i>Mimosa</i> sp.		1				
<i>Piscidia piscipula</i> (L.) Sarg.			1			
<i>Pithecellobium dulce</i> (Roxb.) Benth.	1					
<i>Pterocarpus orbiculatus</i> DC.				1		
Hernandiaceae						
<i>Gyrocarpus jatrophifolius</i> Domin						1
Malpighiaceae						
<i>Bunchosia palmeri</i> S. Watson	1	1	2	1	1	
<i>Malpighia mexicana</i> A. Juss.	1	2	1			
Malvaceae						
<i>Heliocarpus occidentalis</i> Rose	2	10	8			1
Malvaceae sp.						3
Polygonaceae						
<i>Coccoloba acapulcensis</i> Standl.	4					
<i>Ruprechtia fusca</i> Fernald	1					6
Rhamnaceae						
<i>Colubrina triflora</i> Brongn. ex Sweet					4	1
<i>Karwinskia latifolia</i> Standl.	1					
Rubiaceae						
<i>Genipa americana</i> L.			1	1	1	
<i>Guettarda elliptica</i> Sw.	1	3	1	1		
<i>Hintonia latiflora</i> (Sessé & Moc. ex DC.) Bullock		10	12		1	1

Family Species	Group					
	NL	NM	NT	SL	SM	ST
<i>Randia aculeata</i> L.	9					
<i>Randia echinocarpa</i> Moc. & Sessé ex DC.	1					
<i>Randia nelsonii</i> Greenm.	63	16	7	38	10	1
Sapotaceae						
<i>Sideroxylon celastrinum</i> (Kunth) T.D. Penn.		1				
Urticaceae						
<i>Pouzolzia occidentalis</i> (Liebm.) Wedd.		1			1	2
Verbenaceae						
<i>Lippia umbellata</i> Cav.	1	13	8	5	2	17



Inflorescencia de *Handroanthus impetiginosus* (Mart. ex DC.) Mattos

Capítulo V

Efecto de la orientación de la ladera y la posición topográfica sobre la composición funcional arbórea del bosque tropical caducifolio

¹Moisés Méndez-Toribio, ¹Horacio A. Paz Hernández & ¹Guillermo Ibarra-Manríquez.

¹ Centro de Investigaciones en Ecosistemas, Universidad Nacional Autónoma de México. Antigua carretera a Pátzcuaro número 8701. Col. San José de la Huerta. C. P. 58190. Morelia, Michoacán, México.

RESUMEN

La orientación y la posición topográfica son factores que afectan espacialmente la disponibilidad de agua y la radiación solar lo que deriva en procesos de división de nicho, patrón que es dado como resultado de las diferencias que las especies tienen en las estrategias de utilización y maximización del agua (explotadoras) o de la capacidad que estas tienen de tolerar el estrés hídrico (conservadoras). Se probó la hipótesis de que la comunidad en sitios con una menor disponibilidad de agua en el suelo (partes altas de las laderas o aquellas con exposición al sur) estará constituida por elementos cuya mayoría despliegan atributos relacionados con una estrategia de tolerancia a la desecación en comparación con los sitios que presentan un ambiente más húmedo (partes bajas de las laderas o aquellas con exposición al norte). El presente estudio se realizó en la cuenca del río Balsas, en el estado de Michoacán, México. Se evaluaron los rasgos funcionales de 62 especies arbóreas leñosas (≥ 2.5 cm DAP) presentes en 36 parcelas de 100 m^2 (10×10 m) distribuidas en diferentes posiciones topográficas (baja, media y alta) y en dos orientaciones de ladera (N y S). Para el análisis se seleccionaron 12 atributos funcionales relacionados con el enfriamiento foliar, el módulo de elasticidad de las hojas y con la capacidad de evitar o resistir la sequía. Se calcularon los valores de la media ponderada de la comunidad (CWM) para cada atributo con la finalidad de evaluar la influencia de los factores topográficos en la composición funcional. La orientación o la posición topográfica afectaron significativamente seis atributos funcionales y un efecto de interacción se observó únicamente para el contenido de materia foliar seca. La covariación de atributos individuales es congruente con estudios previos que muestran una estrecha relación entre los rasgos foliares y los del tallo. De acuerdo con el análisis de PCA, la orientación de la ladera no afectó la variación de estrategias funcionales en la comunidad. En contraste, la posición topográfica afectó la variación de estrategias funcionales en la comunidad. En contra de nuestras expectativas, la comunidad en las partes bajas de las laderas (mayor contenido de humedad) se caracterizó por la predominancia de especies con una estrategia conservadora en el uso de recursos, mientras que en el extremo opuesto del gradiente (partes altas y secas de las laderas), las especies con estrategias de explotación fueron las más abundantes. Estos resultados muestran la importancia de la topografía como una

característica geográfica central que actúa como una fuerza primaria selectiva determinante de la variación funcional de los árboles.

Palabras clave: atributos funcionales, comunidades, diversidad funcional, estrategias funcionales, resistencia a la sequía.

INTRODUCCIÓN

Las especies de plantas de los bosques tropicales estacionalmente secos enfrentan una marcada estacionalidad de la precipitación, niveles altos de radiación solar y la pérdida de agua, por medio de adaptaciones morfológicas o fisiológicas que representan soluciones distintas para afrontar el problema de resistir la sequía y el aprovechamiento de agua (Borchert 1994; Lüttge 2008; Pineda-García, Paz & Tinoco-Ojanguren 2011; Alvarez-Añorve *et al.* 2012; Méndez-Alonzo *et al.* 2012; Pineda-García, Paz & Meinzer 2012; Méndez-Alonzo *et al.* 2013). Estas soluciones pueden ser analizadas a través de atributos morfológicos, fisiológicos o fenológicos que varían de manera continua entre las especies que habitan estas comunidades marcadamente estacionales respecto a su disponibilidad de agua y cuyos extremos incluyen las denominadas estrategias adquisitivas y conservadoras (Chen, Zhang & Cao 2009; Sterck *et al.* 2011; Fu *et al.* 2012).

Los estudios sobre la distribución espacial de las diferentes estrategias funcionales de las plantas de este tipo de bosques con respecto a gradientes ambientales son relativamente escasos y hasta el momento no arrojan un patrón inequívoco. Uno de los gradientes ecológicos estudiados es el generado por la sucesión secundaria a partir de campos abandonados, en donde los sitios sucesionalmente tempranos, con condiciones ambientales más calientes y secas, difieren marcadamente respecto a los sitios de bosque maduro, que son comparativamente más frescos y húmedos (Lebrija-Trejos *et al.* 2010; Pineda-García, Paz & Meinzer 2012). Al analizar la comunidad de regeneración y la de adultos de las especies de árboles en la región de Nizanda, Oaxaca, Lebrija-Trejos *et al.* (2010) detectaron que en los sitios de sucesión temprana dominan las especies con capacidad para: (i) modular la cantidad de radiación solar que reciben (hojas con pulvínulos), (ii) evitar la pérdida de agua que se produce al calentarse las hojas, al ser éstas de tipo compuesto, con folíolos pequeños y delgados, y (iii) mantener un funcionamiento

óptimo de las hojas y potenciales hídricos bajos por medio de hojas densas, con valores altos de contenido de materia foliar seca. Por el contrario, las especies de los sitios sucesionalmente tardíos presentaron hojas simples, grandes y de pecíolos largos. Lohbeck et al. (2013), en esta misma localidad, encontraron que algunos de los atributos asociados a la estrategia conservadora relacionados con evitar o tolerar la sequía fueron menos importantes en la medida que se incrementa el tiempo de la sucesión (e.g., densidad de la madera, grado de caducifoliedad). En contra de sus expectativas, otros atributos relacionados con estas funciones no mostraron esta tendencia (e.g., área foliar, contenido de materia foliar seca o área foliar específica). Por otro lado, en la región de Chamela, Jalisco, Pineda-García et al. (2012) no encontraron diferencias en la resistencia a condiciones de estrés hídrico en plántulas de 12 especies sucesionalmente contrastantes (tempranas vs tardías) respecto a su capacidad para resistir la sequía.

Otro gradiente ecológico que ha sido analizado es el generado por la posición topográfica, un elemento del paisaje que afecta de manera importante la incidencia de radiación solar, la disponibilidad de agua, la formación del suelo así como la composición de especies y la biomasa de las comunidades (Rahbek 1995; Barnes *et al.* 1997; Clark, Palmer & Clark 1999; Daws *et al.* 2002; Segura *et al.* 2002; Gallardo-Cruz, Pérez-García & Meave 2009; Capítulo III). Pineda-García et al. (2011), encontraron en la Reserva de La Biosfera Chamela, Cuixmala, Jalisco, que las especies de sitios secos (cimas de las lomas) exhiben atributos indicadores de estrategias adquisitivas, mientras que las que se asocian a las partes bajas, cercanos a los arroyos, mostraron rasgos indicadores de una estrategia conservadora. En esta misma localidad, Méndez-Alonzo et al. (2013) encontraron un resultado distinto, ya que no se encontró que las especies asignadas a estas dos estrategias estuvieran localizadas preferencialmente en alguna parte del gradiente topográfico altitudinal.

En conjunto, los estudios realizados en estos bosques tropicales estacionalmente secos sugieren la coexistencia de una gama amplia de estrategias funcionales determinadas por la sucesión y los factores topográficos. Sin embargo, la exploración de la variación funcional de las plantas en gradientes más amplios, como los constituidos al nivel del paisaje y dados por la interacción entre la posición topográfica y la exposición de la ladera,

aún no han sido investigados. Es importante tomar en cuenta este último factor ya que en el hemisferio N, la mayor exposición de las laderas S a la radiación solar con respecto a las orientadas hacia el N deriva en condiciones ambientales contrastantes entre ellas, presentando ésta última, un ambiente más fresco y húmedo, que se traduce, en una menor evapotranspiración (Holland & Steyn 1975; Galicia *et al.* 1999; Gallardo-Cruz, Pérez-García & Meave 2009; Capítulo III). Para el caso de la posición topográfica, también se presenta un mayor riesgo de déficit hídrico en las plantas localizadas en las partes altas de las laderas respecto a las partes bajas (Daws *et al.* 2002; Capítulo III).

El objetivo principal del presente estudio fue evaluar el efecto de la orientación y la posición topográfica sobre la variación de atributos y estrategias funcionales (covariación de ejes funcionales) en la comunidad de árboles de un bosque tropical estacionalmente seco. Con base en los antecedentes, se hipotetiza que en comparación con los ambientes más húmedos (expuestos al N o las partes bajas de las laderas), la comunidad de los hábitats más secos, (sitios expuestos al S o las partes altas de las laderas), estará compuesta por especies que despliegan una estrategia conservadora o de tolerancia a la desecación (e.g., árboles de maderas duras, con hojas tardíamente deciduas y mecanismos que disminuyen la carga de calor y alto contenido de materia foliar seca).

MATERIALES Y MÉTODOS

Área de estudio y muestreo de la vegetación

El área de estudio se localiza en Tziritzicuaró, hacia la porción noroeste del municipio de La Huacana (Fig. 1), en la Provincia Morfotectónica de la Sierra Madre del Sur, subprovincia de la Depresión del Balsas, en la parte baja de la cuenca hidrológica del río Balsas, México (Ferrusquía-Villafranca 1993). La altitud en la parte más baja de esta zona es de 300 m s.n.m., hacia el suroeste del cerro El Tukuy, mientras que las partes de mayor altitud (700-800 m) se presenta en el Ortigo y hacia la porción suroeste del cerro La Araña. Entre los sistemas geomorfológicos más importantes que se presentan en el área de estudio se encuentran los lomeríos y el valle de laderas tendidas con lomeríos y meseta lávica; las superficies planas son relativamente escasas (Ferrusquía-Villafranca 1993; Nava *et al.* 1998).

De acuerdo con la clasificación de Köppen, modificada por García (2004), y con base en los datos del Sistema Meteorológico Nacional (1951-2010) de la estación más cerca a Tziritzicauro (~2.6 km), el clima es seco cálido con régimen de lluvias en verano, isotermal, intertropical y con canícula (BS1(h')w(w)(i)gw"). La temperatura media anual es de 27.1°C, y mayo presenta el valor de temperatura promedio más alto (30.2°C); la precipitación total anual es de 755.4 mm, de la cual 80% se concentra entre los meses de junio a septiembre, con una marcada estación seca que va de octubre a mayo. El tipo de vegetación presente en el área corresponde al bosque tropical caducifolio (Rzedowski 1978) o selva baja caducifolia (Miranda & Hernández-X. 1963), uno de los tipos de vegetación incluidos dentro de los bosques tropicales estacionalmente secos, y cuyo establecimiento en el área de estudio es sobre litosoles de textura media (INIFAP y CONABIO 1995). La estructura y la diversidad en la zona estudiada son similares a lo documentado en localidades con bosques tropicales estacionales de México y del Neotrópico (Méndez-Toribio *et al.* 2014).

Las parcelas de muestreo se localizaron en los macizos montañosos La Araña, El Ortigo y El Tukuy (Fig. 1). Se utilizó el Sistema de Información Geográfica ArcGis 9.3 (ESRI 2009) para identificar la orientación de las laderas en cada cerro (N: 157.5°-202.5° y S: 342.5°-22.5°). En promedio, la inclinación de las laderas con exposición N y S fue de 40% (intervalo:15-63%) y 45%(intervalo:14-47%), respectivamente. Las partes bajas, medias y altas tuvieron en promedio una pendiente de: 25% (14-47), 53% (40-68) y 48% (39-58), respectivamente. La variación en los valores de altitud en las partes bajas de las laderas osciló entre 380 y 500 m, en las partes medias entre 480 y 540, mientras que hacia las cimas fue de 560 a 780 m. En las partes bajas, medias y altas de cada montaña se establecieron dos parcelas de 100 m² (10 × 10 m), tomando en cuenta la orientación N y S ($n = 36$ parcelas, 0.36 ha; Fig. 1). En las parcelas se registraron los árboles enraizados con diámetro a la altura del pecho (DAP) ≥ 2.5 cm. Las parcelas se establecieron en áreas sin evidencia aparente de disturbio, aunque la extracción de leña y la crianza de ganado son actividades comunes en el área de estudio (CONANP 2006; Capítulo II y III).

