



**UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA
DE MÉXICO**

FACULTAD DE CIENCIAS

**PERFILES FUNCIONALES FOLIARES Y FILTRADO
AMBIENTAL EN UN BOSQUE TROPICAL
CADUCIFOLIO: COMPARACIÓN ENTRE DOS
SUSTRATOS**

T E S I S

QUE PARA OBTENER EL TÍTULO DE:

B I Ó L O G A

P R E S E N T A:

VALENTINA SANDOVAL GRANILLO



**DIRECTOR DE TESIS:
DR. JORGE ARTURO MEAVE DEL CASTILLO**

Ciudad Universitaria, Cd.Mx., 2020



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.

1. Datos del alumno

Apellido paterno

Apellido materno

Nombre(s)

Teléfono

Universidad Nacional Autónoma de México

Facultad de Ciencias

Carrera

Número de cuenta

1. Datos del alumno

Sandoval

Granillo

Valentina

55 56 06 24 43

Universidad Nacional Autónoma de México

Facultad de Ciencias

Biología

311523025

2. Datos del tutor

Grado

Nombre(s)

Apellido paterno

Apellido materno

2. Datos del tutor

Dr.

Jorge Arturo

Meave

Del Castillo

3. Datos del sinodal 1

Grado

Nombre(s)

Apellido paterno

Apellido materno

3. Datos del sinodal 1

Dr.

Jorge

Cortés

Flores

4. Datos del sinodal 2

Grado

Nombre(s)

Apellido paterno

Apellido materno

4. Datos del sinodal 2

Dra.

María del Consuelo

Bonfil

Sanders

5. Datos del sinodal 3

Grado

Nombre(s)

Apellido paterno

Apellido materno

5. Datos del sinodal 3

Dr.

Horacio Armando

Paz

Hernández

6. Datos del sinodal 4

Grado

Nombre(s)

Apellido paterno

Apellido materno

6. Datos del sinodal 4

Dr.

Francisco

Mora

Ardila

7. Datos del trabajo escrito.

Título

Subtítulo

Número de páginas

Año

7. Datos del trabajo escrito.

Perfiles funcionales foliares y filtrado ambiental en un bosque tropical caducifolio: comparación entre dos sustratos

86 p.

2020

A mis padres María Granillo y Diego Sandoval por apoyarme y amarme incondicionalmente a lo largo de la realización de esta tesis y por alimentar desde siempre mi curiosidad y mi pasión por todo lo vivo.

A mi amigo Enrique Guarner por todo lo que me enseñó antes y después de irse.

A mis abuelxs Consuelo González Salazar, por su vitalidad y su gran amor, a Guillermo Granillo por su asombro eterno ante la naturaleza y su disfrute profundo de la vida y a Lucía Espinosa por su risa, su humor y su legado.

Agradecimientos

Al proyecto PAPIIT por el financiamiento otorgado al presente trabajo a través del proyecto “Dinámica de un bosque tropical caducifolio del sur de México: análisis desde la perspectiva de los procesos antagónicos”, clave IN218416 (otorgado al Dr. Jorge A. Meave del Castillo), con el cual se llevó a cabo el trabajo de campo de esta investigación.

Agradezco a mi tutor, el Dr. Jorge Arturo Meave del Castillo por su paciencia, su sabiduría, su sensible orientación y su inigualable sentido del humor a lo largo de este proceso; lo que aprendí con él trasciende a esta tesis en muchos niveles.

Asimismo agradezco a la Dra. María del Consuelo Bonfil Sanders, al Dr. Jorge Cortés Flores, al Dr. Horacio Armando Paz Hernández y al Dr. Francisco Mora Ardila por revisar esta tesis y brindarme sus valiosos comentarios y correcciones.

Al M. en C. Manuel Hernández Quiroz y a la Dra. Claudia A. Ponce de León Hill por recibirme en el Laboratorio de Análisis Ambiental y orientarme en la realización de los análisis de suelo.

Agradezco a la técnica Lucero Verónica López Cabrera del Laboratorio de Edafología en el Instituto de Geología por permitirme utilizar su centrífuga y equipo de laboratorio.

Agradezco a Joaquín Martínez Terrón, Rey David López Mendoza, Moisés Alejandro Enríquez, Marco Andrés Aguilar, Rodrigo Díaz Talamantes y Gerardo Dávila por su gran ayuda en las colectas y procesamiento de muestras en campo; sin sus desveladas y compañía no sé qué hubiera hecho.

Agradezco a todos los maestros del Taller de investigación ecológica en poblaciones y comunidades por ayudar en mi formación como científica y por sus comentarios y sugerencias en las primeras versiones de este trabajo.

Agradezco al Dr. Edgar Javier González Liceaga por su paciencia y su orientación en las pruebas estadísticas utilizadas para esta tesis.

Agradezco a todo el equipo del Laboratorio de Ecología y Diversidad Vegetal y del Laboratorio de Ecología de Ambientes Limitantes por su apoyo y observaciones en este trabajo.

Agradezco a toda mi familia por el amor, las pláticas y el apoyo que me brindaron durante la escritura de esta tesis. En especial a Rosalinda Medina Lemos por ayudarme desde los primeros semestres de la carrera a explorar el mundo académico.

Agradezco a Stella Alejandra Quiroz, a Lucero Hidalgo, a Alba Cervantes, a Carmen Vázquez, a Carla Hudler, a Daniel Muro, a Alejandro Rojo, a Karina Díaz, a Nuri Flores y a Cristina Larrión por acompañarme desde los primeros semestres de la carrera y darme su apoyo, cariño y amistad durante este proceso.

Agradezco a César Flores por su cariño y todo lo que he aprendido con él en esta última faceta del proceso.

Contenido

<i>Agradecimientos</i>	5
<i>Resumen</i>	9
<i>Abstract</i>	11
Capítulo 1. Introducción	13
1.1 Presentación del estudio	13
1.2 Rasgos funcionales	14
1.2.1 Rasgos funcionales foliares	15
1.2.2 Conceptos centrales de la ecología funcional	21
1.3 Ensamblaje comunitario y filtrado ambiental	22
1.4 Bosque tropical caducifolio	26
1.5 Planteamiento del problema, objetivos e hipótesis	28
Capítulo 2. Material y métodos	30
2.1 Sitio de estudio	30
2.2 Obtención de muestras y análisis de los suelos	32
2.3 Análisis de las variables edáficas	33
2.4 Selección de especies para el análisis de los atributos funcionales foliares	34
2.5 Selección y recolección de hojas	35
2.6 Medición de atributos	36
2.7 Análisis de diversidad funcional	37
Capítulo 3. Resultados	40
3.1 Comparación edáfica entre los sustratos de filita y caliza	40
3.2 Perfiles funcionales foliares y diversidad funcional de la comunidad vegetal en filita y en caliza	46
3.3 Variación funcional intraespecífica de las especies compartidas entre sustratos	50
Capítulo 4. Discusión	55
4.1 ¿Representan los sustratos sobre caliza y filita dos ambientes de crecimiento distintos?	55
4.2 ¿Las diferencias entre sustratos se traducen en una diferenciación funcional de las plantas a nivel comunitario?	57
4.3 ¿La respuesta funcional de las especies al sustrato es homogénea?	61
4.5 Conclusiones	64
4.6 ¿Hacia dónde vamos?	65
<i>Referencias</i>	67
<i>Anexo I. Métodos para las pruebas edafológicas en el laboratorio</i>	77

I.1 Densidad real y aparente	77
I.2 Determinación de cationes intercambiables por extracción con acetato de amonio 1N pH 7...78	78
I.2.1 Determinación de calcio.....	78
I.2.2 Determinación de magnesio.....	79
I.2.3 Determinación de sodio y potasio	79
I.3 Determinación de fósforo disponible (método de Bray-Kurtz), usando ácido ascórbico como reductor.....	80
I.4 Determinación de pH y conductividad eléctrica en extractos acuosos de suelo	81
I.5 Porcentaje de materia orgánica por calcinación.....	81
I.6 Determinación de textura de suelos y sedimentos en agua como medio de suspensión por el método de Bouyoucos (modificado)	81
I.7 Método para la determinación de nitratos y amonio intercambiable en muestras de suelo/ sedimentos por extracción con cloruro de potasio (KCl 1 M).....	83
<i>ANEXO II.....</i>	85
<i>Promedios ponderados de las especies en caliza y en filita.....</i>	85

Resumen

El papel del sustrato geológico como filtro ambiental capaz de moldear la diversidad funcional de las comunidades vegetales ha sido poco estudiado. Por ser sensores ambientales muy precisos, las hojas pueden estar sujetas al filtrado ambiental ejercido por este factor, lo cual se podría reflejar en sus atributos funcionales. Para probar esta hipótesis, en un bosque tropical caducifolio del sur de México se caracterizaron los perfiles funcionales foliares de los árboles de dos comunidades que crecen sobre sustratos geológicos distintos (caliza y filita siliciclástica) y se comparó la diversidad funcional foliar de cada una. Asimismo, se cuantificaron las principales propiedades fisicoquímicas de los suelos derivados de ambos sustratos a fin de determinar la benignidad de cada uno (benignidad siendo lo opuesto a severidad ambiental); se predijo que el hábitat más benigno (*i.e.*, con un filtrado ambiental menos severo) estaría asociado con un perfil funcional más diverso, al permitir en la comunidad una gama más amplia de atributos funcionales. Se eligieron en total 32 especies arbóreas dominantes (que representan cerca de 82 % de la cobertura de copas en sus respectivas comunidades) para la medición de seis rasgos funcionales importantes en el balance hídrico y uso de luz de las plantas: área foliar, área foliar específica, grosor foliar, contenido de materia seca, longitud del peciolo y esbeltez de la hoja. Además, se comparó la variación funcional foliar intraespecífica de 25 especies que se comparten en los dos sustratos. Los resultados del análisis edáfico mostraron que el sustrato sobre caliza es más fértil y sugieren que posee una capacidad mayor de retención de agua. Un análisis de componentes principales mostró que las parcelas se segregaron por tipo de sustrato, con una menor dispersión (mayor homogeneidad) entre las de caliza. La mayoría de los 12 índices de diversidad funcional calculados fueron mayores en el sustrato de caliza, con tres excepciones. El análisis de la variación intraespecífica reveló que en

23 especies hubo diferencias entre sustratos en al menos un rasgo foliar, 13 especies difirieron en al menos la mitad de sus rasgos, y sólo dos especies tuvieron rasgos foliares homogéneos entre sustratos. Las diferencias observadas entre los suelos derivados de estos sustratos sugieren fuertemente que constituyen dos ambientes de crecimiento distintos para los árboles. El sustrato sobre caliza, al ser más benigno en cuanto a fertilidad y retención de agua en comparación con el de filita, ejerce un filtrado ambiental menos severo y esto se refleja en una mayor diversidad funcional foliar. Este estudio contribuye al entendimiento del papel del sustrato geológico como filtro ambiental y su efecto sobre la respuesta funcional foliar comunitaria, a la vez que subraya la relevancia de estudiar la variación funcional intraespecífica.