Se registró la temperatura del aire y la humedad relativa cada hora desde mediados de septiembre de 2012 hasta principios de diciembre de 2013 con almacenadores

automatizados de datos Hobo® Pro v2, U23-001 en las parcelas donde se realizó el censo de la vegetación. Con el modelo digital de terreno disponible para el área de estudio (Capítulo III) se estimaron los valores de radiación potencial (Rich *et al.* 1994; Fu & Rich 1999) y se calculó la humedad del suelo a través de un índice (Beven 1997). La evapotranspiración potencial se estimó con la siguiente fórmula $ET_0 = 0.0135(KT)(R_a)(TD)(TC + 17.8)$ donde $TD = T_{\max} - T_{\min}$ (°C); TC = la temperatura promedio diaria (°C); KT es un coeficiente empírico para regiones continentales igual a 0.162, y R_a = la radiación solar $\times 0.408$ (Hargreaves 1994; Samani 2000).

Atributos funcionales

En total se registraron 63 especies de árboles con un DBH ≥ 2.5 cm en las 36 parcelas de muestreo y se les midieron 12 atributos funcionales obtenidos de las hojas y las ramas (Cuadro 2), los cuales están correlacionados con estimaciones del balance hídrico y energético de las plantas (Weiher & Keddy 1999; Cornelissen *et al.* 2003; Funk & Vitousek 2007; Funk *et al.* 2008). Los atributos de las plantas medidos son particularmente importantes debido a que están vinculados con la capacidad que tienen los árboles para tolerar condiciones de estrés hídrico y permiten estimar su capacidad para persistir en la vegetación (Weiher *et al.* 1999; Westoby *et al.* 2002; Niinemets *et al.* 2004; Poorter & Markesteijn 2008; Lebrija-Trejos *et al.* 2010).

De cinco individuos con un DAP ≥ 2.5 cm de cada especie se recolectaron cinco hojas de ramas totalmente expuestas a la radiación solar, sin daño aparente por herbívoros y que estuvieran a una altura equivalente entre individuos. Los árboles de donde se recolectaron las muestras foliares se localizaron al interior de las parcelas, cerca de estas o estaban presentes en el área de estudio. Las muestras fueron colectadas entre las 8:00 y 11:00 am. Las ramas recolectadas fueron envueltas en papel periódico completamente humedecido, guardadas en bolsas de plástico negras y transportadas en hieleras al laboratorio para realizar las mediciones correspondientes. Las ramas fueron refrigeradas a 10°C. Las hojas aún frescas fueron pesadas, escaneadas, y la longitud del pecíolo fue medida con un vernier digital con una precisión de 0.01 mm (Mitutoyo® Digimatic Absolute, model: CD-6"CSX). El área foliar de las hojas fue calculada con el programa

ImageJ (Abràmoff, Magalhães & Ram 2004), a partir de las imágenes digitales previamente obtenidas.

Las hojas fueron secadas en un horno convencional durante 48 h a 60°C. La masa foliar por área se calculó dividiendo la masa seca de la hoja entre el área foliar, y el contenido de materia foliar seca se obtuvo del cociente entre la masa seca de la hoja y su masa fresca. Para la estimación de estos atributos en hojas compuestas se utilizaron solo los folíolos. El grado de división foliar fue calificado como 1 para las hojas simples, 2 para las compuestas y 3 para las que son doble-compuestas. La pubescencia foliar fue una variable binaria a la cual se le dio el valor de 0 en ausencia de tricomas y el valor de 1 cuando éstos se presentaron en el haz o el envés de la hoja. Se les asignó un valor de 0 a las hojas sin pulvínulo, 1 a las que lo presentaron en los folíolos de primer orden y 2 a los que lo tenían en los folíolos de segundo orden. Para estimar el tiempo de retención de la hoja para cada especie se construyó una curva de pérdida de área foliar siguiendo los procedimientos descritos en Méndez-Alonso et al. (2012) y se calculó el tiempo en el que las plantas pierden el 50 % de sus hojas.

Los atributos de la madera se obtuvieron de ramas de segundo orden totalmente expuestas a la luz solar y que tuvieran un diámetro de entre 1.5 y 3 cm. Las muestras de madera se tomaron de cinco árboles y a una altura similar (2 m) entre individuos. Debido a la baja abundancia de las especies o complicaciones de carácter logístico, sólo se muestrearon de tres o cuatro individuos para *Bauhinia divaricata* L., *Bursera inferdinalis* Guevara & Rzed., *Cordia elaeagnoides* DC., *Forchhammeria pallida* Liebm., *Lonchocarpus balsensis* M. Sousa & J. C. Soto y *Pterocarpus orbiculatus* DC. La estimación de la densidad de la madera se realizó con el método del desplazamiento del agua de una muestra de madera sin corteza (Chave *et al.* 2006; Williamson & Wiemann 2010). La madera fue secada en un horno convencional a 90°C por 72 h. La densidad de la madera se calculó como el cociente del peso seco del tallo/volumen fresco. La corteza se midió con un vernier digital (Mitutoyo® Digimatic Absolute, model: CD-6"CSX), con una precisión de 0.01 mm. El contenido de agua en el xilema (CA_X) o en la corteza (CA_C) fue estimado como $CA_X/CA_C = ([\text{peso fresco} - \text{peso seco}]/\text{peso seco}) \times 100$. El peso fresco de las ramas se obtuvo después de un periodo de hidratación de 24 h en agua destilada.

Análisis de los datos

La respuesta de la composición funcional a la orientación y la posición topográfica se evaluó para los 12 atributos individuales y para las estrategias funcionales. Se obtuvo la media ponderada de la comunidad (CWM, siglas en Inglés) para cada atributo en cada parcela, en donde S es el número total de especies, p_i es la abundancia relativa de la especie i en la comunidad, y $atributo_i$ es el valor del atributo de la i_{ava} especie:

$$CWM = \sum_{i=1}^S p_i \times atributo_i$$

Este índice indica el valor promedio funcional de cualquier planta en la comunidad, es muy sensible a la variación ambiental y se le ha correlacionado en diversas regiones con algunas propiedades del ecosistema (Diaz *et al.* 2004; Díaz *et al.* 2007; Vandewalle *et al.* 2010; Roscher *et al.* 2012; Zhang *et al.* 2014). La exploración de la covariación de los atributos en la comunidad se realizó con un análisis de componentes principales (PCA), usando los valores de CWM de cada atributo. Los cálculos de los valores de CWM de cada atributo se obtuvieron con la función "functcomp" de la biblioteca "FD" en el ambiente de acceso libre R-CRAN (R Development Core Team 2013).

Se evaluó el efecto de la orientación y la posición topográfica sobre la CWM de los atributos individuales, así como en la variación de las estrategias funcionales (puntajes de los ejes del PCA) por medio de un análisis de varianza de dos vías con 9999 permutaciones (Anderson & Legendre 1999). Este tipo de modelos se utilizó con la finalidad de reducir algún efecto potencial de autocorrelación espacial entre las unidades de muestreo. De acuerdo con estos autores, este procedimiento elimina el sesgo derivado de la autocorrelación espacial en caso de que las parcelas estén espacialmente vinculadas. Para reducir la influencia de las especies dominantes en el análisis de la estructura de la comunidad se calculó la raíz cuadrada de los datos de abundancia (Sokal & Rohlf 1995). Cuando uno de los factores principales (orientación o posición topográfica) o la interacción de éstos fue significativa, los diferentes niveles del factor se compararon con una prueba *post-hoc*. Los ajustes de los valores de P se estimaron con el método de Holm (Holm

1979). Todos los análisis de los datos se llevaron a cabo con el programa de acceso libre R 3.0.2 (R Development Core Team 2013); las gráficas se elaboraron con la biblioteca "ggplots" (Wickham 2009), "ade4" fue utilizado para realizar el PCA con la función "dudi.pca" (Dray & Dufour 2007) y el análisis de varianza de dos vías con permutaciones se realizó mediante los procedimientos descritos en Anderson & Legendre (1999).

RESULTADOS

Condiciones ambientales de las laderas

La comparación del promedio mensual de las variables ambientales registradas durante la estación húmeda (>100 mm) y seca (<60 mm) indican que (Cuadro 1): (i) la evapotranspiración potencial en la estación húmeda es mayor en las laderas N en comparación con las que ven hacia el S; lo contrario acontece en la estación seca y (ii) la radiación solar y la temperatura son mayores en las laderas S, particularmente en la estación seca. Con respecto a la posición topográfica, los datos ambientales muestran que: (i) en ambas épocas, la evapotranspiración potencial y la radiación solar fueron mayores en las partes bajas de las laderas, (ii) la temperatura disminuyó de las partes bajas hacia las partes altas. Finalmente, la humedad en el suelo fue mayor en la exposición N que en el S y sus valores decrecen hacia las partes altas de las laderas.

Variación funcional en la comunidad

La orientación y la posición topográfica afectaron significativamente los valores de la media ponderada de la comunidad (CWM) de la densidad de la madera y del tiempo de retención foliar (Fig. 2-h, k), ya que para ambos atributos los valores disminuyeron significativamente hacia las partes altas de las laderas ($F_{2,30} = 26.6$, $P \leq 0.001$, $F_{2,30} = 8.7$, $P \leq 0.001$, respectivamente), y éstos son mayores en las laderas N que los registrados en sus contrapartes del S ($F_{1,30} = 10.5$, $P \leq 0.01$, $F_{1,30} = 8.71$, $P \leq 0.001$, respectivamente). El contenido de agua en la corteza ($F_{2,30} = 12.9$, $P \leq 0.001$); el grosor de la corteza, ($F_{2,30} = 7.5$, $P \leq 0.01$); la longitud del pecíolo ($F_{2,30} = 3.6$, $P \leq 0.05$); y la pubescencia foliar ($F_{2,30} = 5.6$, $P \leq 0.01$) incrementaron significativamente hacia las partes altas de las laderas, mientras que la longitud del pulvínulo foliar fue mayor y significativo ($F_{2,30} = 3.2$, $P \leq$

0.05) en las partes bajas de las laderas. El contenido de materia foliar seca fue el único atributo afectado significativamente por la combinación de ambos factores topográficos analizados ($F_{2,30} = 6.1, P \leq 0.01$), ya que su valor de CWM incrementó hacia las partes bajas de las laderas orientadas hacia el N, mientras que en el S presentó valores similares. En general, la mayoría de los atributos foliares se correlacionaron significativamente con algunos de las ramas, con 17 correlaciones negativas entre pares de atributos (Cuadro 3). Únicamente el contenido de agua en el xilema y la masa foliar específica no se correlacionaron con ninguno de los atributos.

El eje 1 y 2 del PCA explicaron 41.0% y 16.2% de la variación de los datos, respectivamente (Fig. 3A). Los coeficientes de correlación entre los puntajes del PCA y los valores de CWM de los atributos indican que la mayoría de éstos están asociados a lo largo de un solo eje (Cuadro 4). El primer eje del PCA está correlacionado positivamente con el grosor de la corteza, la longitud del pecíolo, el contenido de agua en la corteza, el área de la hoja, y la pubescencia foliar, y negativamente con la densidad de la madera, el contenido de materia foliar seca y el pulvínulo foliar. Los atributos asociados positivamente con el eje 2 fueron el grado de división foliar y el contenido de agua en el xilema. El tiempo de retención foliar se relacionó con ambos ejes pero de manera negativa. La masa foliar específica fue el único atributo no correlacionado con ninguno de los ejes. El valor promedio de los puntajes de los sitios del eje 1 del PCA fueron significativamente mayores hacia las partes altas de las laderas ($F_{2,30} = 13.8, P \leq 0.001$), mientras que los del eje 2 no se vieron afectados de manera significativa por este último factor o la orientación (Fig. 3B).

DISCUSIÓN

Variación ambiental

En la latitud donde se encuentra el área de estudio las diferencias en el microambiente entre laderas N-S más importantes ocurren en la estación de baja precipitación (meses con una precipitación <100 m), lo que pudiera representar un alto riesgo de sequía para las plantas ubicadas en el S de las laderas. Las reducciones simultáneas de temperatura y de humedad en el suelo hacia las partes altas de las laderas, apuntan a que dicho gradiente ecológico está dado tanto por arriba del suelo como por debajo y por lo tanto, el riesgo de sequía para las

plantas se asocia a estos cambios ambientales. Hacia las cimas de las laderas las restricciones ambientales no solo se deben a que la disponibilidad del agua disminuye, sino también porque hay un incremento en la incidencia de la radiación solar. En contraste, en las partes bajas, la alta radiación solar y una mayor presión atmosférica provocan un incremento considerable de la temperatura, lo que en última instancia se traduce en que en estos sitios las plantas también podrían enfrentar un alto riesgo de sufrir desecación pero principalmente por las condiciones ambientales atmosféricas. Los resultados reportados coinciden con los modelos microclimáticos que indican que las laderas que ven hacia el S o las partes bajas de las laderas, son más calientes y secas que las del N o las partes altas de las laderas, pero estas diferencias se acentúan con la llegada de la estación de baja precipitación principalmente debido a la mayor cantidad de energía solar recibida en esta época (Capítulo IV; Galicia *et al.* 1999; Gallardo-Cruz, Pérez-García & Meave 2009).

Composición funcional

Con respecto a los dos atributos influidos por la exposición y en contraposición a lo esperado, la CWM de la densidad de la madera y del tiempo de retención foliar fueron mayores en las exposiciones N que en las del S (Fig. 2). Este resultado puede ser explicado debido a que las laderas de esta última orientación a lo largo del año presentan valores altos de evapotranspiración potencial (Cuadro 1, Capítulo III), lo que deriva en condiciones de sequía más intensas y mayor estrés hídrico que pueden ser críticas para el desempeño de especies sin capacidad de evitar la desecación (Ackerly 2004; Kondoh *et al.* 2006; McDowell *et al.* 2008; Poorter & Markesteijn 2008; Pineda-García, Paz & Meinzer 2012). Por ejemplo, la abscisión foliar es un mecanismo que retrasa o inhibe la cavitación del tallo por estrés hídrico (Borchert, Rivera & Hagnauer 2002). Esto es evidente en especies que presentan tallos con la capacidad de almacenar agua, cuyos tiempo de retención foliar son más cortos que el de las especies de maderas muy duras (Reich & Borchert 1984; Borchert 1994; Borchert 1996; Tyree *et al.* 2003; Singh & Kushwaha 2005; Poorter & Markesteijn 2008; Worbes, Blanchart & Fichtler 2013), las cuáles fueron más abundantes en la laderas N (Fig. 2).