Palabras clave: *área foliar; área foliar específica; cantidad de materia seca; diversidad funcional; esbeltez de la hoja; grosor foliar; longitud del peciolo; Nizanda; rasgos funcionales foliares; sustrato geológico; variación funcional intraespecífica.*

Abstract

The role of geological substrate as an environmental filter capable of shaping plant community functional diversity is poorly understood. As high-precision environmental sensors, leaves may be subjected to the filtering exerted by this factor, which could be reflected in their functional attributes. To test this hypothesis, functional leaf profiles of tree species growing on soils derived from two different geological substrates (limestone and siliciclastic phyllite) were characterized and their functional diversity was compared. Furthermore, the main physicochemical properties of the soils derived from both substrates were quantified, in order to determine their harshness; the least harsh habitat (*i.e.*, with a less severe environmental filtering) was predicted to be associated with a more diverse functional profile. Thirty-two dominant tree species (accounting together for ca. 82 % of total crown cover in each community) were selected for the measurement of six functional traits: leaf area, specific leaf area, leaf thickness, leaf dry matter content, petiole length, and leaf blade narrowness. In addition, the intraspecific functional variation of 25 species shared between substrates was assessed. The results of the edaphic analysis showed that the limestone-derived substrate is more fertile and suggest a higher water retention capacity. A principal component analysis revealed that plots segregated by substrate, with more homogeneity (less spread on the ordination space) among plots on limestone. The majority of the 12 calculated diversity indexes, with three exceptions, had higher values for the limestone substrate. Most species (23) had between-substrate differences in at least one functional trait, 13 species differed in at least half of their traits, whereas only two species had homogenous functional traits between substrates. The observed differences between the soils derived from the two substrates strongly suggest that they represent two different growing environments for trees. The limestone-derived substrate, being

more favorable in comparison with the phyllite-derived substrate, imposes a less severe environmental filtering, which translates into a higher leaf functional diversity. This study contributes to the understanding of the role of geological substrate as a complex environmental filter and its effect on the community leaf functional responses, highlighting the importance of studying intraspecific functional variation.

Key words: functional diversity; geological substrate; intraspecific functional variation; leaf area; leaf blade narrowness; leaf dry matter content; leaf functional traits; leaf thickness; Nizanda; petiole length; specific leaf area.

Capítulo 1. Introducción

1.1 Presentación del estudio

Por muchos años, la identidad taxonómica de las especies fue el medio a través del cual los ecólogos se aproximaron al entendimiento de los procesos de las comunidades bióticas (Funk *et al.*, 2016). Sin embargo, este enfoque no permitía visibilizar a fondo las características que comparten las especies de una comunidad ni cómo estas características se relacionan con diferentes respuestas a las condiciones bióticas y abióticas presentes; no permitía entender los mecanismos que estructuran a las comunidades biológicas ni explicar o predecir el impacto que la pérdida de una especie o un grupo de ellas puede causar tanto en la comunidad como en el funcionamiento del ecosistema.

No fue sino hasta finales del siglo XX cuando algunos ecólogos comenzaron a estudiar los rasgos de las especies como predictores de la respuesta comunitaria a cambios en el ambiente, lo que resultó en las primeras investigaciones bajo un nuevo enfoque de la ecología (Díaz y Cabido, 1997; Lavorel *et al.*, 1997; Chapin *et al.*, 2000). Este nuevo enfoque, perteneciente a la ecología funcional, ha permitido estudiar el funcionamiento y las estrategias de las especies en cada comunidad, a partir de lo cual se han logrado identificar y predecir respuestas globales de éstas a cambios en las condiciones ambientales. Gracias a los estudios que siguen el enfoque funcional tenemos ahora una mayor comprensión de la forma en la que se estructuran las comunidades bióticas y del papel que juega cada especie o grupo de especies con rasgos similares en el funcionamiento comunitario, así como de los efectos que pueden tener estas en los procesos ecosistémicos.

Los rasgos funcionales de las especies determinan en gran medida su pertenencia a una comunidad biótica; hay condiciones ambientales que seleccionan a las especies con base en ellos, constituyendo filtros ambientales que moldean a las comunidades (Keddy, 1992). A diferencia de la temperatura, la disponibilidad de luz o la precipitación, el sustrato geológico y sus características han sido uno de los filtros ambientales menos estudiados por los ecólogos funcionales. Su íntima relación con la nutrición, la obtención de agua y el sostén de las plantas hace imperativo que se amplíen los estudios acerca de sus efectos en los rasgos funcionales de la comunidad vegetal.

En este trabajo se hace una comparación de la diversidad funcional foliar entre dos comunidades de bosque tropical caducifolio establecidas sobre sustratos geológicos distintos: caliza y filita siliciclástica (de aquí en adelante referido como filita), con el objetivo de averiguar si el sustrato puede influir en la diversidad funcional de una comunidad al actuar como un filtro ambiental.

1.2 Rasgos funcionales

Un concepto central en ecología funcional, es el de rasgo funcional, que se define como cualquier característica fisiológica, morfológica, fenológica o de comportamiento que determine o tenga una influencia en las respuestas de los organismos ante estímulos medioambientales; su impacto se refleja directamente en la adecuación de los organismos al influir sobre su reclutamiento, supervivencia, crecimiento y reproducción (Violle *et al.*, 2007; Pérez-Harguindeguy *et al.*, 2013; Salgado y Paz, 2016). Los rasgos funcionales están ligados a aspectos de la actividad de los organismos y el uso que hacen de los recursos; por ejemplo, en el caso de las plantas tienen una

correspondencia estrecha con la eficiencia hídrica, la captación de luz, la conducción de nutrientes, el sostén de la planta completa o sus partes (Pérez-Harguindeguy *et al.*, 2013).

La importancia funcional de cada rasgo depende del contexto en el cual se encuentra el organismo; hay rasgos con una importancia funcional relativamente mayor que otros dependiendo del hábitat, y mientras aumente el efecto de un rasgo en la adecuación o algún componente de ésta, será más importante funcionalmente. Es por esto que los rasgos funcionales a evaluar deben considerarse cuidadosamente conforme a los objetivos y las preguntas de cada estudio (Shipley *et al.*, 2016).

Los valores que toman los rasgos funcionales en un tiempo y espacio determinados se denominan atributos funcionales (Lavorel *et al.*, 1997). Éstos son generalmente evaluados en una población, como promedios de un conjunto de individuos (Violle *et al.*, 2007). Con la finalidad de llevar a cabo un análisis comunitario más que poblacional del análisis de la función, esta tesis se centró en el concepto de perfil funcional. Este concepto se refiere al conjunto de atributos funcionales de la comunidad obtenido a partir de los rasgos funcionales elegidos. Así, el perfil funcional representa una síntesis de la función de un conjunto amplio de especies dentro de una comunidad y permite realizar comparaciones de la función entre distintas comunidades.

1.2.1 Rasgos funcionales foliares

Los rasgos funcionales pueden medirse en el individuo completo o en órganos específicos como el tallo, la raíz, los órganos reproductores o la hoja. La hoja funge como sensor ambiental debido a que sus atributos responden a variaciones finas en el ambiente como temperatura, humedad relativa,

disponibilidad de nutrientes y disponibilidad de luz (Givnish 1984; Yun y Taylor, 1986; Givnish 1987; Roa-Fuentes *et al.*, 2015; Sánchez, 2015).

Para expresar la inmensa cantidad de hojas que hay en el planeta basta con recordar que sus pigmentos son visibles desde el espacio. Las hojas son la unidad fotosintética de las plantas y el órgano a través del cual se regula la transpiración y se realiza la fijación de carbono; dos procesos indispensables para mantener la vida en la Tierra (Govindjee y Whitmarsh, 1982; Givnish, 1987; Gurevich *et al.* 2006). Estas funciones han hecho que la hoja sea una estructura sometida a una gran variedad de presiones selectivas que han provocado una notable diversificación en cuanto a su morfología, fisiología y anatomía a lo largo de la historia evolutiva (Givnish, 1987). La medición de los rasgos foliares de los individuos de una especie permite obtener información sobre aspectos poco evidentes de su fisiología o ecología, como por ejemplo la propensión de la planta a la herbivoría, el tipo de protección que ésta posee contra la radiación, su capacidad de controlar el estrés hídrico, su tasa fotosintética, etc. La cuantificación de los atributos foliares permite obtener información acerca de procesos ecosistémicos, por ejemplo, la manera en que estos afectan los ciclos biogeoquímicos (Salgado y Paz, 2016).

El esfuerzo de numerosos ecólogos para sintetizar los rasgos funcionales vegetales más informativos y cuya medición es más práctica en un manual estandarizado, concluyó que los principales rasgos funcionales foliares son los siguientes: el área foliar, el área foliar específica, el contenido de materia seca foliar, el grosor foliar, el pH de las hojas frescas, la fuerza física foliar, la longevidad foliar y las concentraciones de nitrógeno y de fósforo foliares (Pérez-Harguindeguy *et al.*, 2013). Un subconjunto de estos rasgos, sus fórmulas e interpretación ecológica están resumidos en el Cuadro 1.

Cuadro 1. Ocho de los rasgos funcionales foliares más informativos según Pérez-Harguindeguy *et al.* (2013), junto con la forma de calcularlos y su interpretación ecológica.

Rasgo funcional	Fórmula	Interpretación ecológica
Área foliar	Medición directa	Relacionada directamente con la captación de energía lumínica y el balance hídrico. El área foliar disminuye en condiciones de estrés hídrico, en temperaturas extremas y en condiciones de radiación alta.
Área foliar específica (AFE)	$\frac{\text{Área de la hoja fresca (mm}^2\text{)}}{\text{masa seca (g)}}$	Está relacionada con la captura y el uso de recursos en las plantas. Aumenta en condiciones de alta disponibilidad de agua y nutrientes en el suelo. Responde negativamente a la irradiancia total de fotones.
Grosor foliar	Medición directa	Está relacionado positivamente con la eficiencia hídrica de las hojas y con su longevidad; aumenta en climas áridos.
Contenido de materia seca (CMS)	$\frac{\text{masa seca (mg)}}{\text{masa fresca (g)}}$	Correlacionada negativamente con el AFE y la tasa relativa de crecimiento. El CMS vuelve más longevas y resistentes a las hojas. Aumenta en condiciones de baja disponibilidad de nutrientes y agua en el suelo.
Longitud del peciolo	Medición directa	Rasgo ligado a la captación de energía lumínica; peciolos largos disminuyen el autosombreado entre las hojas.
Esbeltez de la lámina	$\frac{\text{Longitud de lámina (cm)}}{\text{Ancho de lámina (cm)}}$	Hojas esbeltas disminuyen el autosombreado.
Concentración de nitrógeno foliar	Cuantificación en laboratorio	Relacionado positivamente con la tasa fotosintética y el valor nutricional de las hojas; suele ser más alto en las leguminosas fijadoras de nitrógeno.
Concentración de fósforo foliar	Cuantificación en laboratorio	Aumenta el valor nutricional de las hojas y aumenta la respuesta de la capacidad fotosintética al N foliar.

El rasgo funcional de medición directa por excelencia es el área foliar. La superficie de la lámina foliar está relacionada fuertemente con el balance hídrico y la captura de energía de la hoja. Ciertas condiciones estresantes asociadas a temperaturas altas o bajas, estrés hídrico y estrés por un nivel alto de radiación pueden seleccionar hojas con menor área foliar (Cornelissen *et al.*, 2003). A partir de la superficie de la hoja se puede calcular el área foliar específica (AFE), definida como el área de la superficie de captación de luz por unidad de inversión de masa seca, de modo que para cuantificarla se divide el área de un lado de la hoja fresca entre su masa seca (Milla y Reich, 2007; Pérez-Harguindeguy *et al.*, 2013). La relevancia del AFE radica en que contribuye a la regulación del crecimiento, la fotosíntesis, el balance hídrico y la productividad de una planta, lo cual se puede extrapolar en última instancia a la productividad del ecosistema mismo (Reich *et al.*, 1997). Hay una respuesta adaptativa del AFE a la irradiancia total integrada de fotones durante el día (Chabot *et al.*, 1979; Niinemets *et al.*, 2004); el aumento en la irradiancia provoca una disminución sustancial en el AFE de forma no lineal debido a que la respuesta más fuerte se da en disponibilidades bajas de luz (Poorter *et al.*, 2009). Esta respuesta se debe a que al aumentar el área de una unidad de biomasa, aumenta la intercepción de luz cuando esta es escasa; asimismo, un aumento en la biomasa fotosintética por unidad de área foliar aumenta la capacidad fotosintética en condiciones de abundancia de luz (Poorter *et al.*, 2009). Las plantas que tienen tasas de crecimiento relativo más altas producen hojas con menor inversión en biomasa y mayor superficie de captación de luz (Poorter y Remkes, 1990; Lambers y Poorter, 1992; Reich *et al.*, 1992; Cornelissen *et al.*, 1996). El AFE se relaciona positivamente con la concentración de nitrógeno foliar, pero presenta una correlación negativa con la longevidad foliar y la concentración de taninos y lignina (Poorter y Bergkotte, 1992; Westoby, 1998; Pérez-Harguindeguy *et al.*, 2013). Se ha observado una relación positiva entre el SLA, la humedad y el porcentaje de arcilla en el suelo siendo un rasgo plástico que aumenta inclusive dentro de la misma comunidad durante la época de

lluvias (Gotsch *et al.*, 2010; Chaturvedi *et al.*, 2013). Sitios con mayor productividad en ambientes más ricos en recursos tienden a tener valores de AFE mayores (Poorter y De Jong, 1999). Por estas razones, muchos autores consideran que el AFE es un rasgo funcional foliar que guarda una relación muy estrecha con la captura y el uso de recursos en las plantas (Cunningham *et al.*, 1999; Vendramini *et al.*, 2002; Wright *et al.*, 2004).

Dependiendo del hábitat y del grupo vegetal que esté siendo analizado, tanto el grosor foliar como el contenido de materia seca de la hoja influyen en cierto grado y de manera diferencial en el AFE (Pérez-Harguindeguy *et al.*, 2013). En sitios con limitaciones relacionadas con los nutrientes y la luz, un AFE baja es resultado de un alto contenido de materia seca foliar (Pérez-Harguindeguy *et al.*, 2013). El contenido de materia seca foliar (CMS) se define como el cociente de la masa seca de la hoja (mg), entre su masa saturada de agua (mg). Este atributo está correlacionado negativamente con la tasa relativa de crecimiento (Tripathi *et al.*, 2020). La relación del AFE con el CMS involucra la densidad de la lámina (ρF) y el grosor foliar (G) y se resume en la siguiente ecuación: $CMS = \frac{1}{\rho F \times AFE \times G}$, por lo tanto, la CMS tiende a estar negativamente relacionada con el AFE (Pérez-Harguindeguy *et al.*, 2013). Se ha observado una relación negativa entre el CMS y las concentraciones de fósforo y nitrógeno foliar (Werden *et al.*, 2017). De igual forma se ha reportado una relación positiva de este rasgo con el pH y el porcentaje de arena en el suelo (Chaturvedi *et al.*, 2013).

Las hojas con un CMS alto tienden a ser más resistentes a la descomposición y a la herbivoría (Elger y Willby, 2003; Cornelissen *et al.*, 2003). Un aumento de diez veces en la masa seca foliar promueve un aumento de 50 veces en la longevidad foliar (Wright *et al.*, 2004). El grosor foliar, de manera semejante, incrementa la fuerza física de las hojas, y suele ser mayor en climas áridos y en hojas longevas (Pérez-Harguindeguy *et al.*, 2013). El engrosamiento de las hojas de sol

en las plantas aumenta su eficiencia hídrica, no debido a una disminución en la transpiración, sino a un aumento en la fotosíntesis neta; la eficiencia hídrica de las hojas se vuelve muy importante en las plantas para prevalecer en condiciones de estrés hídrico (Yun y Taylor 1986) .

Dos rasgos morfológicos de las hojas relacionados con la luz interceptada son la longitud del peciolo y la esbeltez de la hoja, esta última calculada como el cociente del largo de la hoja entre su ancho. Las hojas esbeltas disminuyen el autosombreado entre hojas de la misma fila en una rama (*i.e.*, hojas superpuestas), así como entre hojas de filas distintas, mientras que los peciolos únicamente reducen el autosombreado entre filas distintas de hojas, pues aumentan la distancia entre éstas (Takenaka, 1994).

Por último, hay un conjunto de rasgos funcionales foliares relacionado con las concentraciones de ciertos elementos en los tejidos. Por ejemplo, la concentración de nitrógeno foliar está correlacionada de manera positiva con la tasa fotosintética, debido a que el nitrógeno foliar proviene principalmente de las proteínas del ciclo de Calvin y de los tilacoides. Por otra parte, las concentraciones altas de nitrógeno y de fósforo aumentan el valor nutricional de las hojas, lo cual, a su vez, aumenta su atractivo para los herbívoros (Kurokawa *et al.*, 2009). Existe evidencia contradictoria en cuanto a si las concentraciones de nitrógeno y fósforo foliar reflejan la disponibilidad de estos mismos nutrientes en el suelo (Boerner, 1985; Kost y Boerner, 1985; Del Arco *et al.*, 1991; Minoletti y Boerner, 1994; Rentería *et al.*, 2005). Es posible medir la eficiencia en la reabsorción de ambos nutrientes en las plantas cuando sus hojas sufren senescencia; se ha observado que esta eficiencia tiende a ser mayor en condiciones más secas; específicamente, la conservación de fósforo en las plantas de un bosque tropical caducifolio en Chamela, aumentó al disminuir la disponibilidad de agua (Rentería *et al.*, 2005).

1.2.2 Conceptos centrales de la ecología funcional

El espacio funcional es otro concepto dentro de la ecología funcional que requiere especial atención por su carácter abstracto. Para ilustrar esta idea más a fondo, utilizaré una analogía. Gran parte de la teoría ecológica descansa en el concepto de nicho ecológico, que en su definición más aceptada es un hipervolumen n -dimensional en el que las condiciones ambientales, las interacciones y los recursos conforman las diferentes dimensiones (Hutchinson, 1957). El nicho funcional de una especie es análogo a su nicho ecológico y representa un hipervolumen n -dimensional en el espacio funcional, cuyas dimensiones, en este caso, corresponden a rasgos funcionales; en dicho espacio, una especie ocupa un hipervolumen según sus atributos en cada rasgo (Rosenfeld, 2002).

En un intento por conjuntar las características de la biodiversidad que afectan la manera en la que un ecosistema opera, se desarrolló el concepto de diversidad funcional; dicha diversidad se cuantifica por medio de atributos de las especies directamente ligados con el funcionamiento del ecosistema (Tilman, 2000). La riqueza taxonómica de una comunidad no nos brinda información suficiente acerca de la diversidad funcional de la misma, debido a que puede haber distintos grados de redundancia en la medida en que haya especies que desempeñen papeles muy similares. El impacto que causa la pérdida de una especie cualquiera está determinado por su contribución a la operatividad del ecosistema (Walker, 1992).

Los intentos por cuantificar la diversidad funcional en las comunidades bióticas han demostrado que no se trata de un asunto trivial. Las formas que se han propuesto para cuantificarla difieren en la cantidad de rasgos a considerar, en si ponderar o no los promedios de los atributos, si tomar o no en cuenta la riqueza para su cálculo, en cómo cuantificar la abundancia relativa de las especies, etc. Entre todas estas aproximaciones a la cuantificación de la diversidad funcional,

destacan tres índices, por ser los más utilizados para describir la distribución de las especies en el espacio funcional, debido a que resumen de forma eficiente la información funcional de la comunidad; estos índices son la riqueza funcional, la equitatividad funcional y la divergencia funcional (Mason *et al.*, 2005; Villéger *et al.*, 2008). La riqueza funcional representa la porción total del espacio funcional abarcado por los atributos de la comunidad; la equitatividad funcional mide el grado en el que la biomasa de una comunidad se distribuye equitativamente en ese espacio y por último, la divergencia funcional describe cómo se distribuyen en dicho espacio las especies más abundantes; conforme las especies más abundantes tengan los atributos más extremos en la distribución, aumentará la divergencia funcional (Mason *et al.*, 2005; Villeger *et al.*, 2008).

1.3 Ensamblaje comunitario y filtrado ambiental

El ensamblaje comunitario estudia los procesos que moldean la abundancia e identidad de las especies en las comunidades ecológicas (Kraft y Ackerly, 2014). Este estudio parte de que hay un acervo geográfico de especies colonizadoras potenciales, definido por la región geográfica que circunda a la comunidad vegetal en cuestión (Lortie *et al.*, 2014). Los mecanismos que rigen el tránsito desde el acervo geográfico de especies hasta el subconjunto de especies que forman parte de una comunidad han sido motivo de investigación para los ecólogos de comunidades por mucho tiempo. Según el concepto integral de comunidad propuesto por Lortie y colaboradores (2004), existe una jerarquía constituida por tres filtros principales que determinan el ensamblaje (Figura 2). En primer lugar, se encuentra el filtro de dispersión conformado por factores externos a la comunidad focal: historia biogeográfica, distancia al sitio focal y capacidad de dispersión hacia el sitio por las especies externas a la comunidad focal. El segundo filtro que deben superar las especies

capaces de dispersarse hacia el sitio es el filtro ambiental. Dicho filtro está conformado por las condiciones ambientales que rigen el establecimiento de los individuos con base en sus capacidades fisiológicas.