La posición topográfica afectó la variación de una gama más amplia de atributos funcionales en la comunidad (el contenido de agua de la corteza, el grosor de la corteza, el contenido de materia foliar seca, la longitud del pecíolo, y la pubescencia foliar, densidad de la madera y el tiempo de retención foliar). Contrario a las predicciones del estudio, la comunidad de árboles en las partes altas de las laderas se caracterizó por contener especies de madera suave, que generalmente tienen cortezas gruesas, con reservorios de agua en éstas y que son prontamente deciduas (Fig. 2). Estos atributos permiten a las especies escapar o amortiguar el riesgo de sufrir desecación, ya que pueden usar el agua almacenada en sus tallos y disociar el balance hídrico de la planta con respecto al potencial de agua del suelo, el cual es puede llegar a ser muy negativo en la partes altas de las laderas, debido a su menor capacidad de retener humedad en comparación con las partes bajas (Goldstein *et al.* 1989; Daws *et al.* 2002; Scholz *et al.* 2007; Meinzer *et al.* 2008; Pineda-García, Paz & Meinzer 2012; Méndez-Alonzo *et al.* 2013; Rosell *et al.* 2014).

Los resultados indican que la abundancia de especies con pubescencia foliar es mayor en las partes altas de las laderas, mientras que hacia las partes bajas, los árboles con pulvínulos foliares son los que predominaron. Esto sugiere que existe una disyuntiva entre dos estrategias para resistir un riesgo alto de sobrecalentamiento y la eventual deshidratación. Una explicación a estos resultados podría estar dada por la covariación de los factores ambientales a lo largo de la posición topográfica especialmente las altas temperaturas presentes en las partes bajas y la baja disponibilidad de agua hacia las altas (Cuadro 1, Capítulo III) así como la mayor exposición de las plantas a las ráfagas de viento y alta radiación solar en las partes altas. Muchas plantas que crecen en el desierto poseen hojas muy pubescentes y debido a que estas estructuras foliares disminuyen la absorbancia, las hojas mantienen un balance hídrico satisfactorio o tasas de transpiración óptimas para la fotosíntesis; por lo tanto, la ganancia de carbono se mantiene positiva para el crecimiento de la plantas (Ehleringer & Mooney 1978; Ehleringer 1981). Los trichomas sirven también como filtros mecánicos que disminuyen la incidencia de los rayos ultravioleta los cuáles incrementan con la altitud (Levizou *et al.* 2004), asimismo, son estructuras que atenúan el efecto desecante del viento (Gutschick 1999). Karabourniotis *et al.* (1992) y Skaltsa *et al.* (1994), encontraron un fuerte efecto de la pubescencia foliar sobre la disminución de la incidencia de los rayos ultra violeta en diversas especies lo que evita la alteración de la

actividad fotosintética en las hojas. De manera similar, las especies con pulvínulos foliares, optimizan el funcionamiento de las estructuras fotosintéticas de la hoja en ambientes extremadamente calientes mediante cambios de posición o movimientos de las hojas, lo que además evita daños perjudiciales a la planta por la carga de calor latente (Schulze, Beck & Müller-Hohenstein 2002).

El contenido de materia foliar seca fue mayor en las partes bajas de las laderas N, mientras que las partes medias y altas esta variable tuvo valores semejantes (Fig. 2). Este atributo se relaciona con la integridad estructural de la hoja y permite a las plantas mantener funciones vitales como la fotosíntesis en un ambiente muy estresante (Niinemets 2001; Westoby *et al.* 2002; Poorter & Markesteijn 2008), como el que muestra esta categoría topográfica, donde se registran los valores más altos de evapotranspiración potencial (Cuadro 1, Capítulo III).

Por otra parte, los resultados sobre la covariación de atributos individuales son congruentes con estudios previos que muestran una relación estrecha entre los rasgos foliares de las plantas con los del tallo (Brodribb & Feild 2000; Sperry 2000; Ishida *et al.* 2008; Meinzer *et al.* 2008; Méndez-Alonzo *et al.* 2012; Rosell *et al.* 2014). En concordancia con resultados obtenidos previamente, la comunidad de árboles se dispone principalmente a lo largo de un eje de variación funcional (Fig. 3a). En un extremo se encuentran especies con una estrategia conservadora en el uso de recursos, las cuales se caracterizan por presentar maderas duras, hojas tardíamente deciduas y mecanismos que disminuyen la carga de calor (e.g., hojas compuestas con pulvínulos y hojas con pecíolos cortos) (Schulze, Beck & Müller-Hohenstein 2002), así como atributos relacionados con la tolerancia al estrés hídrico (alto contenido de materia foliar seca) (Niinemets 2001; Westoby *et al.* 2002; Poorter & Markesteijn 2008). En el otro extremo del eje se ubican especies con una estrategia adquisitiva, incluyendo árboles que tienen la capacidad para almacenar agua en la corteza del tronco, con maderas muy suaves, prontamente deciduos y con atributos relacionados con la maximización de la adquisición de recursos (hojas grandes, pubescentes, con pecíolos largos). En el presente estudio se encontró que estas estrategias funcionales, descritas anteriormente (Lebrija-Trejos *et al.* 2010; Pineda-García, Paz & Tinoco-Ojanguren 2011; Méndez-Alonzo *et al.* 2012; Lohbeck *et al.* 2013), están

estrechamente vinculadas con la posición topográfica, siendo los extremos de este eje, la parte inferior y superior de las laderas (Fig. 3b).

En síntesis, los cambios en CWM de cada atributo se correspondió con las características ambientales (e.g., los cambios en la disponibilidad de agua) vinculadas a la posición topográfica lo que en última instancia podría estar relacionado con procesos de diferenciación de nicho como resultado del filtrado ambiental, proceso que permite la coexistencia de numerosas especies con una gama amplia de estrategias funcionales (Cavender-Bares, Kitajima & Bazzaz 2004; Méndez-Alonzo *et al.* 2012; Rosell *et al.* 2014). Esto pone de relieve la importancia de la topografía como una característica geográfica del paisaje central que actúa como una fuerza primaria selectiva determinante de la alta diversidad de especies de árboles en los trópicos (Wright 2002; Valencia *et al.* 2004). Los resultados del presente estudio son similares a los encontrados por Pineda-García *et al.* (2011) y a los de Méndez-Alonzo *et al.* (2013), en donde muestran la importancia de la variación espacial de la disponibilidad del agua influenciados por los gradientes topográficos como ejes de variación funcional de los árboles del bosque seco.

Cabe destacar que la variación de la mayoría de los atributos en la comunidad respondió más claramente a la posición topográfica que a la orientación (Fig. 3-4). Sin embargo, algunos de los atributos como la masa foliar por área, la cual es importante en el espectro de la economía foliar (Wright *et al.* 2005), fue irrelevante en la caracterización de las estrategias funcionales, ya que no mostró ninguna respuesta a los factores topográficos analizados ni tampoco tuvo ninguna relación con los ejes del PCA (Fig. 2-3, Cuadro 2). Esto confirmaría la importancia de este atributo como uno de los más fuertemente relacionados con la habilidad competitiva de las especies en comunidades que presentan gradientes lumínicos verticales marcados (Westoby *et al.* 2002) y no como un indicador de tolerancia a la sequía (Pineda-García, Paz & Tinoco-Ojanguren 2011). Sorprendentemente, el contenido de agua en el tallo, un atributo clave relacionado con el retraso del estrés hídrico de la planta (Roger 2001), no respondió tampoco a ninguno de los elementos topográficos analizados. Esto puede ser debido a que los almacenes de agua a lo largo del tallo pueden ser diferentes (Gartner 1995; León & Espinoza 1999). Esto muestra la gran variabilidad que las especies pueden tener con respecto al almacenamiento de agua en el

xilema, el cual puede llegar a ser similar entre las especies de madera dura y suave cuando las muestras se toman de ramas pequeñas. Asimismo, pone de manifiesto que el almacenamiento de agua en la corteza es más relevante que la del xilema y por lo tanto en la determinación de la composición funcional en la comunidad a lo largo de gradientes topográficos, una hipótesis que merece ser investigada (Rosell *et al.* 2014).

Finalmente, como fue establecido en la hipótesis, las restricciones ambientales generadas por la orientación o la posición topográfica son determinantes en la composición funcional de la comunidad arbórea. Sin embargo, es probable que el entendimiento del ensamble comunitario de árboles en sistemas tropicales altamente diversos pueda ser comprendido mejor mediante la inclusión de otros factores, como por ejemplo, la configuración del paisaje (e.g., geometría de los parches de vegetación), la disponibilidad de nutrimentos en el suelo, la consideración de presiones selectivas bióticas (e.g., herbivoría) así como con la inclusión de la historia de regímenes de disturbio. Este último tema es de gran relevancia ya que en diversas regiones del trópico seco existen extensas áreas que han sido ocupadas por el ser humano desde tiempos ancestrales, esto es particularmente notorio en la cuenca del Balsas y son factores que pudieran estar afectando la variación de atributos funcionales en la comunidad (Capítulo II), como por ejemplo, la dominancia de especies con estructuras de defensa.

Además, la relación directa de variables ambientales (e.g., evapotranspiración o temperatura) con los atributos funcionales podría contribuir al establecimiento de hipótesis relacionadas con los procesos que determinan la estructura de la comunidad de árboles en este tipo de ecosistema (Lebrija-Trejos *et al.* 2010). Es importante resaltar que la exploración de los factores de la topografía que afectan la distribución de las estrategias de las plantas es una pieza fundamental para desarrollar modelos prospectivos orientados a la determinación espacial de numerosos servicios ecosistémicos, lo que contribuiría a la formulación de propuestas para un mejor uso, manejo y conservación de la biodiversidad presente en las comunidades tropicales estacionalmente secas.

LITERATURA CITADA

- Abràmoff, M.D., Magalhães, P.J. & Ram, S.J. (2004) Image processing with ImageJ. *Biophotonics international*, **11**, 36-43.
- Ackerly, D. (2004) Functional strategies of chaparral shrubs in relation to seasonal water deficit and disturbance. *Ecological Monographs*, **74**, 25-44.
- Alvarez-Añorve, M.Y., Quesada, M., Sánchez-Azofeifa, G.A., Avila-Cabadilla, L.D. & Gamon, J.A. (2012) Functional regeneration and spectral reflectance of trees during succession in a highly diverse tropical dry forest ecosystem. *American journal of botany*, **99**, 816-826.
- Anderson, M.J. & Legendre, P. (1999) An empirical comparison of permutation methods for tests of partial regression coefficients in a linear model. *Journal of Statistical Computation and Simulation*, **62**, 271-303.
- Barnes, B.V., Zak, D.R., Denton, S.R. & Spurr, S.H. (1997) *Forest ecology*. John Wiley and Sons.
- Beven, K. (1997) TOPMODEL: a critique. *Hydrological processes*, **11**, 1069-1085.
- Borchert, R. (1994) Soil and stem water storage determine phenology and distribution of tropical dry forest trees. *Ecology*, **75**, 1437-1449.
- Borchert, R. (1996) Phenology and flowering periodicity of neotropical dry forest species: evidence from herbarium collections. *Journal of Tropical Ecology*, **12**, 65-80.
- Borchert, R., Rivera, G. & Hagnauer, W. (2002) Modification of vegetative phenology in a tropical semi-deciduous forest by abnormal drought and rain. *Biotropica*, **34**, 27-39.
- Brodribb, T.J. & Feild, T.S. (2000) Stem hydraulic supply is linked to leaf photosynthetic capacity: evidence from New Caledonian and Tasmanian rainforests. *Plant, Cell & Environment*, **23**, 1381-1388.
- Cavender-Bares, J., Kitajima, K. & Bazzaz, F.A. (2004) Multiple trait associations in relation to habitat differentiation among 17 floridian oak species. *Ecological Monographs*, **74**, 635-662.
- Clark, D.B., Palmer, M.W. & Clark, D.A. (1999) Edaphic factors and the landscape-scale distributions of tropical rain forest trees. *Ecology*, **80**, 2662-2675.
- Comisión-Nacional-de-Áreas-Naturales-Protegidas-(CONANP) (2006) *Estudio previo justificativo para el establecimiento de la Reserva de la Biofera Zicuirán-Infiernillo*. CONANP, México, D.F.

- Cornelissen, J., Lavorel, S., Garnier, E., Diaz, S., Buchmann, N., Gurvich, D., Reich, P., Steege, H., Morgan, H. & Van der Heijden, M. (2003) A handbook of protocols for standardised and easy measurement of plant functional traits worldwide. *Australian Journal of Botany*, **51**, 335-380.
- Chave, J., Muller-Landau, H.C., Baker, T.R., Easdale, T.A., Steege, H.t. & Webb, C.O. (2006) Regional and phylogenetic variation of wood density across 2456 neotropical tree species. *Ecological Applications*, **16**, 2356-2367.
- Chen, J.-W., Zhang, Q. & Cao, K.-F. (2009) Inter-species variation of photosynthetic and xylem hydraulic traits in the deciduous and evergreen Euphorbiaceae tree species from a seasonally tropical forest in south-western China. *Ecological Research*, **24**, 65-73.
- Daws, M.I., Mullins, C.E., Burslem, D.F.R.P., Paton, S.R. & Dalling, J.W. (2002) Topographic position affects the water regime in a semideciduous tropical forest in Panamá. *Plant and Soil*, **238**, 79-89.
- Díaz, S., Hodgson, J., Thompson, K., Cabido, M., Cornelissen, J., Jalili, A., Montserrat-Martí, G., Grime, J., Zarrinkamar, F. & Asri, Y. (2004) The plant traits that drive ecosystems: evidence from three continents. *Journal of Vegetation Science*, **15**, 295-304.
- Díaz, S., Lavorel, S., de Bello, F., Quétier, F., Grigulis, K. & Robson, T.M. (2007) Incorporating plant functional diversity effects in ecosystem service assessments. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, **104**, 20684-20689.
- Dray, S. & Dufour, A.-B. (2007) The ade4 package: implementing the duality diagram for ecologists. *Journal of statistical software*, **22**, 1-20.
- Ehleringer, J. (1981) Leaf absorptances of Mohave and Sonoran desert plants. *Oecologia*, **49**, 366-370.
- Ehleringer, J.R. & Mooney, H.A. (1978) Leaf hairs: Effects on physiological activity and adaptive value to a desert shrub. *Oecologia*, **37**, 183-200.
- ESRI (Environmental Systems Resource Institute) (2009) ArcMap 9.3. ESRI, Redlands, California.
- Ferrusquía-Villafranca, I. (1993) Geology of Mexico: a synopsis. *Biological diversity of Mexico: origins and distribution* (eds T.P. Ramammorthy, R. Bye, A. Lot & J. Fa), pp. 3-107. Oxford University Press, New York.
- Fu, P.-L., Jiang, Y.-J., Wang, A.-Y., Brodribb, T.J., Zhang, J.-L., Zhu, S.-D. & Cao, K.-F. (2012) Stem hydraulic traits and leaf water-stress tolerance are co-ordinated with

- the leaf phenology of angiosperm trees in an Asian tropical dry karst forest. *Annals of Botany*, **110**, 189-199.
- Fu, P. & Rich, P.M. (1999) Design and implementation of the Solar Analyst: an ArcView extension for modeling solar radiation at landscape scales. *Proceedings of the Nineteenth Annual ESRI User Conference*, pp. 1-33. San Diego, USA.
- Funk, J., Cleland, E., Suding, K. & Zavaleta, E. (2008) Restoration through reassembly: Plant traits and invasion resistance. *Trends in Ecology & Evolution*, **23**, 695-703.
- Funk, J. & Vitousek, P. (2007) Resource-use efficiency and plant invasion in low-resource systems. *Nature*, **446**, 1079-1081.
- Galicia, L., López-Blanco, J., Zarco-Arista, A.E., Filips, V. & García-Oliva, F. (1999) The relationship between solar radiation interception and soil water content in a tropical deciduous forest in Mexico. *CATENA*, **36**, 153-164.
- Gallardo-Cruz, J.A., Pérez-García, E.A. & Meave, J.A. (2009) β -Diversity and vegetation structure as influenced by slope aspect and altitude in a seasonally dry tropical landscape. *Landscape Ecology*, **24**, 473-482.
- García, E. (2004) *Modificaciones al sistema de clasificación climática de Köppen*. Instituto de Geografía, Universidad Nacional Autónoma de México, México, D.F.
- Gartner, B.L. (1995) *Plant stems: Physiology and functional morphology*. Academic Press, San Diego.
- Goldstein, G., Rada, F., Rundel, P., Azocar, A. & Orozco, A. (1989) Gas exchange and water relations of evergreen and deciduous tropical savanna trees. *Forest Tree Physiology*, **46**, 448-453.
- Gutschick, V.P. (1999) Biotic and abiotic consequences of differences in leaf structure. *New Phytologist*, **143**, 3-18.
- Hacke, U.G., Sperry, J.S., Pockman, W.T., Davis, S.D. & McCulloh, K.A. (2001) Trends in wood density and structure are linked to prevention of xylem implosion by negative pressure. *Oecologia*, **126**, 457-461.
- Hargreaves, G.H. (1994) *Simplified coefficients for estimating monthly solar radiation in North America and Europe*. Utah State University, Logan, Utah.
- Holbrook, N.M. & Zwieniecki, M.A. (2005) *Vascular transport in plants*. Academic Press.
- Holm, S. (1979) A Simple Sequentially Rejective Multiple Test Procedure. *Scandinavian Journal of Statistics*, **6**, 65-70.

- Holland, P. & Steyn, D. (1975) Vegetational responses to latitudinal variations in slope angle and aspect. *Journal of Biogeography*, **2**, 179-183.
- INIFAP (Instituto Nacional de Investigaciones Forestales y Agropecuarias) & CONABIO (Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad) (1995) Edafología. <http://www.conabio.gob.mx/informacion/gis/>; última consulta: 20.XI.2013. México, D.F.
- Ishida, A., Nakano, T., Yazaki, K., Matsuki, S., Koike, N., Lauenstein, D., Shimizu, M. & Yamashita, N. (2008) Coordination between leaf and stem traits related to leaf carbon gain and hydraulics across 32 drought-tolerant angiosperms. *Oecologia*, **156**, 193-202.
- Karabourniotis, G., Papadopoulos, K., Papamarkou, M. & Manetas, Y. (1992) Ultraviolet-B radiation absorbing capacity of leaf hairs. *Physiologia plantarum*, **86**, 414-418.
- Kondoh, S., Yahata, H., Nakashizuka, T. & Kondoh, M. (2006) Interspecific variation in vessel size, growth and drought tolerance of broad-leaved trees in semi-arid regions of Kenya. *Tree Physiology*, **26**, 899-904.
- Lambers, H., Chapin, F.S. & Pons, T.L. (2008) *Plant physiological ecology*. Springer Verlag.
- Lebrija-Trejos, E., Perez-Garcia, E.A., Meave, J.A., Bongers, F. & Poorter, L. (2010) Functional traits and environmental filtering drive community assembly in a species-rich tropical system. *Ecology*, **91**, 386-398.
- León, W. & Espinoza, N. (1999) Variabilidad de la madera de *Cordia thaisiana* (Boraginaceae) en sentido longitudinal. *Rev. Forest. Venez*, **43**, 33-41.
- Levizou, E., Drilias, P., Psaras, G.K. & Manetas, Y. (2004) Nondestructive assessment of leaf chemistry and physiology through spectral reflectance measurements may be misleading when changes in trichome density co-occur. *New Phytologist*, **165**, 463-472.
- Lohbeck, M., Poorter, L., Lebrija-Trejos, E., Martínez-Ramos, M., Meave, J.A., Paz, H., Pérez-García, E.A., Romero-Pérez, I.E., Tauro, A. & Bongers, F. (2013) Successional changes in functional composition contrast for dry and wet tropical forest. *Ecology*, **94**, 1211-1216.
- Lüttge, U. (2008) *Physiological ecology of tropical plants*. Springer Verlag, Berlin, Heidelberg.
- Markestijn, L., Poorter, L., Paz, H., Sack, L. & Bongers, F. (2011) Ecological differentiation in xylem cavitation resistance is associated with stem and leaf structural traits. *Plant, Cell & Environment*, **34**, 137-148.

- McDowell, N., Pockman, W.T., Allen, C.D., Breshears, D.D., Cobb, N., Kolb, T., Plaut, J., Sperry, J., West, A., Williams, D.G. & Yezzer, E.A. (2008) Mechanisms of plant survival and mortality during drought: why do some plants survive while others succumb to drought? *New Phytologist*, **178**, 719-739.
- Meinzer, F., Woodruff, D., Domec, J.-C., Goldstein, G., Campanello, P., Gatti, M.G. & Villalobos-Vega, R. (2008) Coordination of leaf and stem water transport properties in tropical forest trees. *Oecologia*, **156**, 31-41.
- Méndez-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*.
- Méndez-Alonzo, R., Pineda-García, F., Paz, H., Rosell, J.A. & Olson, M.E. (2013) Leaf phenology is associated with soil water availability and xylem traits in a tropical dry forest. 1-10.
- Méndez-Toribio, M., Martínez-Cruz, J., Cortés-Flores, J., Rendón-Sandoval, Francisco Javier & Ibarra-Manríquez, G. (2014) Composición, estructura y diversidad de la comunidad arbórea del bosque tropical caducifolio en Tziritzícuaró, Depresión del Balsas, Michoacán, México. *Revista Mexicana de Biodiversidad*, **85**, 1117-1128.
- Miranda, F. & Hernández-X, E. (1963) Los tipos de vegetación de México y su clasificación. *Boletín de la Sociedad Botánica de México*, **28**, 29-179.
- Murray, F.W. (1967) On the computation of saturation vapor pressure. *Journal of Applied Meteorology*, **6**, 203-204.
- Nava, R., Jiménez, C., Sánchez, M. & Jiménez, A. (1998) Listado florístico de la cuenca del Río Balsas, México. *POLIBOTANICA*, **9**, 1-151.
- Niinemets, Ü. (2001) Global-scale climatic control of leaf dry mass per area, density and thickness in trees and shrubs. *Ecology*, **82**, 453-469.
- Niinemets, Ü. (1999) Components of leaf dry mass per area – thickness and density – alter leaf photosynthetic capacity in reverse directions in woody plants. *New Phytologist*, **144**, 35-47.
- Niinemets, Ü., Al Afas, N., Cescatti, A., Pellis, A. & Ceulemans, R. (2004) Petiole length and biomass investment in support modify light interception efficiency in dense poplar plantations. *Tree Physiology*, **24**, 141-154.
- Niinemets, Ü., Portsmouth, A., Tena, D., Tobias, M., Matesanz, S. & Valladares, F. (2007) Do we underestimate the importance of leaf size in plant economics? Disproportional scaling of support costs within the spectrum of leaf physiognomy. *Annals of Botany*, **100**, 283-303.

- Paine, C.E.T., Baraloto, C., Chave, J. & Hérault, B. (2011) Functional traits of individual trees reveal ecological constraints on community assembly in tropical rain forests. *Oikos*, **120**, 720-727.
- Pineda-García, F., Paz, H. & Meinzer, F.C. (2012) Drought resistance in early and late secondary successional species from a tropical dry forest: the interplay between xylem resistance to embolism, sapwood water storage and leaf shedding. *Plant, Cell & Environment*, 1-14.
- Pineda-García, F., Paz, H. & Tinoco-Ojanguren, C. (2011) Morphological and physiological differentiation of seedlings between dry and wet habitats in a tropical dry forest. *Plant, Cell and Environment*, **34**, 1536–1547.
- Poorter, L. & Markesteijn, L. (2008) Seedling traits determine drought tolerance of tropical tree species. *Biotropica*, **40**, 321-331.
- Rahbek, C. (1995) The elevational gradient of species richness: A uniform pattern? *Ecography*, **18**, 200-205.
- Reich, P.B. & Borchert, R. (1984) Water stress and tree phenology in a tropical dry forest in the lowlands of Costa Rica. *Journal of Ecology*, **72**, 61-74.
- Rich, P., Dubayah, R., Hetrick, W. & Saving, S. (1994) Using viewshed models to calculate intercepted solar radiation: applications in ecology. *American Society for Photogrammetry and Remote Sensing Technical Papers*, 524–529.
- Roger, M.J.R. (2001) *Handbook of plant ecophysiology techniques*. Kluwer Academic Publishers.
- Roscher, C., Schumacher, J., Gubsch, M., Lipowsky, A., Weigelt, A., Buchmann, N., Schmid, B. & Schulze, E.-D. (2012) Using plant functional traits to explain diversity–productivity relationships. *PloS one*, **7**, e36760.
- Rosell, J.A., Gleason, S., Méndez-Alonzo, R., Chang, Y. & Westoby, M. (2014) Bark functional ecology: evidence for tradeoffs, functional coordination, and environment producing bark diversity. *New Phytologist*, **201**, 486-497.
- Rzedowski, J. (1978) *Vegetación de México*. Limusa, México, D.F.
- Samani, Z. (2000) Estimating solar radiation and evapotranspiration using minimum climatological data. *Journal of Irrigation and Drainage Engineering*, **126**, 265-267.
- Scholz, F.G., Bucci, S.J., Goldstein, G., Meinzer, F.C., Franco, A.C. & Miralles-Wilhelm, F. (2007) Biophysical properties and functional significance of stem water storage tissues in Neotropical savanna trees. *Plant, Cell & Environment*, **30**, 236-248.

- Schulze, E.-D., Beck, E. & Müller-Hohenstein, K. (2002) *Plant ecology*. Springer, Alemania.
- Segura, G., Balvanera, P., Durán, E. & Pérez, A. (2002) Tree community structure and stem mortality along a water availability gradient in a Mexican tropical dry forest. *Plant Ecology*, **169**, 259-271.
- Singh, K. & Kushwaha, C. (2005) Emerging paradigms of tree phenology in dry tropics. *Current Science*, **89**, 964-975.
- Skaltsa, H., Verykokidou, E., Harvala, C., Karabourniotis, G. & Manetasi, Y. (1994) UV-B protective potential and flavonoid content of leaf hairs of *Quercus ilex*. *Phytochemistry*, **37**, 987-990.
- Sokal, R.R. & Rohlf, F.J. (1995) *Biometry: the principles and practice of statistics in biological research*. W.H. Freeman and Company, New York.
- Sperry, J.S. (2000) Hydraulic constraints on plant gas exchange. *Agricultural and Forest Meteorology*, **104**, 13-23.
- Sterck, F., Markesteijn, L., Schieving, F. & Poorter, L. (2011) Functional traits determine trade-offs and niches in a tropical forest community. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, **108**, 20627-20632.
- Takenaka, A. (1994) Effects of leaf blade narrowness and petiole length on the light capture efficiency of a shoot. *Ecological Research*, **9**, 109-114.
- Team, R.C. (2013) R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. URL <http://www.R-project.org/>.
- Tyree, M.T., Engelbrecht, B.M.J., Vargas, G. & Kursar, T.A. (2003) Desiccation tolerance of five tropical seedlings in Panama. Relationship to a field assessment of drought performance. *Plant Physiology*, **132**, 1439.
- Valencia, R., Foster, R.B., Villa, G., Condit, R., Svenning, J.-C., Hernández, C., Romoleroux, K., Losos, E., Magård, E. & Balslev, H. (2004) Tree species distributions and local habitat variation in the Amazon: large forest plot in eastern Ecuador. *Journal of Ecology*, **92**, 214-229.
- Vandewalle, M., De Bello, F., Berg, M.P., Bolger, T., Dolédec, S., Dubs, F., Feld, C.K., Harrington, R., Harrison, P.A. & Lavorel, S. (2010) Functional traits as indicators of biodiversity response to land use changes across ecosystems and organisms. *Biodiversity and Conservation*, **19**, 2921-2947.
- Weiher, E. & Keddy, P.A. (1999) *Ecological assembly rules: Perspectives, advances, retreats*, 1 edn. Cambridge University Press.