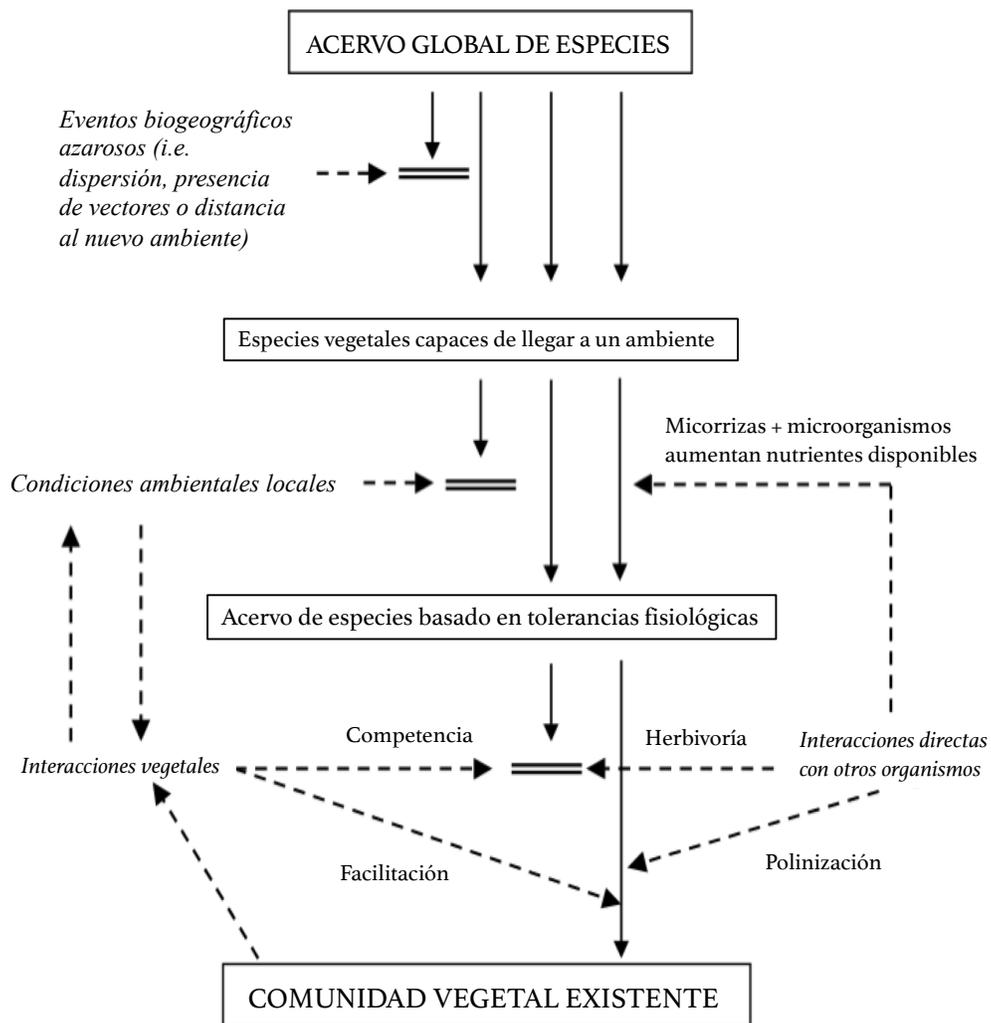


Figura 1. Concepto integral de comunidad conformado por los principales procesos o filtros que estructuran una comunidad vegetal. Cada filtro está representado con dos líneas horizontales y la descripción correspondiente está en *itálicas y negritas* (Tomada y traducida de Lortie *et al.*, 2004).

Por último, el filtro de la dinámica interna está determinado por las interacciones entre las especies que forman parte de la comunidad, como la facilitación, la herbivoría, la competencia y la polinización. Las plantas son capaces de superar dichos filtros mediante atributos y mecanismos

que les permiten aumentar las posibilidades de establecerse en dichos hábitats (Bazzaz, 1991). De esta manera, los filtros ambientales seleccionan a las especies con base en sus atributos (Keddy, 1992).

La hipótesis del filtrado ambiental predice que las especies con atributos funcionales similares son seleccionadas por el ambiente abiótico para formar parte de la comunidad (Keddy, 1992; Weiher *et al.*, 1998; Grime, 2006). Una predicción de esta hipótesis es que las especies con menor tolerancia al estrés serán filtradas y dejadas fuera de la comunidad, produciendo una reducción en el acervo de atributos dentro de ésta (Cornwell y Ackerly, 2009).

Numerosos estudios han puesto a prueba la capacidad de distintas condiciones medioambientales para fungir como filtros ambientales que modifiquen los atributos funcionales de las especies de una comunidad. Algunas de estas variables son la temperatura, la precipitación anual y su distribución, la incidencia de luz, la pendiente, la altitud, la geología, la disponibilidad de agua en el suelo y la salinidad del suelo (Díaz *et al.*, 1998; Lebrija-Trejos *et al.*, 2010; Gourlet-Fleury *et al.*, 2011; Pavoine *et al.*, 2011; Fayolle *et al.*, 2012, etc.).

Estudios que evalúan el impacto de los filtros ambientales sobre la diversidad funcional de las comunidades han reportado que ambientes más benignos con mayor disponibilidad de recursos y suelos más profundos (Ottaviani *et al.*, 2016), o mayor disponibilidad de agua y temperaturas más benignas (Spasojevic *et al.*, 2013), son funcionalmente más diversos que ambientes en donde estas condiciones son más severas. El estudio de Ding *et al.* (2019) reportó que a lo largo de un gradiente altitudinal en el que disminuyeron tanto el pH del suelo como la temperatura media anual, disminuyeron los índices de diversidad y riqueza funcional al igual que los promedios ponderados comunitarios del AFE y las concentraciones de nitrógeno y fósforo foliar. Con respecto a los filtros ambientales impuestos por la severidad climática, se ha reportado que los bosques tropicales estacionales tienen una diversidad funcional (tomando en cuenta rasgos foliares, de la semilla, el

tallo y la altura total) más alta que la esperada con respecto a los bosques templados estacionales en los cuales hay una menor dispersión de atributos funcionales que la esperada dada su riqueza específica (Swenson *et al.*, 2012).

El papel del sustrato geológico como filtro ambiental no ha recibido la misma atención que la temperatura, la incidencia de luz o la precipitación anual; sin embargo, debería ser estudiado con más detalle debido a la gran variedad de sustratos geológicos sobre los cuales se desarrollan las comunidades vegetales. El sustrato geológico puede ejercer un filtrado ambiental fuerte que moldea la distribución de las especies y sus atributos funcionales debido a diferencias en la retención de agua y la disponibilidad de nutrientes entre sustratos (Fayolle *et al.*, 2012). De igual forma, las características litológicas y morfogenéticas del sustrato funcionan como filtros ambientales pues afectan el relieve, los nutrientes y las características fisicoquímicas del suelo y seleccionan a las especies que se establecen dentro de la comunidad, afectando sus abundancias y favoreciendo la dominancia de una especie sobre otra (Gerrard, 1992; Duran *et al.*, 2006). Asimismo, el estudio de Laliberté *et al.*, (2014) reportó que la acidificación progresiva del suelo en la pedogénesis a largo plazo genera un filtro ambiental, ya que valores altos de pH en suelos donde un pH ácido ha sido común a lo largo de la historia evolutiva disminuyeron la riqueza y la diversidad vegetal (Laliberté *et al.*, 2014).

Una evidencia de que existe variación en la composición y estructura de la comunidad inclusive en el mismo tipo de sustrato es el trabajo de Pérez-García y Meave (2004), quienes observaron que en el bosque tropical caducifolio primario que crece sobre roca caliza, las especies se establecen tanto sobre roca expuesta como sobre suelos bien desarrollados que se han ido acumulando sobre la roca madre. La composición florística y la estructura de ambas comunidades presentan diferencias; por ejemplo, el bosque tropical caducifolio sobre roca posee una media de riqueza específica 50 % menor al bosque tropical caducifolio establecido sobre suelo y la riqueza

de monocotiledóneas es mayor en el bosque tropical caducifolio sobre la roca (23.4 %) que en el bosque establecido en suelo (3.4 %). Los autores plantean que esto se debe a que la aridez es superior en la comunidad establecida sobre la roca desnuda.

1.4 Bosque tropical caducifolio

Los bosques secos constituyen poco más de la mitad de los bosques tropicales y subtropicales del mundo (Murphy y Lugo, 1986). Se caracterizan por desarrollarse en regiones que tienen una época lluviosa reducida en el año, generalmente de cuatro a seis meses, en la cual cae el 80 % de la precipitación anual; además, la precipitación total anual varía mucho entre años (Mooney *et al.*, 1995; Pennington *et al.*, 2009; Maas y Burgos, 2011). El resto del año lo constituye la época seca, la cual dura por lo general más de seis meses durante los cuales la mayoría de los árboles y arbustos no tienen follaje (Janzen, 1988). En consecuencia, en este ecosistema se presenta una estacionalidad muy marcada definida por la precipitación, en contraste con los bosques perennifolios, en los cuales se mantiene una precipitación constante constante a lo largo del año, o con los bosques de regiones templadas en donde la estacionalidad está definida por la temperatura.

En respuesta a la disponibilidad de agua como factor limitante, las especies vegetales de los bosques tropicales secos han desarrollado diversas estrategias tanto de tolerancia como de evasión al estrés hídrico a lo largo de su historia evolutiva. Las estrategias de tolerancia permiten que las plantas sigan funcionando al menos durante parte de la época seca a pesar de la baja disponibilidad de agua; una característica destacable de esta tolerancia es la resistencia del xilema a la cavitación (Tyree, 2003). En cambio, las estrategias de evasión al estrés hídrico incluyen diversas formas de reducir la pérdida de agua y aumentar el acceso a la misma, por ejemplo, el almacenamiento de

agua en diferentes tejidos —ya sea en el tallo o las raíces— el control de la evapotranspiración mediante el cierre estomático y la presencia de raíces más largas (Larcher, 2010). De hecho, se ha observado que dos mecanismos de evasión del estrés hídrico, la pérdida de hojas y el uso de agua almacenada en la albura, constituyen una disyuntiva con respecto a la resistencia del xilema a la cavitación (Pineda-García *et al.*, 2013).

En relación con las características de las hojas de las especies de los bosques tropicales secos, se ha reportado que suelen tener un mayor rango de valores de AFE, un contenido de nitrógeno más elevado y mayores tasas fotosintéticas en condiciones de saturación de luz, a la vez que su longevidad es más corta en comparación con las plantas que habitan biomas desérticos, tropicales perennifolios, templados perennifolios y en la tundra (Chaturvedi *et al.*, 2011).

En cuanto al suelo sobre el cual se desarrolla este tipo de vegetación, suele tener características muy variables; sin embargo, la mitad de los bosques tropicales secos del mundo crecen en suelos con bajo contenido de nutrientes (Sánchez, 1976; Singh *et al.*, 1989). La estacionalidad de la precipitación restringe la disponibilidad de agua y por lo tanto la disponibilidad de nutrientes, la cual también es afectada por la calidad del humus y la tasa de descomposición (Bradshaw, 1969). La disponibilidad de agua juega un papel importante en la regulación de la dinámica de nutrientes en los suelos de los bosques tropicales secos (Jaramillo *et al.*, 2011; Anaya *et al.*, 2012) e influye en la descomposición, la cual durante la época seca se reduce drásticamente en comparación con bosques más húmedos (Powers *et al.*, 2009).

1.5 Planteamiento del problema, objetivos e hipótesis

Muñoz-Avilés (2015) comparó la estructura de la vegetación entre dos comunidades de bosque tropical caducifolio de Nizanda, Oaxaca, que crecen tanto sobre un sustrato derivado de caliza como sobre uno derivado de filita siliciclástica. Del total de especies en ambas comunidades, el 30.8 % se encuentran únicamente en la comunidad que crece sobre caliza mientras que el 18.3 % son únicas en la comunidad que crece sobre filita; esto corresponde a un índice similitud de Sørensen de 0.675 entre ambas comunidades (calculado a partir de los resultados de la tesis de Muñoz-Aviles, 2015). Los resultados de dicha tesis mostraron que la comunidad que crece sobre caliza tiene valores promedio de densidad, biomasa, área basal, riqueza e índice de Shannon mayores a la comunidad que crece sobre filita, mientras que esta última presentó valores promedio mayores de cobertura y altura media del dosel. Algunos individuos de gran tamaño de *Lysiloma divaricatum* explican los valores promedio de cobertura más altos en el bosque de filita y estos mismos, junto con individuos de tallas muy grandes de *Bursera simaruba*, explican los valores promedio ligeramente mayores de la altura media del dosel en dicho sustrato. La variación en las métricas comunitarias difirió entre ambos sustratos, siendo notablemente más variable la densidad, la cobertura y el grado de policaulancia en el bosque de filita, en tanto que, en el sustrato de caliza fue más variable la biomasa y la riqueza. Este conjunto de resultados sugiere fuertemente que el sustrato derivado de la caliza constituye un ambiente más benigno para los árboles que el sustrato derivado de la filita.

La mayoría de las especies del acervo regional son capaces de tolerar las condiciones de los ambientes más benignos; por lo tanto, la composición florística de una comunidad en dichos ambientes se definirá principalmente por la capacidad de dispersión de las especies hacia el sitio, y posteriormente por las interacciones entre especies. Por el contrario, en ambientes menos

benignos, las especies del acervo regional que son capaces de dispersarse y llegar al sitio son seleccionadas por los filtros ambientales, lo cual restringe y reduce la composición (Chase, 2007).

A partir de estos antecedentes se planteó la pregunta principal del presente estudio: ¿las diferencias entre los sustratos de caliza y filita siliciclástica son suficientes para constituir un filtro ambiental distinto, que se refleje en la diversidad funcional foliar de ambas comunidades? En consecuencia, el objetivo principal de esta tesis fue determinar si el sustrato geológico en un bosque tropical caducifolio constituye un filtro ambiental que moldea el perfil funcional foliar de las especies que habitan en él.

Como primer objetivo particular se planteó realizar una comparación entre las características físicas y químicas de ambos sustratos. El segundo, fue hacer una caracterización de los perfiles funcionales foliares de un bosque heterogéneo en cuanto a sus sustratos, con el fin de determinar si existe un filtrado ambiental diferencial. El tercer objetivo particular fue analizar los perfiles funcionales tomando en cuenta la abundancia relativa de cada especie por medio del uso de promedios ponderados. Como cuarto objetivo se planteó comparar la diversidad funcional de los perfiles de ambas comunidades. Como quinto y último objetivo se planteó evaluar si existe variación funcional intraespecífica en las especies compartidas entre ambos sustratos que refleje su adecuación a un ambiente más o menos restrictivo, dependiendo de si se encuentran en filita o en caliza respectivamente.

La hipótesis principal de este trabajo es que ambos tipos de sustrato imponen filtros ambientales distintos, lo cual en última instancia se reflejará en los perfiles funcionales foliares de ambas comunidades. De esta hipótesis principal se desprende una hipótesis secundaria, la cual establece que el nivel de restricción ambiental está directamente relacionado con la amplitud del perfil funcional, por lo que se espera que el bosque sobre caliza tenga un perfil funcional más diverso que el bosque sobre filita.

Capítulo 2. Material y métodos

2.1 Sitio de estudio

La región de Nizanda está localizada la porción sur del Istmo de Tehuantepec, en el distrito de Juchitán, Oaxaca, México. Según el sistema modificado de Köppen-Geiger, el clima de la región se denomina ecuatorial de sabana con invierno seco, lo cual equivale a un clima Aw (Kottek *et al.*, 2006), o cálido subhúmedo con lluvias en verano, según la adaptación al territorio mexicano del sistema de Köppen hecha por Enriqueta García (García, 1973). La precipitación total anual es de 902.6 mm, la temperatura promedio es de 32.2 °C (CLICOM, 2020) y la variación en la elevación es de entre 100 y 750 m s.n.m. (Pérez-García *et al.*, 2010).

Se han descrito siete tipos de vegetación en la región de Nizanda, siendo la sabana y el bosque tropical caducifolio los más vastos, distribuidos en extensiones continuas, seguidos por parches de bosque de galería, bosque montañoso perennifolio, bosque ribereño, vegetación xerofítica (incluyendo matorral xerófilo y bosque tropical caducifolio sobre roca caliza expuesta) y vegetación acuática y subacuática (Pérez-García *et al.*, 2010).

Desde una perspectiva geológica, la localidad está ubicada en el terreno Cuicateco, en el sureste de México, entre los terrenos Zapoteco y Maya. Según Pérez-Gutiérrez *et al.* (2009), en la zona del centro y noroeste del terreno Cuicateco, en las localidades de Nizanda, La Cueva y Mazahua afloran rocas de filita siliciclástica color ocre en estratos de 0.2–10 cm de espesor, cuya textura es granular y de fina-media a lepidoblástica. Estas rocas están formadas por granos subredondeados de feldespato, óxido de hierro, cuarzo, moscovita, clorita y grafito. Todos estos minerales están orientados paralelamente con respecto a la superficie de esquistocidad.

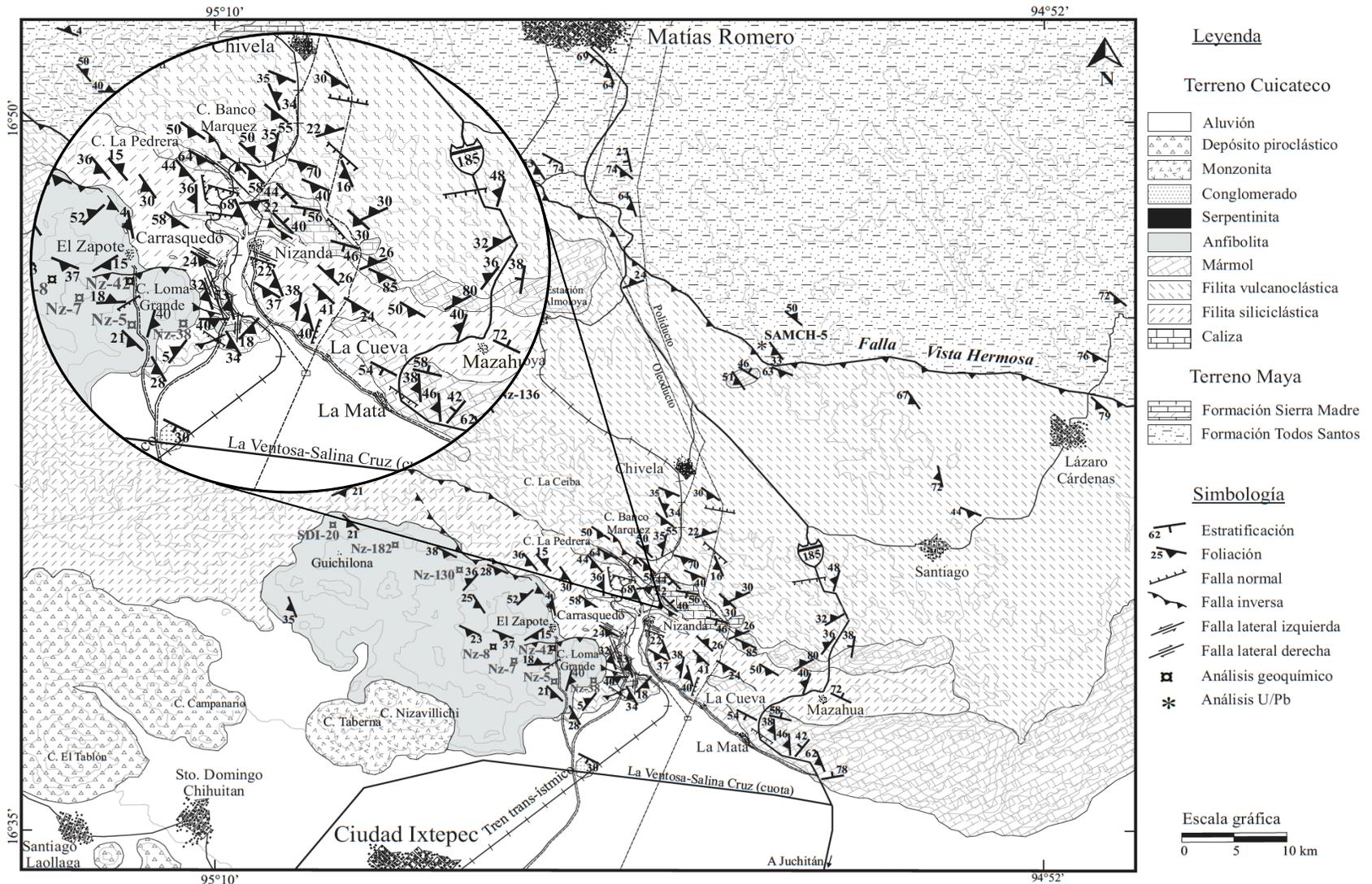


Figura 2. Mapa geol3gico de la zona de Ciudad Ixtepec-Mat3as Romero, Oaxaca, en la que se aprecia la distribuci3n espacial de las unidades litol3gicas del terreno Cuicateco y el terreno Maya con una ampliaci3n de la regi3n de Nizanda y alrededores (Tomada y modificada de P3rez-Guti3rrez *et al.*, 2009).

Por otra parte, en la porción ubicada al norte de Nizanda hay afloramientos de rocas calizas de color gris claro, cuya edad corresponde al Albiano-Cenomaniano, que están dispuestas en estratos de 50–80 cm de espesor y en cuyo interior se distingue la presencia de rudistas, corales recristalizados y nódulos de pedernal (Figura 2).

2.2 Obtención de muestras y análisis de los suelos

En noviembre de 2017 se recolectaron muestras de suelo mineral de 14 parcelas de bosque maduro, siete en sustrato de caliza y siete en sustrato de filita, con una pala pequeña, removiendo previamente el mantillo y las rocas grandes a una profundidad de 0–15 cm. Se obtuvo una muestra compuesta de 1 kg por parcela, conformada por 200 g de suelo recolectado de cinco puntos distribuidos homogéneamente en la misma. Además, se tomaron cinco muestras individuales por parcela, recolectadas de cada uno de esos puntos con un cilindro de acero inoxidable de 100 cm³ que se enterró en el suelo con ayuda de un martillo de goma. Las muestras se guardaron en bolsas de plástico de sellado automático y se almacenaron en un lugar oscuro y fresco, donde permanecieron hasta su procesamiento.

Utilizando las muestras individuales obtenidas a partir del cilindro se midieron las siguientes características físicas del suelo: densidad aparente, densidad real, volumen de poros y porcentaje de humedad gravimétrica. De igual forma, mediante las muestras compuestas se evaluaron las siguientes características: pH, conductividad eléctrica, concentración de Na, K, Mg y Ca, concentración de P disponible según el método de Bray-Kurz (1945), concentración de amonio y nitratos por el método sugerido por Strickland y Parsons (1972) modificado, el porcentaje

de materia orgánica por el método de calcinación y por último la textura según el método modificado de Bouyoucos (1962). En el Anexo I se proporcionan más detalles sobre los métodos de análisis de suelo.

2.3 Análisis de las variables edáficas

En primer lugar, se elaboró un análisis de componentes principales (PCA) con los datos normalizados y estandarizados de las variables cuantitativas de suelo, con la finalidad de observar si las parcelas se segregaban a lo largo de los componentes principales, y por lo tanto en el espacio de ordenación, según el sustrato del cual provenían. Debido a que el PCA es muy sensible a la dependencia entre variables, se procedió primero a eliminar algunas debido a que se detectó colinealidad con otras; éstas fueron amonio, nitratos, fracción de limo y densidad real. En el caso del amonio y los nitratos, sólo se mantuvo el nitrógeno total, pues esta variable conjunta la información obtenida por separado para ellas. Además, en el caso de las fracciones de arena y arcilla, al ser dos de tres componentes que suman 100 %, permiten obviar la fracción de limo. Por último, la información que brinda la densidad real se refleja en el porcentaje de porosidad y en su correlación negativa con la densidad aparente.