- Weier, E., van der Werf, A., Thompson, K., Roderick, M., Garnier, E. & Eriksson, O. (1999) Challenging Theophrastus: A common core list of plant traits for functional ecology. *Journal of Vegetation Science*, **10**, 609-620.
- Westoby, M., Falster, D.S., Moles, A.T., Vesk, P.A. & Wright, I.J. (2002) Plant ecological strategies: Some leading dimensions of variation between species. *Annual Review of Ecology and Systematics*, **33**, 125-159.
- Wickham, H. (2009) *ggplot2: elegant graphics for data analysis*. Springer New York.
- Williamson, G.B. & Wiemann, M.C. (2010) Measuring wood specific gravity...correctly. *American journal of botany*, **97**, 519-524.
- Worbes, M., Blanchart, S. & Fichtler, E. (2013) Relations between water balance, wood traits and phenological behavior of tree species from a tropical dry forest in Costa Rica—a multifactorial study. *Tree Physiology*, **33**, 527-536.
- Wright, I.J., Reich, P.B., Cornelissen, J.H., Falster, D.S., Garnier, E., Hikosaka, K., Lamont, B.B., Lee, W., Oleksyn, J. & Osada, N. (2005) Assessing the generality of global leaf trait relationships. *New Phytologist*, **166**, 485-496.
- Wright, I.J., Reich, P.B., Westoby, M., Ackerly, D.D., Baruch, Z., Bongers, F., Cavender-Bares, J., Chapin, T., Cornelissen, J.H.C., Diemer, M., Flexas, J., Garnier, E., Groom, P.K., Gulias, J., Hikosaka, K., Lamont, B.B., Lee, T., Lee, W., Lusk, C., Midgley, J.J., Navas, M.-L., Niinemets, U., Oleksyn, J., Osada, N., Poorter, H., Poot, P., Prior, L., Pyankov, V.I., Roumet, C., Thomas, S.C., Tjoelker, M.G., Veneklaas, E.J. & Villar, R. (2004) The worldwide leaf economics spectrum. *Nature*, **428**, 821-827.
- Wright, S.J. (2002) Plant diversity in tropical forests: a review of mechanisms of species coexistence. *Oecologia*, **130**, 1-14.
- Zhang, J., Cheng, K., Zang, R. & Ding, Y. (2014) Environmental filtering of species with different functional traits into plant assemblages across a tropical coniferous-broadleaved forest ecotone. *Plant and Soil*, 1-14.

Cuadro 1. Valores promedio mensuales (\pm error estándar) de las variables ambientales en los meses húmedos (**negritas**) y secos (*cursivas*) registrados en laderas con exposición norte (N) y sur (S), a lo largo de tres posiciones topográficas en La Huacana, Michoacán, México. Abreviaturas: N (Norte), S (Sur), B (baja), M (media), A (Alta).

Variables ambientales	Orientación		Posición topográfica			Grupos					
	N	S	Baja	Media	Alta	NB	NM	NA	SB	SM	SA
Evapotranspiración	246 \pm	224 \pm	250 \pm	223 \pm	231 \pm	258 \pm	237 \pm	242 \pm	241 \pm	210 \pm	220 \pm
potencial (mm)	3.7	4.5	5.2	4.8	5.4	14.6	10.1	15.3	17.8	7.4	15.5
	<i>416</i> \pm	<i>546</i> \pm	<i>525</i> \pm	<i>454</i> \pm	<i>464</i> \pm	<i>485</i> \pm	<i>371</i> \pm	<i>393</i> \pm	<i>565</i> \pm	<i>537</i> \pm	<i>535</i> \pm
	<i>16.9</i>	<i>5.5</i>	<i>17.9</i>	<i>25.8</i>	<i>24.8</i>	<i>65.6</i>	<i>27.0</i>	<i>61.2</i>	<i>18.6</i>	<i>18.4</i>	<i>23.2</i>
Radiación (Mj/mes)	2111 \pm	2283 \pm	2253 \pm	2098 \pm	2240 \pm	2197 \pm	1985 \pm	2150 \pm	2308 \pm	2211 \pm	2331 \pm
	33	16	30	39	37	123	85	118	28	54	43
	<i>3358</i> \pm	<i>4056</i> \pm	<i>3790</i> \pm	<i>3544</i> \pm	<i>3788</i> \pm	<i>3579</i> \pm	<i>3083</i> \pm	<i>3412</i> \pm	<i>4002</i> \pm	<i>4004</i> \pm	<i>4164</i> \pm
	<i>74</i>	<i>23</i>	<i>85</i>	<i>143</i>	<i>125</i>	<i>290</i>	<i>170</i>	<i>261</i>	<i>25</i>	<i>77</i>	<i>63</i>
Temperatura (°C)	26.1 \pm	26.2 \pm	26.5 \pm	26.3 \pm	25.6 \pm	26.4 \pm	26.3 \pm	25.5 \pm	26.6 \pm	26.2 \pm	25.7 \pm
	0.2	0.12	0.10	0.20	0.20	0.60	1.0	0.7	0.3	0.2	0.5
	<i>25.5</i> \pm	<i>26.8</i> \pm	<i>26.2</i> \pm	<i>26.3</i> \pm	<i>25.9</i> \pm	<i>25.6</i> \pm	<i>25.5</i> \pm	<i>25.4</i> \pm	<i>26.8</i> \pm	<i>27.1</i> \pm	<i>26.5</i> \pm
	<i>0.10</i>	<i>0.12</i>	<i>0.20</i>	<i>0.30</i>	<i>0.20</i>	<i>0.30</i>	<i>0.50</i>	<i>0.50</i>	<i>0.40</i>	<i>0.30</i>	<i>0.70</i>
Índice de humedad en el suelo	<i>5.7</i> \pm	<i>5.1</i> \pm	<i>6.9</i> \pm	<i>5.1</i> \pm	<i>4.1</i> \pm	<i>7.9</i> \pm	<i>4.7</i> \pm	<i>4.5</i> \pm	<i>6.1</i> \pm	<i>5.5</i> \pm	<i>3.7</i> \pm
	<i>0.7</i>	<i>0.4</i>	<i>0.7</i>	<i>0.4</i>	<i>0.8</i>	<i>3.3</i>	<i>1.4</i>	<i>3.2</i>	<i>1.0</i>	<i>1.4</i>	<i>2.1</i>

Cuadro 2. Lista de los 12 atributos funcionales medidos en 62 especies de árboles (≥ 2.5 cm DAP) presentes en 36 parcelas de 100 m² (10 × 10 m) distribuidas en diferentes posiciones topográficas (baja, media y alta) y en dos orientaciones de ladera (N y S) en el bosque tropical caducifolio en La Huacana, Michoacán, México, y su descripción funcional.

Atributos	Abreviaturas (unidades)	Papel funcional
Foliar		
Área foliar ¹	AF (cm ²)	Enfriamiento foliar y eficiencia en la captura de luz.
Contenido de materia foliar seca ^{3,4,5}	CMFS (g/g)	Estructura foliar/ balance hídrico (módulo de elasticidad)
Grado de división foliar ^{1,2}	DF (O)	Enfriamiento foliar, eficiencia en la captura de luz (inversión estructural) y regulación térmica.
Longitud del peciolo ⁹	LP (mm)	Eficiencia en la captura de luz
Masa foliar específica ^{6,7}	MFE (g/cm ²)	Desempeño fotosintético, economía en la captura de luz
Pubescencia foliar ^{1,2}	PbF (B)	Enfriamiento foliar, balance hídrico
Pulvínulo foliar ^{1,2}	PF (O)	Control de la radiación
Tiempo de retención foliar ⁸	TRF (días)	Escape de la desecación
Ramas		
Contenido de agua en la corteza ¹²	CA _C (%)	Retraso del estrés hídrico, resistencia a la desecación
Contenido de agua en el xilema ¹²	CA _X (%)	Retraso del estrés hídrico, resistencia a la desecación
Densidad de la madera ^{13,14}	DM (g cm ⁻³)	Tolerancia a la desecación
Grosor de la corteza ^{10,11}	GC (mm)	Resistencia a la desecación (para evitar la pérdida de agua)

Autores: ¹Schulze, Beck and Mülller-Hohenstein (2002), ²Lambers, Chapin and Pons (2008), ³Niinemets (1999), ⁴Niinemets *et al.* (2007), ⁵Markesteyn *et al.* (2011), ⁶Westoby *et al.* (2002), ⁷Wright *et al.* (2004), ⁸Méndez-Alonzo *et al.* (2012), ⁹Takenaka (1994), ¹⁰Scholz *et al.* (2007), ¹¹Paine *et al.* (2011), ¹²Roger (2001), ¹³Hacke *et al.* (2001), ¹⁴Holbrook and Zwieniecki (2005).

Cuadro 3. Correlaciones entre pares de atributos funcionales evaluados. Los números en las celdas de la tabla colocados arriba de la diagonal principal son los valores de P , mientras que los que están debajo de la diagonal son los coeficientes de correlación de Pearson. Los nombres de las abreviaturas se pueden consultar en el cuadro 1. Las correlaciones significativas se indican en negritas; $n = 36$.

	AF	CMFS	DF	LP	MFE	PbF	PF	TRF	CA _C	CA _X	DM	GC
AF		0.000	0.000	0.000	0.286	0.184	0.039	0.875	0.017	0.891	0.016	0.037
CMFS	-0.67		0.000	0.000	0.290	0.080	0.001	0.314	0.001	0.200	0.000	0.020
DF	-0.55	0.61		0.119	0.880	0.942	0.000	0.184	0.412	0.256	0.123	0.410
LP	0.62	-0.65	-0.26		0.943	0.009	0.004	0.011	0.001	0.208	0.000	0.001
MFE	-0.18	0.18	-0.03	-0.01		0.817	0.475	0.961	0.427	0.246	0.894	0.705
PbF	0.23	-0.30	0.01	0.43	-0.04		0.081	0.003	0.123	0.757	0.003	0.000
PF	-0.35	0.51	0.65	-0.46	-0.12	-0.29		0.015	0.115	0.051	0.003	0.001
TRF	-0.03	0.17	-0.23	-0.42	0.01	-0.47	0.40		0.017	0.625	0.000	0.000
CA _C	0.40	-0.51	-0.14	0.54	-0.14	0.26	-0.27	-0.40		0.80	0.000	0.001
CA _X	0.02	0.22	0.19	-0.21	0.20	-0.05	0.33	0.08	0.04		0.518	0.354
DM	-0.40	0.63	0.26	-0.67	0.02	-0.49	0.48	0.68	-0.61	0.11		0.000
GC	0.35	-0.39	-0.14	0.52	0.07	0.63	-0.55	-0.59	0.52	0.16	-0.61	

Cuadro 4. Coeficientes de correlación de Pearson obtenidos de relacionar los valores de los atributos funcionales de la comunidad arbórea y los puntajes de los ejes del análisis de componentes principales. * $P < 0.05$, ** $P < 0.01$ y *** $P < 0.001$. ^{n.s.} = no significativo

Atributos	Eje 1	Eje 2
Foliares		
Área foliar	0.65***	-0.36*
Contenido de materia foliar seca	-0.79***	0.40**
Grado de división foliar	-0.48**	0.73***
Longitud del pecíolo	0.74***	-0.03 ^{n.s.}
Masa foliar específica	-0.08 ^{n.s.}	0.16 ^{n.s.}
Pubescencia foliar	0.58***	0.42**
Pulvínulo foliar	-0.74***	0.22 ^{n.s.}
Tiempo de retención foliar	-0.61***	-0.64***
Ramas		
Contenido de agua en la corteza	0.69***	-0.12 ^{n.s.}
Contenido de agua en el xilema	-0.17 ^{n.s.}	0.33*
Densidad de la madera	-0.86***	-0.20 ^{n.s.}
Grosor de la corteza	0.75***	0.41**

Figura 1. (A) Localización geográfica de la depresión del Balsas (color gris) y de Michoacán en México. (B) Ubicación del ejido de Tziritzécuaro en el municipio de La Huacana en el estado de Michoacán, (C) disposición de las 36 parcelas de muestreo de 100 m².

Figure 2. Valores promedio (± 1 error estándar) de los 12 atributos funcionales evaluados a nivel comunitario (CWM) en tres posiciones topográficas y dispuestas en exposiciones N (barras color gris) y S (barras blancas) en el BTC de la parte baja de la depresión del Balsas, en La Huacana, Michoacán, México. Las letras por arriba de las barras indican diferencias significativas entre los distintos niveles de la posición topográfica. El nivel de α establecido en todas las pruebas *post-hoc* es ≤ 0.05 .

Figure 3. (A) Análisis de Componentes Principales (PCA) de los 12 atributos funcionales (tallos y hojas) evaluados en la comunidad arbórea por medio de la media ponderada comunitaria (CWM) y (B) valores promedio (± 1 error estándar) de los puntajes de los sitios del eje 1 del PCA donde se ilustra el efecto de la posición topográfica en la abundancia relativa de las estrategias funcionales en la comunidad arbórea del bosque tropical caducifolio de La Huacana, Michoacán, México. Las letras a un lado de las barras indican diferencias significativas entre los distintos niveles de la posición topográfica. Los nombres de los atributos funcionales se pueden consultar en el cuadro 1. El valor de las celdas en la gráfica está indicado por *d*. Para las pruebas *post-hoc* se estableció un nivel de $\alpha \leq 0.05$.

Figura 1.