Para comparar las características físicas y químicas entre los dos sustratos, se construyeron dos modelos para cada variable de suelo, uno nulo y el otro con la inclusión del sustrato de cada parcela como factor fijo; en ambos tipos de modelo se incluyó a la parcela como efecto aleatorio. Para cada modelo se calculó el criterio de información de Akaike corregido para el tamaño de muestra (AICc, Akaike, 1974) con el paquete `AICcmodavg` en el programa R (R Core Team, 2017). Con estos valores se calculó para cada variable el delta AICc ($\Delta AICc$) entre ambos modelos, junto con los pesos del AICc (AICc Wt). Estos valores permitieron comparar los modelos para

averiguar cuál de los dos modelos era el más plausible. Cuando el $\Delta AICc$ fue < 2 , se consideraba que ambos modelos estaban igualmente apoyados y por lo tanto eran indistinguibles.

2.4 Selección de especies para el análisis de los atributos funcionales foliares

Para la elección de las especies se utilizó la base de datos de parcelas de bosque tropical caducifolio maduro de Nizanda, Oaxaca, resguardada en el Laboratorio de Ecología y Diversidad Vegetal de la Facultad de Ciencias de la Universidad Nacional Autónoma de México. Esta base de datos incluye la cobertura, el diámetro a la altura del pecho y la altura total de los individuos del dosel registrados durante censos anuales llevados a cabo durante el mes de noviembre en parcelas permanentes de bosque maduro. Tomando como referente los datos del censo de 2016, se elaboraron dos listas colocando a las especies en orden descendente según su cobertura y biomasa relativa acumulada en las parcelas. La biomasa se calculó mediante la fórmula alométrica propuesta por Chave *et al.* (2014). Para la elección de especies se dio prioridad a la cobertura debido a que consideramos que es la variable estructural que mejor refleja la cantidad de follaje constituido por los diferentes tipos de hojas. Por ello, se tomó en cuenta la cobertura relativa de cada especie en lugar de la abundancia como factor de ponderación al calcular los índices de diversidad. Se excluyeron dos especies de cactáceas debido a que el enfoque del estudio es en torno a los caracteres funcionales foliares y dichas especies no producen hojas. Se seleccionaron 32 especies, las cuales representaron una cobertura relativa acumulada de 82.89 % del bosque según el censo posterior de 2017. Las especies compartidas entre ambos sustratos fueron 25, mientras que tres fueron exclusivas de filita y cuatro fueron exclusivas de caliza.

2.5 Selección y recolección de hojas

Se llevaron a cabo tres salidas de campo en julio, agosto y noviembre de 2017. Se procuró elegir hojas de árboles adultos sanos de tamaño máximo con la copa total o parcialmente expuesta a la radiación solar. Se recolectaron hojas de cinco individuos por especie en ambos sustratos y se seleccionaron cinco hojas por individuo sin rastros de herbivoría, senescencia o infección por patógenos, de la parte alta de la copa con ayuda de una garrocha de poda con mango telescópico. En caso de que esto no fuera posible, se seleccionaron las hojas con el menor daño posible por herbivoría.

Se removieron ramas delgadas de los árboles unidas a las hojas con ayuda de un estadal telescópico. La mayoría de las hojas se recolectaron unidas a una porción de rama, sin embargo, en los casos en que no se podía tomar una porción de la rama sin dañar considerablemente al individuo, se omitió este paso. Estas muestras se envolvieron en toallas gruesas de papel humedecidas con un aspersor y se colocaron en bolsas de plástico de sellado automático dentro de las cuales se exhaló antes de sellarlas, siguiendo las recomendaciones de Pérez-Harguindeguy *et al.* (2013) para aumentar la concentración de CO₂ y mantener la humedad alrededor de la hoja, disminuyendo al máximo la transpiración. Las bolsas se colocaron en una hielera inflable de plástico con la finalidad de protegerlas de la luz solar y de las altas temperaturas, en donde permanecieron hasta su procesamiento.

2.6 Medición de atributos

El mismo día, aproximadamente 5 h después de desprender las hojas del árbol, se realizó el escaneado con una resolución de 600 ppp (puntos por pulgada) de las hojas con un escáner Scanjet G3110, Hewlett Packard, China. También se midió el grosor de las hojas con un tornillo micrométrico digital (0.001 mm, Digimatic 293-831, Mitutoyo, USA) tomando una sola medida por hoja en el caso de hojas simples, evitando las venas primarias y las secundarias, a una distancia media entre el ápice y la base de la hoja. En el caso de hojas compuestas se tomaron medidas de tres foliolos; posteriormente se registró el promedio de éstos. En el caso de hojas doblemente compuestas no se tomó una medida del grosor debido a que los foliolulos se comprimían y dañaban al utilizar el micrómetro, produciendo medidas poco confiables. El grosor que se registró para estos casos fue el valor mínimo de grosor registrado para cada sustrato. Se obtuvieron los pesos frescos de cada parte de la hoja por separado con ayuda de una balanza analítica (0.0001 g, Adventurer N13123, Ohaus, China), según la configuración de la lámina de cada especie, incluyendo peciolos, raquis, peciolulos, raquis de las pinas y lámina o unidad fotosintética mínima (*i.e.*, los foliolos o foliolulos en el caso de hojas compuestas). Las hojas se guardaron en bolsas de papel etiquetadas individualmente y se transportaron al laboratorio para su secado en un horno a 70 °C durante 72 h. Al terminar dicho proceso, se pesaron las partes individuales de las hojas con la balanza analítica. Debido a que los pesos secos se obtuvieron de una balanza distinta a la balanza en campo que se utilizó para sacar los pesos frescos, se corrigieron los datos de peso seco con ayuda de un objeto que se pesó en ambas, utilizando una regla de tres.

Las imágenes escaneadas de las hojas frescas se procesaron con el programa Image J (Abrámoff *et al.*, 2004), usando una referencia de longitud conocida para medir la longitud de la

lámina, la anchura máxima, el área de la lámina y longitud y área del pecíolo, en el caso de hojas simples, así como el área del raquis y de la unidad fotosintética mínima como dato adicional para hojas compuestas o doblemente compuestas. Todos los datos obtenidos a partir de estas mediciones se utilizaron para calcular el AFE, el CMS y la esbeltez de la lámina (con las fórmulas que muestra el Cuadro 1). El manual de Pérez-Harguindeguy *et al.* (2013) no es concluyente respecto al hecho de la inclusión o exclusión del pecíolo en las mediciones de los rasgos funcionales foliares. El criterio que sugiere es muy laxo y deja a consideración de cada estudio la decisión de incluirlo o no. Con fines comparativos y con el afán de tener datos más precisos, se decidió calcular tanto el AFE como el CMS con (AFE_c y CMS_c) y sin los pecíolos de las hojas (AFE_s y CMS_s). Asimismo, en las especies con hojas compuestas, se hizo un cálculo adicional de estos dos rasgos funcionales con base en la unidad fotosintética mínima (*i.e.*, los foliolos o foliolulos; AFE_{ufm} y CMS_{ufm}). Se utilizó el peso y el área del raquis en el caso de los dos primeros cálculos al tratar con hojas compuestas.

2.7 Análisis de diversidad funcional

La dispersión de atributos funcionales es un índice de diversidad derivado de la propuesta teórica para la medición de la diversidad basada en los números de Hill, que fue propuesta por Scheiner y colaboradores (2017). Este índice permite evaluar el número efectivo de especies funcionalmente distintas según la distancia entre éstas en el espacio funcional. Este índice se puede desglosar en cuatro componentes: la riqueza específica, la equitatividad funcional, la dispersión media estandarizada y el coeficiente q . La riqueza funcional de dicho índice está relacionada con la riqueza específica de la comunidad; difiere del concepto de riqueza funcional propuesto por Mason

y colaboradores (2005), pues no es una descripción de la cantidad de espacio funcional ocupado por las especies de la comunidad. A su vez, la equitatividad funcional describe el grado en el que las especies se distribuyen de manera equidistante en el espacio funcional y toma valores de 0 a 1, siendo 0 el valor que tomaría el índice si todas las especies de la comunidad fueran funcionalmente redundantes y ocuparan el mismo punto en el espacio funcional, mientras que, si el índice tomara el valor de 1, querría decir que todas las especies se encuentran equidistantes entre sí. Por otra parte, la dispersión media estandarizada describe la magnitud con la que las especies están dispersas en el espacio funcional e igualmente toma valores entre 0 y 1. Finalmente, el coeficiente q regula el peso otorgado a los pares de especies más distantes; dicho peso es mayor mientras el coeficiente aumenta. El índice de dispersión de atributos funcionales integra la riqueza, la dispersión y la equitatividad en una relación multiplicativa. El valor del índice que se obtiene indica la disminución proporcional de la riqueza específica de la comunidad debida a desviaciones de una dispersión perfectamente equitativa de especies.

Además, se hizo una comparación gráfica entre los perfiles funcionales de cada rasgo en ambos sustratos y se calcularon tanto el promedio simple de cada rasgo en cada sustrato como el promedio ponderado comunitario, utilizando el la cobertura relativa de las especies en cada comunidad como ponderador.

La fase final de este análisis consistió en hacer una comparación de la diversidad de los perfiles funcionales de ambas comunidades empleando el índice de dispersión de atributos funcionales. Este análisis también se realizó en R (R Core Team, 2017), usando el *script* compartido por Scheiner y colaboradores (2017). Los datos de los atributos funcionales estandarizados que se utilizaron junto con las coberturas relativas para cada especie y en cada tipo de sustrato se pueden consultar en el Anexo II de este trabajo. Debido a que no fue posible normalizar los datos de los atributos funcionales, se empleó una prueba de U de Mann-Whitney para comparar los rasgos

funcionales de las 25 especies compartidas entre el sustrato de caliza y el de filita. Esto con el fin de observar si hay variación intraespecífica debida al tipo de sustrato en el que se encuentran los individuos de cada especie. Se graficaron las especies que difirieron con significancias $p < 0.05$ y también las especies que difirieron con valores marginalmente significativos $p < 0.07$. Dada la distribución desigual de las especies dentro de las parcelas, la unidad de análisis que se utilizó para el cálculo de los índices funcionales fue el tipo de sustrato, conjuntando los datos de las siete parcelas para cada uno.

Capítulo 3. Resultados

3.1 Comparación edáfica entre los sustratos de filita y caliza

La síntesis numérica de las 18 variables edáficas evaluadas en cada sustrato se muestra en el Cuadro 2, incluyendo sus medias, desviaciones estándar y coeficientes de variación. El Cuadro 3 muestra la comparación de los dos modelos construidos para cada variable edáfica (*i.e.*, el modelo nulo y el modelo que incluye al sustrato como un factor) basada en los valores de AICc, Δ AICc y AICc Wt. Esta comparación permitió identificar tres grupos de variables: (1) variables cuya media fue mayor en la caliza y cuyo modelo con más respaldo es el que incluye al sustrato como factor; (2) variables cuya media fue mayor en la filita y cuyo modelo con respecto al sustrato tuvo el mayor respaldo, y (3) variables cuyas medias difirieron poco entre sustratos y por lo tanto el modelo nulo tuvo mayor respaldo o ambos modelos fueron indistinguibles.