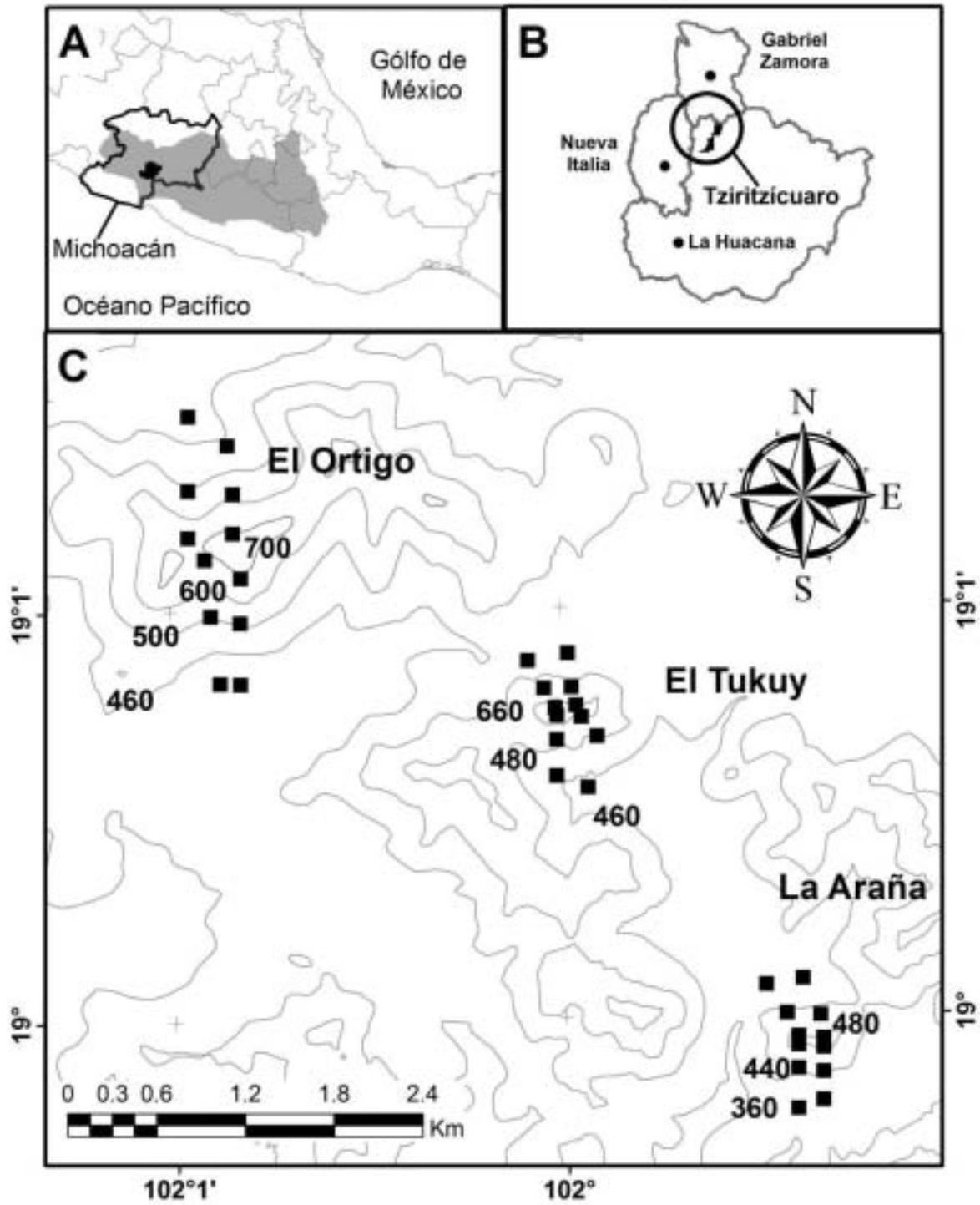


Figura 2.

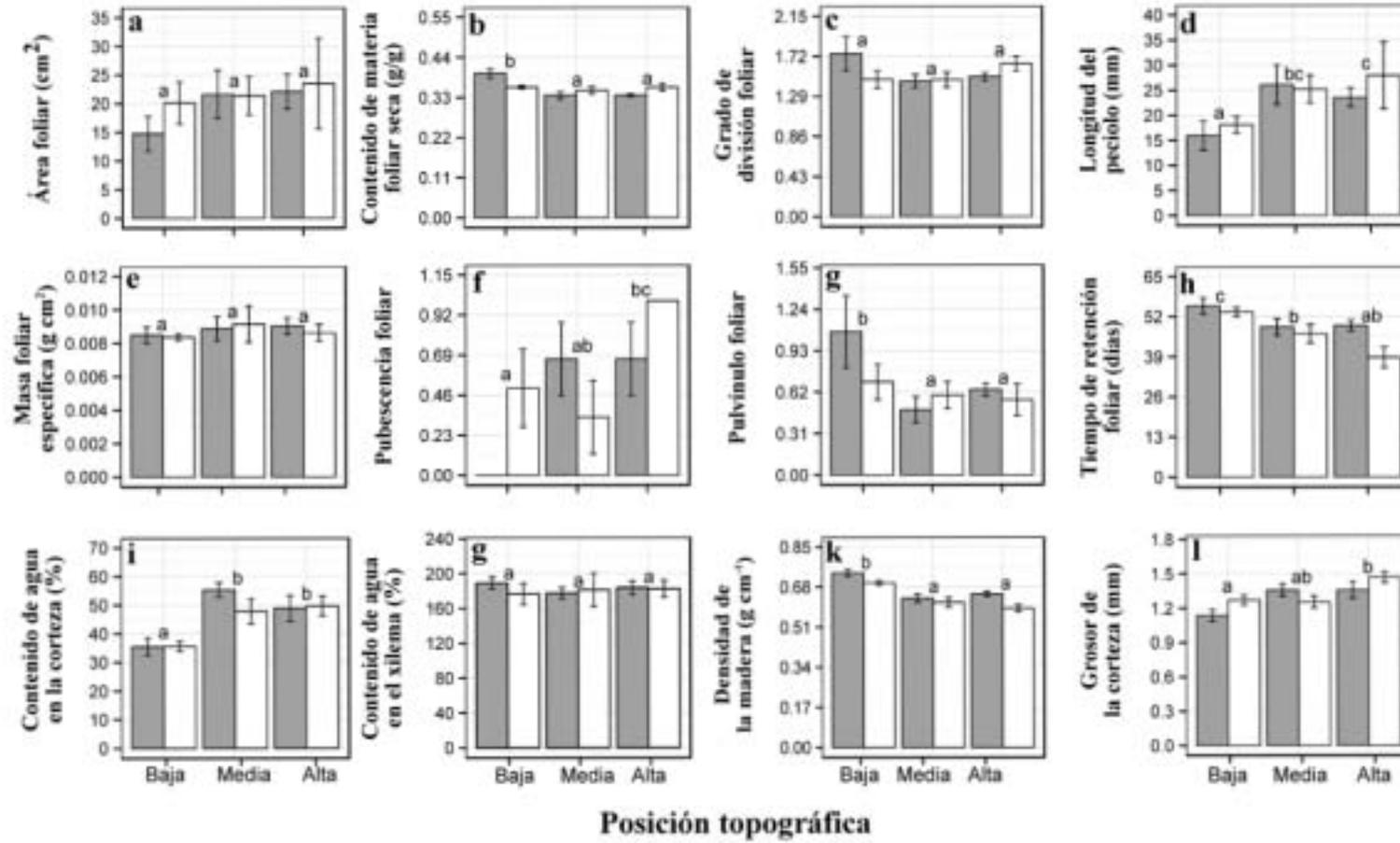
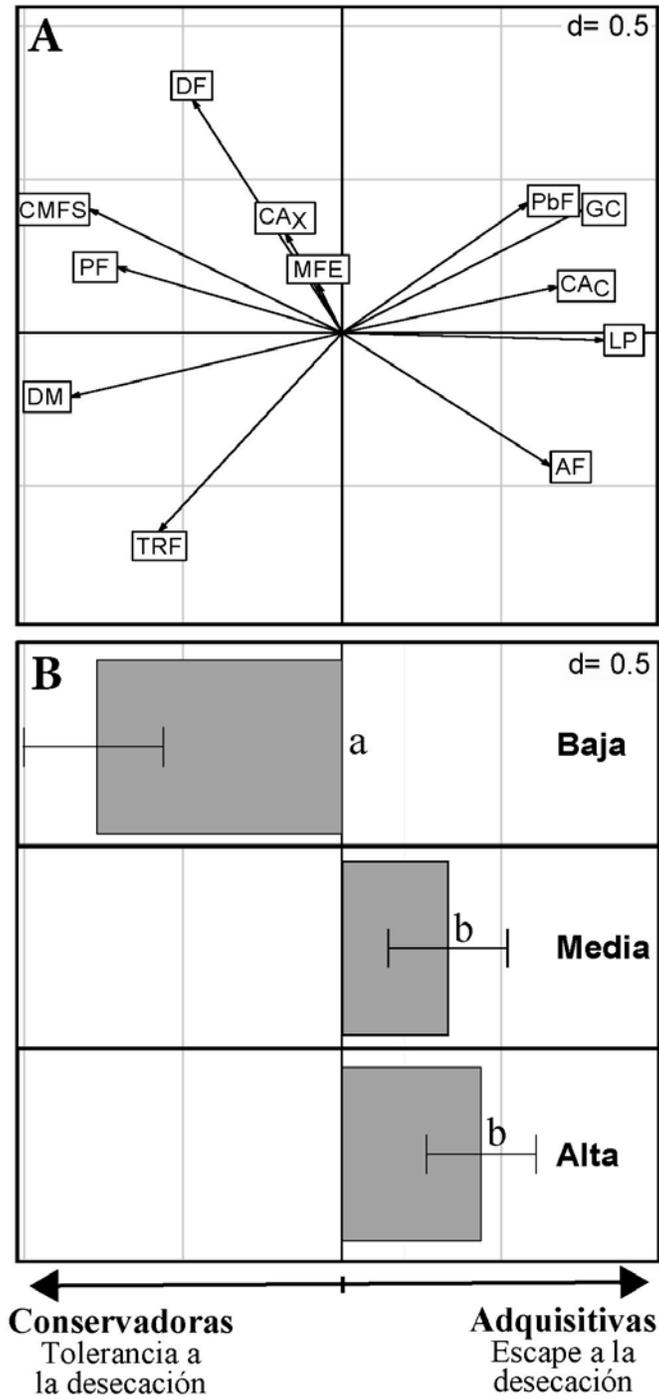


Figura 3.





Cerro el Ortigo

Capítulo VI

Discusión general



Los elementos geográficos en una región son factores que afectan las condiciones ambientales y la disponibilidad de recursos donde habitan las plantas. La incorporación de medidas directas espacio-temporales del ambiente (e.g., evapotranspiración, temperatura y radiación solar), la modelación de recursos críticos (agua, luz, nutrientes) que determinan el desempeño de las especies, así como la variación de agentes de disturbio natural y antropogénico, son fundamentales para entender los patrones espaciales de la vegetación en la naturaleza (Moser *et al.* 2005; Gravel *et al.* 2006; Lévesque, McLaren & McDonald 2011). Por ello, en el presente proyecto de investigación se evaluó la importancia de la orientación y la posición topográfica en la variación de la diversidad de especies (**Capítulo III**) y de atributos funcionales (**Capítulo IV**). Se determinó también cómo estos factores influyen en las condiciones ambientales y en los regímenes de disturbio generados por actividades humanas de aprovechamiento y uso de la vegetación (crianza de ganado y extracción de madera) comunes en el área de estudio. La descripción detallada de la composición, la estructura y la diversidad de la comunidad arbórea (**Capítulo II**), permitió dar el contexto florístico-estructural y de diversidad (fuentes regional de especies) del área de estudio y con ello poder explicar los patrones de la vegetación de los capítulos subsecuentes, ya que el bosque asentado en la parte baja de la Provincia Biogeografía de la Cuenca del Balsas, a pesar de contener elementos florísticos únicos y características ambientales particulares (Rodríguez-Jiménez *et al.* 2005; Pineda-García, Arredondo-Amezcuca & Ibarra-Manríquez 2007; Martínez-Cruz *et al.* 2013), es un bosque estacionalmente seco que comparte atributos de composición, estructura y diversidad con otras comunidades ubicadas en diversas localidades de México y del continente americano (Phillips & Miller 2002; Trejo & Dirzo 2002).

Como fue establecido en la hipótesis, la composición florística estuvo estrechamente vinculada con los elementos del relieve, así como con la variación ambiental. Estos resultados aporta evidencia que contrasta con las teorías que admiten que los organismos se distribuyen aleatoriamente (e.g., Bell 2001; Hubbell 2008). Sin embargo, es probable que algunos procesos demográficos estocásticos sean factores ecológicos que también están operando en la estructuración de la comunidad, ya que como se encontró en el presente estudio, existe un alto porcentaje de variación en los datos que no es explicada por el ambiente (**Capítulo III**). Estos resultados sugieren que estas dos visiones que intentan

explicar la composición y el ensamblaje de las comunidades no son mutuamente excluyentes y que es factible que ambos procesos operen, pero a escalas espacio-temporales distintas (Chase 2005; Pavoine & Bonsall 2011; López-Martínez *et al.* 2013). Es por tal motivo que, en algunas ocasiones, los patrones observados en la naturaleza pueden ser explicados a la luz de procesos neutrales (Condit *et al.* 2000; Bell 2001; Bell 2003; Volkov *et al.* 2003; Hubbell 2008), o bajo la perspectiva de la teoría del nicho ecológico (Condit *et al.* 2002; Clark & McLachlan 2003; Magurran & Henderson 2003; McGill 2003; Tuomisto, Ruokolainen & Yli-Halla 2003; Gilbert & Lechowicz 2004; López-Martínez *et al.* 2013).

Por otro lado, es pertinente destacar que la evaluación de la variación de atributos funcionales a nivel comunitario (**Capítulo IV**) entre orientaciones de terreno contrastantes y a lo largo de distintas posiciones topográficas arrojó resultados inesperados que contrastan con la hipótesis planteada en el presente estudio. Sin embargo, este hallazgo aporta evidencia de la distribución espacial de las estrategias funcionales presentes en el bosque tropical caducifolio. La información obtenida dejó ver que los sitios más calientes o secos (laderas sur o las partes altas de las laderas, respectivamente) estuvieron constituidos por una comunidad donde la mayoría de los elementos que la componen presentan atributos funcionales vinculados a una estrategia explotadora de recursos (e.g., especies de madera suave y prontamente deciduas), mientras que en los lugares relativamente más frescos y húmedos (laderas norte o partes bajas), las especies con una estrategia conservadora en el uso de recursos fueron las que predominaron (e.g., especies de madera dura y tardíamente deciduas).