Las medias de cinco de las 15 variables edáficas analizadas (pH, conductividad eléctrica, fósforo disponible y porosidad) fueron mayores en la caliza que en la filita, y para ellas el modelo con más respaldo sin ambigüedad fue el modelo que incluyó el sustrato. Por el contrario, las únicas medias que fueron mayores en la filita (y con mayor respaldo en el modelo con el sustrato) fueron los nitratos, el amonio y el nitrógeno total; cabe aclarar que este último fue una variable calculada con la suma de los valores de los nitratos y el amonio, y por lo tanto se comportó de forma igual que éstas. En el caso del sodio, la densidad real y la densidad aparente, el modelo nulo tuvo más respaldo, y para el magnesio, el potasio, la materia orgánica y la humedad gravimétrica no hubo ningún modelo con mayor respaldo.

Cuadro 2. Comparación de las propiedades edáficas en los sustratos de caliza y filita en la localidad de Nizanda, Oaxaca, México. Se muestran las medias de cada variable edáfica junto con su desviación estándar y el coeficiente de variación.

	Caliza Media \pm DE (C.V., %)	Filita Media \pm DE (C.V., %)
pH	6.42 \pm 0.20 (3.12)	5.79 \pm 0.34 (5.87)
Conductividad eléctrica (μ S)	567.43 \pm 154.14 (27.16)	470.36 \pm 131.46 (27.95)
Calcio (cmol(+)/kg)	48.63 \pm 21.22 (43.64)	36.97 \pm 14.88 (40.25)
Magnesio (cmol(+)/kg)	4.45 \pm 1.93 (43.37)	4.62 \pm 1.29 (27.92)
Sodio (cmol(+)/kg)	0.29 \pm 0.06 (20.69)	0.31 \pm 0.06 (19.35)
Potasio (cmol(+)/kg)	1.07 \pm 0.41 (38.32)	0.73 \pm 0.09 (12.33)
Fósforo disponible (mg/kg)	13.6 \pm 10.79 (79.34)	7.52 \pm 2.21 (29.39)
Nitrógeno total (mg/kg)	47.52 \pm 30.98 (65.19)	68.07 \pm 26.10 (38.34)
Nitratos (mg/kg)	39.48 \pm 26.86 (68.03)	57.33 \pm 33.11 (57.75)
Amonio (mg/kg)	8.04 \pm 3.62 (45.02)	10.73 \pm 2.92 (27.21)
Materia orgánica (%)	19.40 \pm 4.85 (23.19)	17.06 \pm 4.76 (19.41)

	Caliza Media \pm DE (C.V., %)	Filita Media \pm DE (C.V., %)
Densidad aparente (g/cm ³)	0.79 \pm 0.1 (12.66)	1.04 \pm 0.64 (61.54)
Densidad real (g/cm ³)	2.27 \pm 0.19 (8.37)	2.16 \pm 0.22 (10.19)
Porosidad (%)	65.3 \pm 2.29 (3.51)	61.7 \pm 6.92 (11.22)
Humedad gravimétrica (%)	4.03 \pm 1.22 (30.27)	2.93 \pm 0.88 (30.03)
Arcillas (%)	35.3 \pm 5.55 (15.72)	31.5 \pm 6.74 (21.40)
Limos (%)	18.7 \pm 7.94 (42.46)	18.2 \pm 3.47 (19.07)
Arenas (%)	46.0 \pm 9.43 (20.50)	50.3 \pm 5.33 (10.60)

Las concentraciones de magnesio, potasio, fósforo disponible, nitratos, amonio y los porcentajes de limos y arenas tuvieron un coeficiente de variación notablemente mayor en la caliza con respecto a la filita, lo que indica que las parcelas sobre el primer sustrato son más heterogéneas respecto a dichas variables. En contraste, el pH, el nitrógeno total, la densidad aparente, la porosidad y el porcentaje de arcillas fueron más heterogéneos en las parcelas de filita. Las seis variables restantes (conductividad eléctrica, calcio, sodio, porcentaje de materia orgánica, densidad real y humedad gravimétrica) tuvieron coeficientes de variación semejantes entre ambos sustratos.

Cuadro 3. Comparación de los modelos nulos con los que incluyen como factor al sustrato para explicar la heterogeneidad edáfica de sitios ubicados sobre sustrato geológico de caliza y filita en Nizanda, Oaxaca, México. AICc, criterio de información de Akaike corregido para el tamaño de muestra; Δ AICc, diferencia entre los valores de AICc para los dos modelos comparados para cada variable edáfica; AICc Wt, peso de cada modelo, el cual indica la probabilidad que tiene cada uno de ser el más plausible. El asterisco (*) simboliza el modelo para cada variable que muestra el mayor respaldo sin ambigüedad (*i.e.*, Δ AICc > 2.0).

Variable edáfica	Modelos en competencia	AICc	ΔAICc	AICc Wt
pH	Nulo	-3.5	6.93	0.03
	Sustrato*	-10.44	0	0.97
Conductividad	Nulo	323.01	9.37	0.01
	Sustrato*	313.64	0	0.99
Calcio	Nulo	223.38	5.86	0.05
	Sustrato*	217.51	0	0.95
Magnesio	Nulo	120.32	0	0.64
	Sustrato	121.48	1.16	0.36
Sodio	Nulo*	-54.51	0	0.98
	Sustrato	-46.9	7.61	0.02
Potasio	Nulo	-28.72	0	0.55
	Sustrato	-28.32	0.39	0.45
Fósforo disponible	Nulo	163.93	4.04	0.12
	Sustrato*	159.89	0	0.88
Nitrógeno total	Nulo	257.09	6.33	0.04
	Sustrato*	250.75	0	0.96
Nitratos	Nulo	255.39	5.88	0.05
	Sustrato*	249.51	0	0.95
Amonio	Nulo	150.15	2.52	0.22
	Sustrato*	147.63	0	0.78
Materia orgánica	Nulo	149.14	1.81	0.29
	Sustrato	147.34	0	0.71

Variable edáfica	Modelos en competencia	AICc	ΔAICc	AICc Wt
Densidad real	Nulo*	-8.21	0	0.88
	Sustrato	-4.15	4.06	0.12
Densidad aparente	Nulo*	-41.0	0	0.94
	Sustrato	-35.4	5.6	0.06
Porosidad	Nulo	461.53	3.28	0.16
	Sustrato*	458.25	0	0.84
Humedad gravimétrica	Nulo	255.29	1.99	0.27
	Sustrato	253.31	0	0.73

Los dos primeros componentes principales del análisis explicaron en conjunto un poco más de la mitad (50.9 %) de la varianza total de los datos (Figura 3). Se observó un alto grado de ortogonalidad entre cinco variables. El calcio, el nitrógeno y el fósforo que son nutrientes del suelo, al igual que la conductividad, se asociaron únicamente con el PC1, mientras que los porcentajes de dos variables de textura (arcilla y arena), junto con el pH, estuvieron casi exclusivamente asociados con el PC2. El PCA mostró una segregación evidente de las parcelas a lo largo del PC1, aunque ésta fue menos evidente a lo largo del PC2, lo cual generó en última instancia una disposición espacial oblicua. El calcio, el nitrógeno, la conductividad eléctrica y el fósforo fueron las variables edáficas responsables de la mayor parte de la segregación de las parcelas en torno al PC1. Los vectores asociados negativamente con el PC1 sugieren que éste refleja principalmente un eje de fertilidad. A pesar de que las parcelas se segregaron según el sustrato, la segregación no fue impecable, ya que parcelas como Birmaniano Leo (BLE) en caliza y Temo (TEM) en filita quedaron en una posición alejada del resto de las parcelas que comparten su sustrato, lo que sugiere que son las más disímiles dentro de sus respectivos sustratos. Es notable que el conjunto de las

parcelas de caliza fue ligeramente más compacto que el de filita, inclusive tomando en cuenta las parcelas más disímiles, lo cual nuevamente indica que hay una mayor similitud entre las parcelas de este sustrato. Los vectores indican hacia cuáles parcelas aumentan los valores de cada variable edáfica; en general, éstos se asociaron negativamente con el PC1, por lo que los valores más altos de los vectores coincidieron con la zona del espacio de ordenación donde se concentraron las parcelas de caliza.

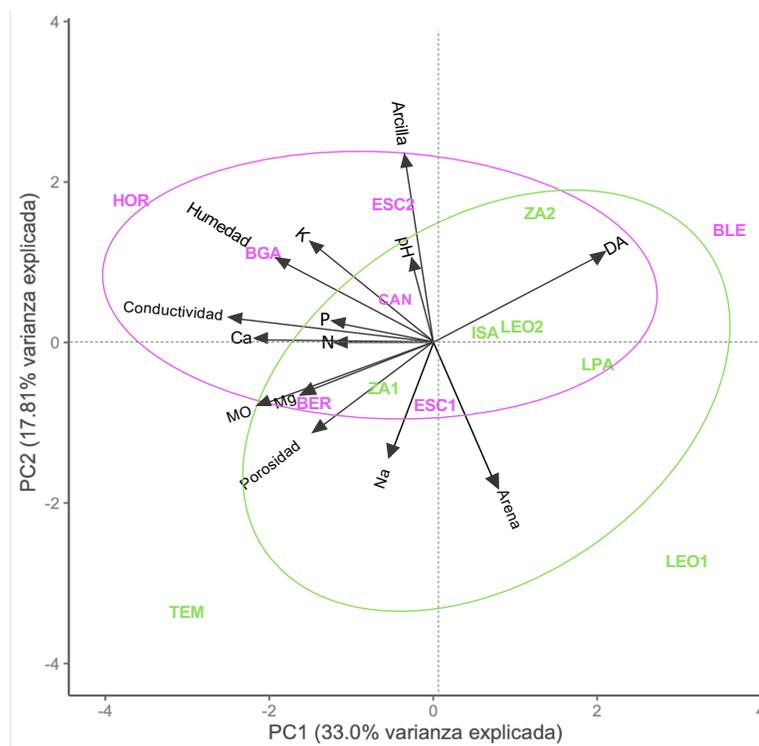


Figura 3. Análisis de componentes principales (PCA) de los sitios de estudio basado en una matriz de variables edáficas estandarizadas. La fracción de varianza explicada conjuntamente por los dos primeros componentes fue 50.9 %. Los nombres de las parcelas en color magenta corresponden a la caliza y en color verde a la filita. Parcelas en sustrato de caliza: HOR, Horno; BGA, Birmaniano Gaspar; ESC2, Escolar 2; CAN, Cañada; Ber, Berna; ESC1, Escolar 1; BLE, Birmaniano Leo. Parcelas en sustrato de filita: TEM, Temo; ZA1, Zapote1; ISA, Isaías; LEO2, Leo 2; ZA2, Zapote 2; LPA, Leo Palmas; LEO1, Leo 1. Variables edáficas abreviadas: Humedad, humedad gravimétrica; MO, materia orgánica; DA, densidad aparente; P, fósforo disponible; Ca, calcio; K, potasio; N, nitrógeno; Na, sodio. Las elipses representan la distancia media al centroide de cada sustrato.