Estos resultados discrepan con la idea de que las estrategias conservadoras o de tolerancia a la sequía se ven favorecidas en ambientes estresantes o de baja disponibilidad de recursos (Grime 1977; Chapin III, Autumn & Pugnaire 1993). Sin embargo, ellos concuerdan con un estudio previo realizado en la Reserva de la Biósfera de Chamela, Jalisco, el cual si bien fue realizado en 10 pares de especies cercanamente emparentadas, detectó que los taxones localizados preferencialmente en las cimas de las laderas de baja disponibilidad de agua, presentan atributos característicos de una estrategia adquisitiva, mientras que las especies asociadas a las partes bajas de las laderas, despliegan atributos distintivos de una estrategia conservadora (Pineda-García, Paz & Tinoco-Ojanguren 2011).

Los resultados reportados por dichos autores apoyan la idea planteada en el presente estudio con respecto a que en el bosque tropical caducifolio las especies de rápida adquisición de recursos están mejor adaptadas a ambiente donde el agua es escasa.

A partir de este mismo análisis funcional realizado en el **Capítulo IV**, también se pudo detectar que la comunidad de árboles se dispone principalmente a lo largo de un eje de variación funcional, en donde en un extremo se encuentran especies conservadoras en el uso de recursos, mientras que en el extremo opuesto se ubican las especies con una estrategia adquisitiva. Este resultado, al ser comparado con estudios previos, proporciona evidencia de que este eje funcional opera más allá del nivel individual o poblacional (e.g., Méndez-Alonzo *et al.* 2012; Rosell *et al.* 2014) e incluso que es independiente de la escala espacial o área de estudio (Pockman & Sperry 2000; Ackerly 2004; Jacobsen *et al.* 2005). Esto último se confirma con mayor certeza sobre todo si se considera que en general el bosque estudiado es similar a otros localizados en diversas partes de América (**Capítulo II**).

Un punto de vista más integrador de los resultados presentados en el estudio estaría indicando que el ensamble de especies a lo largo de gradientes topográficos no necesariamente es muy predecible, sobre todo en términos de la composición de especies (Durán *et al.* 2006; Weiher *et al.* 2011). Por ejemplo, las seis unidades resultantes de la combinación de la orientación y la posición topográfica presentaron elementos florísticos muy particulares. Sin embargo, tener certidumbre de la identidad de las especies en cada una de las parcelas de muestreo o unidad topográfica sería una tarea casi imposible de lograr (**Capítulo III**). Esto se debe a que diferentes subconjuntos de especies de la fuente regional (**Capítulo II**) son filtrados o favorecidos en ciertos segmentos del paisaje por que despliegan atributos que son óptimos dadas las características ambientales presentes en cada unidad (**Capítulo IV**), mientras que los factores bióticos, la historia de arribo de las especies así como los disturbios locales debido a las actividades humanas son factores que también han moldeado la composición actual de la vegetación pero en escalas de tiempo y espaciales distintas a las estudiadas en este estudio (Hugget 1998; Hobbs & Norton 2004; Hubbell & Borda-de-Água 2004; Becerra 2005; Fukami 2010).

De acuerdo con esta afirmación, las condiciones ambientales determinan el tipo de habitats disponibles y por lo tanto es posible conocer con cierta precisión cuáles son las características que las especies deberían de presentar debido a las particularidades del ambiente y por tanto que grupos funcionales podrían ocupar esos sitios (Weiher, Clarke & Keddy 1998; Díaz, Cabido & Casanoves 1999; Watkins & Wilson 2003). Sin embargo, la composición específica dentro de estos grupos de especies con atributos similares y creciendo bajo condiciones análogas es una tarea complicada de lograr ya que en este caso intervienen procesos azarosos determinados principalmente por la historia de arribo de las especies (Egler 1954; Sutherland 1974; Law & Morton 1993; Weiher & Keddy 1999; Fukami 2010; Roscher *et al.* 2014). Esta hipótesis se ha evaluado en varios sistemas ecológicos (e.g., en mamíferos del desierto, en comunidades de aves habitantes de islas y en pastizales) y es posible que una situación similar ocurra en numerosas regiones donde se distribuye el bosque estacionalmente seco, incluido el asentado en la parte Baja de la Depresión del Balsas (Diamond 1975; Berlow 1997; Fargione, Brown & Tilman 2003; Gillespie 2004; Roscher *et al.* 2014).

IMPLICACIONES Y LIMITACIONES DEL ESTUDIO

Debido a un mejor entendimiento de las reglas que gobiernan el ensamblaje de las comunidades, el presente proyecto de investigación tiene implicaciones sobre la conservación, el manejo y la restauración de la biodiversidad. La cuenca del Balsas, está considerada como una región prioritaria para la conservación de la diversidad a una escala global (Olson & Dinerstein 2002). Los resultados presentados en el **Capítulo II** permiten confirmar la importancia de la Provincia respecto a su flora, sobre todo si se considera que en el área de estudio (Tziritzícuaru) y las regiones adyacentes se presenta un gran número de especies pertenecientes al género *Bursera* (Burseraceae) y cuyas densidades poblacionales locales pueden llegar a ser relativamente escasas (**Capítulo II**; Pineda-García, Arredondo-Amezcuca & Ibarra-Manríquez 2007; Martínez-Cruz *et al.* 2013).

Además de la escasez poblacional de algunas especies, se encontró que algunas están enlistadas en: (i) la Lista Roja de la Unión Internacional para la Conservación de la Naturaleza (<http://www.iucnredlist.org>), (ii) la convención sobre el Comercio Internacional de Especies Amenazadas de Fauna y Flora Silvestres (<http://www.cites.org>) y (iii) la NOM-

Ecol-059-2010. Por ejemplo, en la primera referencia se cita a *Tabebuia impetiginosa* (Mart. ex DC.) Standl., nombre que es considerado actualmente como sinónimo de *Handroanthus impetiginosus* (Mart. ex DC.) Mattos (Grose & Olmstead 2007), en la segunda se encontró registrada *Stenocereus queretaroensis* (F.A.C. Weber) Buxb., mientras que en el tercer documento se indica a *Bursera coyucensis* Bullock como sujeta a protección especial. Estos hallazgos presentados en el **Capítulo II**, son un antecedente a considerar para la justificación de acciones dirigidas a la conservación de estas especies o de sus hábitats.

Se ha señalado que la mayor amenaza para la conservación de la diversidad a nivel mundial está dado principalmente por las actividades humanas que se desarrollan en los bosques estacionalmente secos, en particular las realizadas en el interior de los bosques (Singh 1998; Miles *et al.* 2006). La región de la Depresión del Balsas ilustra esta situación, ya que como se presentó en el **Capítulo III**, el tránsito del ganado en el bosque es una actividad afectada por la topografía, lo que a su vez determina algunos atributos de la vegetación; en última instancia, esto dificulta la conservación de la diversidad del bosque. Esto pone de relieve la importancia de implementar prácticas de manejo sustentable compatibles con la preservación de la diversidad (e.g., aprovechamiento de recursos forestales no maderables o enriquecimiento de áreas degradadas), así como la realización de prácticas de restauración (e.g., exclusión de ganado o enriquecimiento de áreas degradadas con especies nativas) que tomen en consideración la heterogeneidad topográfica.

Por otro lado, es probable que la variación funcional en la escala estudiada tenga implicaciones directas sobre las propiedades y funciones del ecosistema, ya que varios de los atributos evaluados (e.g., contenido de materia foliar seca, o la densidad de la madera), están ligados con la velocidad a la que se descomponen las hojas y la madera (Quasted *et al.* 2007; Santiago 2007; Cornwell *et al.* 2008; Weedon *et al.* 2009; Pakeman, Eastwood & Scobie 2011). De acuerdo con estos estudios, se esperaría que la desintegración de las hojas y la madera de las especies que presentan tallos de madera suave sea más rápida que la de las especies de maderas duras. Esto último derivaría en la conformación de un complejo mosaico constituido por parches de vegetación con propiedades y funciones del ecosistema

muy particulares (Díaz & Cabido 2001). Realizar en el futuro estudios destinados a la caracterización de los numerosos servicios ecosistémicos que proporcionan las laderas en los bosques tropicales estacionalmente secos podría contribuir a la formulación de propuestas y estrategias orientadas al manejo sustentable de la vegetación y a la priorización de áreas para la conservación de servicios (e.g., Lavorel *et al.* 2011; Lavorel *et al.* 2013).

Finalmente, es importante señalar que la exploración de la variación de los atributos comunitarios y del ensamble de especies en comunidades estacionalmente secas podría ser mejor entendido por medio de la inclusión de otros factores que han sido señalados por diversos autores también como causales de la diversidad (Durán *et al.* 2006; Álvarez-Yépiz *et al.* 2008; Avila-Cabadilla *et al.* 2012; Hernández-Ruedas *et al.* 2014; Méndez-Toribio *et al.* 2014; Méndez-Toribio, Zermeño-Hernández & Ibarra-Manríquez 2014). Por ejemplo, la estructura espacial de los parches de vegetación, la duración e intensidad del disturbio, la estructura física y química del suelo, la geomorfología del paisaje e incluso la consideración de factores bióticos (e.g., herbivoría, facilitación, o competencia). Asimismo, también sería relevante explorar la contribución relativa que otros procesos ecológicos (e.g., deriva ecológica, tasa de dispersión de los organismos) tienen sobre la estructura de la comunidad (Vellend 2010).

Además, la relación directa de variables ambientales con los atributos de la comunidad podría contribuir al establecimiento de hipótesis sustanciales relacionadas con los procesos que determinan la estructura y diversidad de la comunidad de árboles en este tipo de ecosistema (Richerson & Lum 1980; Moser *et al.* 2005; Thuiller *et al.* 2006; Lebrija-Trejos *et al.* 2010). En conclusión, los hallazgos presentados en el presente estudio permiten destacar la importancia de la topografía como un factor ecológico determinante de la diversidad taxonómica y funcional vía cambios en el microclima y en la disponibilidad de recursos (Wright 2002) y son fundamentales ya que son la base para la realización de investigaciones a futuro más detalladas a nivel comunitario, que tomen en consideración el establecimiento de parcelas de monitoreo a largo plazo, donde pueda evaluarse con más claridad el papel diferencial de los factores ecológicos y históricos que regulan su composición, estructura y diversidad.

LITERATURA CITADA

- Ackerly, D. (2004) Functional strategies of chaparral shrubs in relation to seasonal water deficit and disturbance. *Ecological Monographs*, **74**, 25-44.
- Álvarez-Yépez, J.C., Martínez-Yrizar, A., Bórquez, A. & Lindquist, C. (2008) Variation in vegetation structure and soil properties related to land use history of old-growth and secondary tropical dry forests in northwestern Mexico. *Forest Ecology and Management*, **256**, 355-366.
- Avila-Cabadilla, L.D., Sanchez-Azofeifa, G.A., Stoner, K.E., Alvarez-Añorve, M.Y., Quesada, M. & Portillo-Quintero, C.A. (2012) Local and landscape factors determining occurrence of phyllostomid bats in tropical secondary forests. *PLoS ONE*, **7**, e35228.
- Becerra, J.X. (2005) Timing the origin and expansion of the Mexican tropical dry forest. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, **102**, 10919-10923.
- Bell, G. (2001) Neutral macroecology. *Science*, **293**, 2413-2418.
- Bell, G. (2003) The interpretation of biological surveys. *Proceedings of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences*, **270**, 2531-2542.
- Berlow, E.L. (1997) From canalization to contingency: historical effects in a successional rocky intertidal community. *Ecological Monographs*, **67**, 435-460.
- Calderon-Aguilera, L., Rivera-Monroy, V., Porter-Bolland, L., Martínez-Yrizar, A., Ladah, L., Martínez-Ramos, M., Alcocer, J., Santiago-Pérez, A., Hernandez-Arana, H., Reyes-Gómez, V., Pérez-Salicrup, D., Díaz-Nuñez, V., Sosa-Ramírez, J., Herrera-Silveira, J. & Búrquez, A. (2012) An assessment of natural and human disturbance effects on Mexican ecosystems: current trends and research gaps. *Biodiversity and Conservation*, **21**, 589-617.
- Clark, J.S. & McLachlan, J.S. (2003) Stability of forest biodiversity. *Nature*, **423**, 635-638.
- Condit, R., Ashton, P.S., Baker, P., Bunyavejchewin, S., Gunatilleke, S., Gunatilleke, N., Hubbell, S.P., Foster, R.B., Itoh, A. & LaFrankie, J.V. (2000) Spatial patterns in the distribution of tropical tree species. *Science*, **288**, 1414-1418.
- Condit, R., Pitman, N., Leigh, E.G., Chave, J., Terborgh, J., Foster, R.B., Núñez, P., Aguilar, S., Valencia, R. & Villa, G. (2002) Beta-diversity in tropical forest trees. *Science*, **295**, 666-669.
- Cornwell, W.K., Cornelissen, J.H.C., Amatangelo, K., Dorrepaal, E., Eviner, V.T., Godoy, O., Hobbie, S.E., Hoorens, B., Kurokawa, H. & Pérez Harguindeguy, N. (2008)

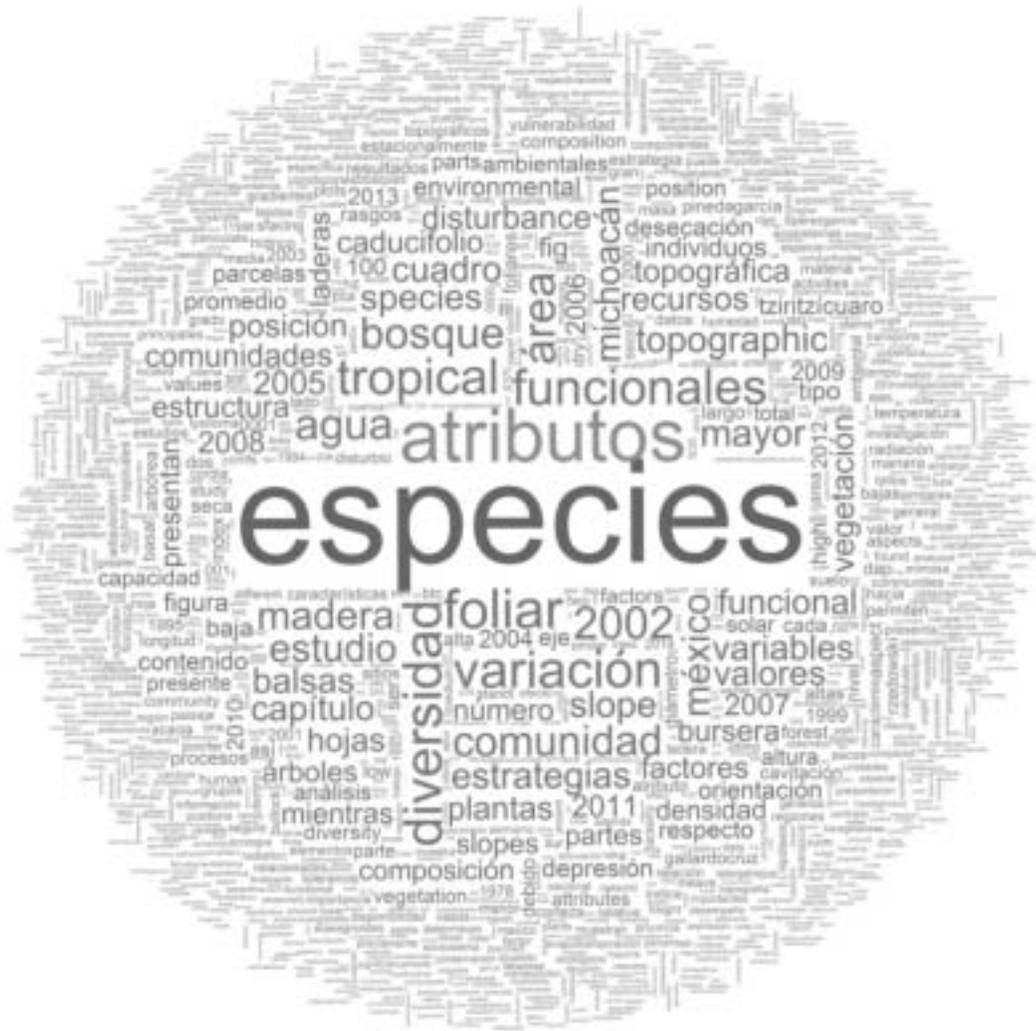
- Plant species traits are the predominant control on litter decomposition rates within biomes worldwide. *Ecology Letters*, **11**, 1065-1071.
- Chapin III, S., Autumn, K. & Pugnaire, F. (1993) Evolution of suites of traits in response to environmental stress. *The American Naturalist*, **142**, S78-S92.
- Chase, J.M. (2005) Towards a really unified theory for metacommunities. *Functional Ecology*, **19**, 182-186.
- Diamond, J.M. (1975) Assembly of species communities. *Ecology and evolution of communities*, **342**, 444.
- Díaz, S. & Cabido, M. (2001) Vive la différence: Plant functional diversity matters to ecosystem processes. *Trends in Ecology & Evolution*, **16**, 646-655.
- Díaz, S., Cabido, M. & Casanoves, F. (1999) Functional implications of trait-environment linkages in plant communities. *Ecological assembly rules: Perspectives, advances, retreats* (eds E. Weiher & P. Keddy), pp. 338–362. Cambridge University Press, Cambridge
- Durán, E., Meave, J.A., Lott, E.J. & Segura, G. (2006) Structure and tree diversity patterns at the landscape level in a Mexican tropical deciduous forest. *Boletín de la Sociedad Botánica de México*, **79**, 43-60.
- Egler, F.E. (1954) Vegetation science concepts I. Initial floristic composition, a factor in old-field vegetation development with 2 figs. *Vegetatio*, **4**, 412-417.
- Fargione, J., Brown, C.S. & Tilman, D. (2003) Community assembly and invasion: an experimental test of neutral versus niche processes. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, **100**, 8916-8920.
- Gilbert, B. & Lechowicz, M.J. (2004) Neutrality, niches, and dispersal in a temperate forest understory. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, **101**, 7651-7656.
- Gillespie, R. (2004) Community assembly through adaptive radiation in Hawaiian spiders. *Science*, **303**, 356-359.
- Gravel, D., Canham, C.D., Beaudet, M. & Messier, C. (2006) Reconciling niche and neutrality: the continuum hypothesis. *Ecology Letters*, **9**, 399-409.
- Grime, J.P. (1977) Evidence for the existence of three primary strategies in plants and its relevance to ecological and evolutionary theory. *The American Naturalist*, **111**, 1169-1194.

- Grose, S.O. & Olmstead, R. (2007) Taxonomic revisions in the polyphyletic genus *Tabebuia* s.l. (Bignoniaceae). *Systematic Botany*, **32**, 660-670.
- Hernández-Ruedas, M.A., Arroyo-Rodríguez, V., Meave, J.A., Martínez-Ramos, M., Ibarra-Manríquez, G., Martínez, E., Jamangapé, G., Melo, F.P.L. & Santos, B.A. (2014) Conserving Tropical Tree Diversity and Forest Structure: The Value of Small Rainforest Patches in Moderately-Managed Landscapes. *PLoS one*, **9**, e98931.
- Hobbs, R. & Norton, D. (2004) Ecological filters, thresholds and gradients in resistance to ecosystem reassembly. *Assembly rules and restoration ecology: Bridging the gap between theory and practice* (eds V. Temperton, R. Hobbs, T. Nuttle & S. Halle), pp. 72–95. Island Press, Washington D.C.
- Hubbell, S. & Borda-de-Água, L. (2004) The unified neutral theory of biodiversity and biogeography: Reply. *Ecology*, **85**, 3175-3178.
- Hubbell, S.P. (2008) *The unified neutral theory of biodiversity and biogeography*. Princeton University Press, Princeton, New Jersey.
- Hugget, R. (1998) *Fundamentals of biogeography*. Routledge, New York.
- Jacobsen, A.L., Ewers, F.W., Pratt, R.B., Paddock, W.A. & Davis, S.D. (2005) Do xylem fibers affect vessel cavitation resistance? *Plant Physiology*, **139**, 546-556.
- Lavorel, S., Grigulis, K., Lamarque, P., Colace, M.-P., Garden, D., Girel, J., Pellet, G. & Douzet, R. (2011) Using plant functional traits to understand the landscape distribution of multiple ecosystem services. *Journal of Ecology*, **99**, 135-147.
- Lavorel, S., Storkey, J., Bardgett, R.D., de Bello, F., Berg, M.P., Le Roux, X., Moretti, M., Mulder, C., Pakeman, R.J., Díaz, S. & Harrington, R. (2013) A novel framework for linking functional diversity of plants with other trophic levels for the quantification of ecosystem services. *Journal of Vegetation Science*, **24**, 942-948.
- Law, R. & Morton, R.D. (1993) Alternative permanent states of ecological communities. *Ecology*, 1347-1361.
- Lebrija-Trejos, E., Perez-Garcia, E.A., Meave, J.A., Bongers, F. & Poorter, L. (2010) Functional traits and environmental filtering drive community assembly in a species-rich tropical system. *Ecology*, **91**, 386-398.
- Lévesque, M., McLaren, K.P. & McDonald, M.A. (2011) Recovery and dynamics of a primary tropical dry forest in Jamaica, 10 years after human disturbance. *Forest Ecology and Management*, **262**, 817-826.
- Magurran, A.E. & Henderson, P.A. (2003) Explaining the excess of rare species in natural species abundance distributions. *Nature*, **422**, 714-716.

- Martínez-Cruz, J., Méndez-Toribio, M., Cortés-Flores, J., Coba-Pérez, P., Cornejo-Tenorio, G. & Ibarra-Manríquez, G. (2013) Estructura y diversidad de los bosques estacionales desaparecidos por la construcción de la presa Gral. Francisco J. Múgica, en la Depresión del Balsas, Michoacán, México. *Revista Mexicana de Biodiversidad*, **84**, 1216-1234.
- McGill, B.J. (2003) A test of the unified neutral theory of biodiversity. *Nature*, **422**, 881-885.
- Méndez-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*.
- Méndez-Toribio, M., González-Di Pierro, A.M., Quesada, M. & Benítez-Malvido, J. (2014) Regeneration beneath a dioecious tree species (*Spondias purpurea*) in a Mexican tropical dry forest. *Journal of Tropical Ecology*, **30**, 265-268.
- Méndez-Toribio, M., Zermeño-Hernández, I. & Ibarra-Manríquez, G. (2014) Effect of land use on the structure and diversity of riparian vegetation in the Duero river watershed in Michoacán, Mexico. *Plant Ecology*, **215**, 1-12.
- Miles, L., Newton, A.C., DeFries, R.S., Ravilious, C., May, I., Blyth, S., Kapos, V. & Gordon, J.E. (2006) A global overview of the conservation status of tropical dry forests. *Journal of Biogeography*, **33**, 491-505.
- Moser, D., Dullinger, S., Englisch, T., Niklfeld, H., Plutzer, C., Sauberer, N., Zechmeister, H.G. & Grabherr, G. (2005) Environmental determinants of vascular plant species richness in the Austrian Alps. *Journal of Biogeography*, **32**, 1117-1127.
- Olson, D. & Dinerstein, E. (2002) The global 2000: priority ecoregions for global conservation. *Annals of the Missouri Botanical Garden*, **89**, 199-224.
- Pakeman, R., Eastwood, A. & Scobie, A. (2011) Leaf dry matter content as a predictor of grassland litter decomposition: A test of the "mass ratio hypothesis". *Plant and Soil*, **342**, 49-57.
- Pavoine, S. & Bonsall, M.B. (2011) Measuring biodiversity to explain community assembly: A unified approach. *Biological Reviews*, **86**, 792-812.
- Phillips, O. & Miller, J.S. (2002) Global patterns of plant diversity: Alwyn H. Gentry's forest transect data set. *Monographs in Systematic Botany from the Missouri Botanical Garden*, **89**, 1-319.
- Pineda-García, F., Arredondo-Amezcuca, L. & Ibarra-Manríquez, G. (2007) Riqueza y diversidad de especies leñosas del bosque tropical caducifolio El Tarimo, Cuenca del Balsas, Guerrero. *Revista Mexicana de Biodiversidad*, **78**, 129-139.

- Pineda-García, F., Paz, H. & Tinoco Ojanguren, C. (2011) Morphological and physiological differentiation of seedlings between dry and wet habitats in a tropical dry forest. *Plant, Cell & Environment*, **34**, 1536–1547.
- Pockman, W.T. & Sperry, J.S. (2000) Vulnerability to xylem cavitation and the distribution of Sonoran desert vegetation. *American journal of botany*, **87**, 1287-1299.
- Quested, H., Eriksson, O., Fortunel, C. & Garnier, E. (2007) Plant traits relate to whole-community litter quality and decomposition following land use change. *Functional Ecology*, **21**, 1016-1026.
- Richerson, P.J. & Lum, K.-I. (1980) Patterns of plant species diversity in California: relation to weather and topography. *American Naturalist*, 504-536.
- Rodríguez-Jiménez, C., Fernández-Nava, R., de la Luz Arreguín-Sánchez, M. & Rodríguez-Jiménez, A. (2005) Plantas vasculares endémicas de la cuenca del río Balsas, México. *POLIBOTANICA*, **20**, 73-99.
- Rosell, J.A., Gleason, S., Méndez-Alonzo, R., Chang, Y. & Westoby, M. (2014) Bark functional ecology: evidence for tradeoffs, functional coordination, and environment producing bark diversity. *New Phytologist*, **201**, 486-497.
- Santiago, L.S. (2007) Extending the leaf economics spectrum to decomposition: evidence from a tropical forest. *Ecology*, **88**, 1126-1131.
- Singh, S.P. (1998) Chronic disturbance, a principal cause of environmental degradation in developing countries. *Environmental Conservation*, **25**, 1-2.
- Sterck, F.J., Markesteijn, L., Toledo, M., Schieving, F. & Poorter, L. (2014) Sapling performance along resource gradients drives tree species distributions within and across tropical forests. *Ecology*, **95**, 2514–2525.
- Sutherland, J.P. (1974) Multiple stable points in natural communities. *American Naturalist*, 859-873.
- Thuiller, W., Richardson, D.M., Rouget, M., Proches, S. & Wilson, J.R. (2006) Interactions between environment, species traits, and human uses describe patterns of plant invasions. *Ecology*, **87**, 1755-1769.
- Trejo, I. & Dirzo, R. (2002) Floristic diversity of Mexican seasonally dry tropical forests. *Biodiversity and Conservation*, **11**, 2063-2084.
- Tuomisto, H., Ruokolainen, K. & Yli-Halla, M. (2003) Dispersal, environment, and floristic variation of western Amazonian forests. *Science*, **299**, 241-244.

- Vellend, B.M. (2010) Conceptual synthesis in community ecology. *The Quarterly Review of Biology*, **85**, 183-206.
- Volkov, I., Banavar, J.R., Hubbell, S.P. & Maritan, A. (2003) Neutral theory and relative species abundance in ecology. *Nature*, **424**, 1035-1037.
- Watkins, A.J. & Wilson, J.B. (2003) Local texture convergence: a new approach to seeking assembly rules. *Oikos*, **102**, 525-532.
- Weedon, J.T., Cornwell, W.K., Cornelissen, J.H.C., Zanne, A.E., Wirth, C. & Coomes, D.A. (2009) Global meta-analysis of wood decomposition rates: a role for trait variation among tree species? *Ecology Letters*, **12**, 45-56.
- Weiher, E., Clarke, G.P. & Keddy, P.A. (1998) Community assembly rules, morphological dispersion, and the coexistence of plant species. *Oikos*, 309-322.
- Weiher, E., Freund, D., Bunton, T., Stefanski, A., Lee, T. & Bentivenga, S. (2011) Advances, challenges and a developing synthesis of ecological community assembly theory. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, **366**, 2403-2413.
- Weiher, E. & Keddy, P.A. (1999) *Ecological assembly rules: Perspectives, advances, retreats*, 1 edn. Cambridge University Press.
- Wright, S.J. (2002) Plant diversity in tropical forests: a review of mechanisms of species coexistence. *Oecologia*, **130**, 1-14.



UNAM
POSGRADO
Ciencias Biológicas