3.2 Perfiles funcionales foliares y diversidad funcional de la comunidad vegetal en filita y en caliza

La Figura 4 muestra los valores de los índices de diversidad funcional basados en siete rasgos foliares tanto para la caliza como para la filita y de acuerdo con tres formas de calcular tanto el AFE como el CMS. Los tres grupos de índices mostraron las mismas tendencias (columnas A, B y C). La magnitud de la dispersión estandarizada de atributos en el espacio funcional (M') fue siempre mayor en la filita, aunque las diferencias en este índice entre sustratos son muy ligeras en el cálculo que utilizó la unidad fotosintética mínima (C). La equitatividad funcional (Et), la diversidad funcional de atributos de las especies (1DT) y el número efectivo de especies funcionalmente distintas (1DTM), fueron mayores en la caliza. El cálculo que utilizó la unidad fotosintética mínima fue el que mostró menores diferencias entre los índices de ambos sustratos. El cálculo que no tomó en cuenta el peciolo fue el que detectó una mayor diferencia entre el 1DTM de ambos sustratos.

Los perfiles funcionales de cada rasgo foliar en ambos sustratos se muestran con histogramas en la Figura 5. En general, los perfiles de cada rasgo son muy similares entre sustratos, con algunas diferencias puntuales. Por ejemplo, en los perfiles del área foliar, los dos sustratos comparten únicamente tres de las seis clases en las cuales se categorizan las especies conforme a sus atributos; se puede observar que para este rasgo, el sustrato sobre caliza tiene una gama más amplia de atributos. En el resto de los perfiles funcionales se comparten las clases de atributos entre los dos sustratos, con excepción del grosor y el AFEufm, siendo mayor el intervalo de atributos es en el sustrato de filita y, del perfil de la longitud del peciolo, ya que el perfil sobre filita presenta una clase intermedia que está vacía en el perfil de la caliza. En los seis perfiles funcionales de los

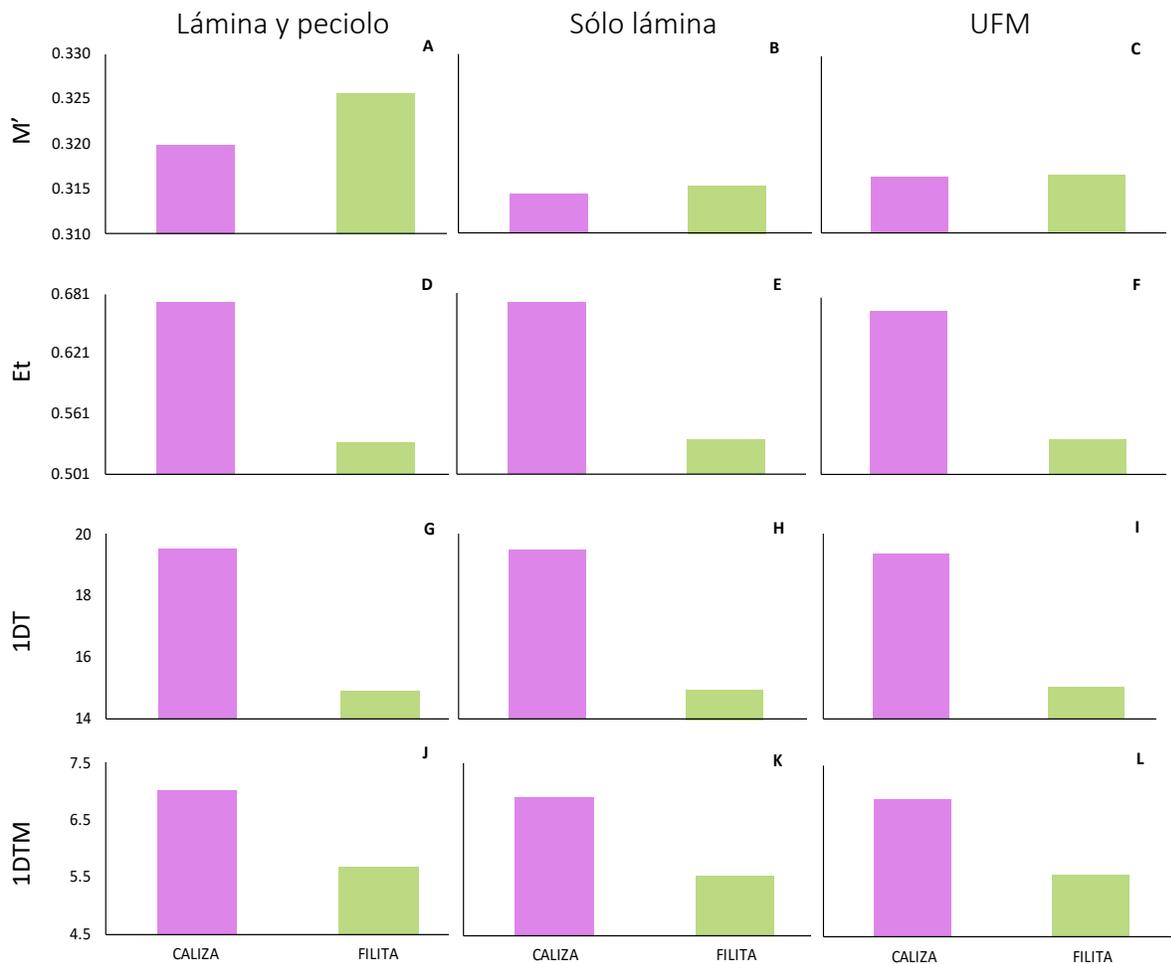


Figura 4. Comparación entre sustratos de los índices de diversidad funcional basados en siete atributos foliares evaluados para 29 especies en sustrato derivado de caliza (magenta) y 28 especies en sustrato de filita (verde); entre ambos sustratos se comparten 25 especies. Se hicieron tres conjuntos de cálculos distintos del AFE y el CMS: (1) tomando en cuenta la lámina completa incluyendo el peciolo (lámina y peciolo), (2) removiendo el peciolo (sólo lámina), y (3) usando la unidad fotosintética mínima (UFM) para el cálculo (*i.e.*, usando los folíolos o foliolulos en hojas compuestas en lugar de la lámina completa). Índices de diversidad funcional: M' , magnitud estandarizada de dispersión de los atributos de las especies en el espacio funcional; Et , equitatividad de la dispersión en el espacio funcional; $1DT$, número efectivo de especies equidistantes en el espacio funcional; $1DTM$, número efectivo de especies funcionalmente distintas. Note que las escalas del eje Y no inician en 0.

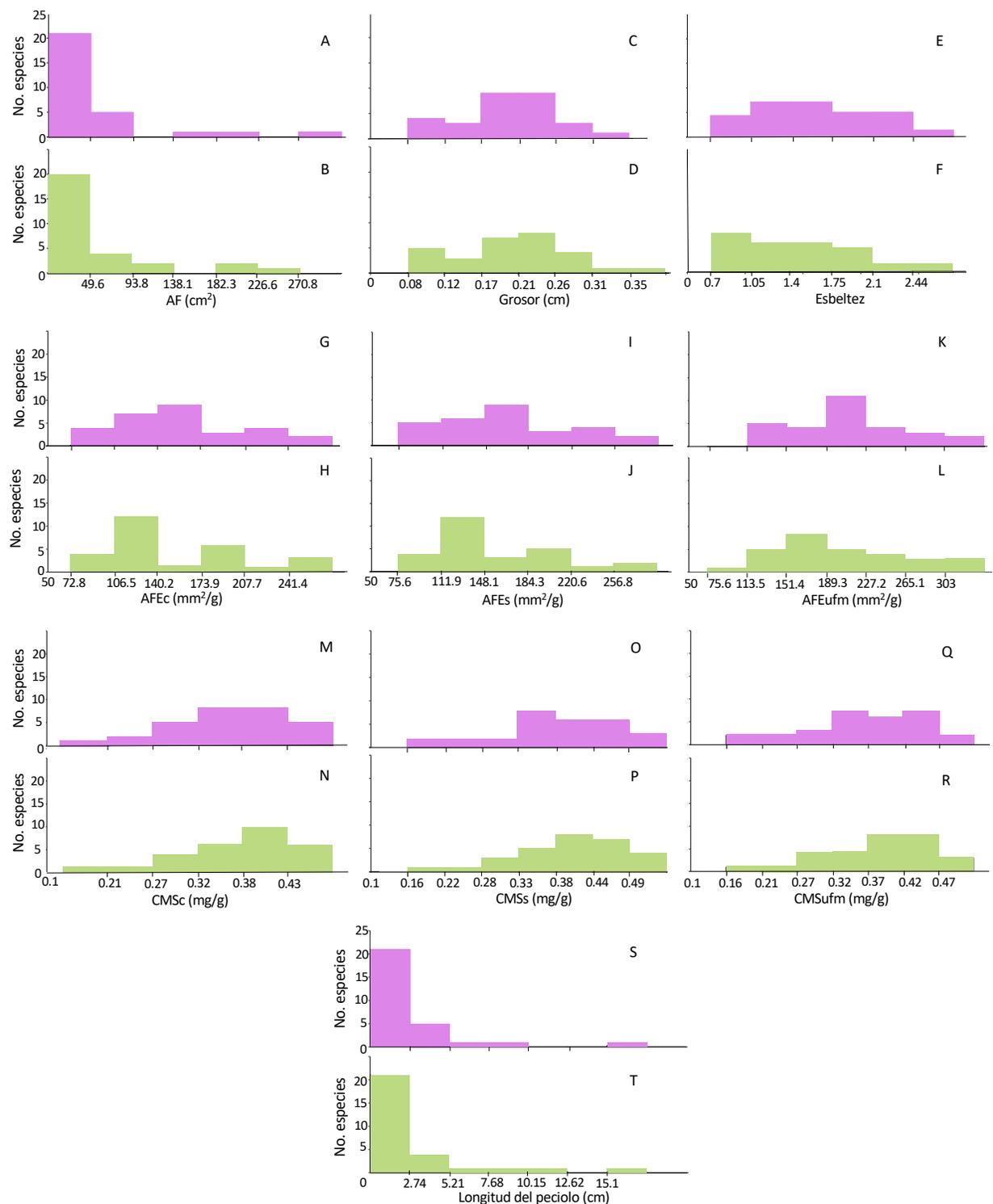


Figura 5. Perfiles funcionales comunitarios por rasgo funcional foliar en dos sustratos: derivado de roca caliza (magenta) y derivado de filita (verde). AF, área foliar (A y B); Grosor, grosor de la lámina (C y D); Esbeltez, esbeltez de la lámina (E y F); AFec, AFE con peciolo (G y H); AFEs, AFE sin peciolo (I y J); AFEufm, AFE con unidad fotosintética mínima (K y L); CMSc, CMS con peciolo (M y N); CMSs, CMS sin peciolo (O y P); CMSufm, CMS con unidad fotosintética mínima (Q y R); Longitud del peciolo (S y T).

cálculos del AFE y del CMS se puede observar que las especies están distribuidas de forma más homogénea en los perfiles para la caliza, mientras que en los perfiles para la filita se concentran varias especies en una clase o hay clases únicamente representadas por una especie.

Los promedios ponderados comunitarios y los promedios simples por rasgo y por sustrato se muestran en el Cuadro 4. El promedio ponderado comunitario fue menor que el promedio simple para todos los rasgos funcionales en ambos sustratos. El cociente del promedio simple entre el promedio ponderado comunitario fue mayor para todos los rasgos en la caliza, excepto el grosor y la esbeltez de la lámina. Todos los rasgos tuvieron un promedio ponderado comunitario mayor en la filita, excepto el grosor foliar.

Cuadro 4. Comparación entre los promedios simples y el promedio ponderado comunitario (PPC) para diez rasgos funcionales foliares en sustrato derivado de caliza y de filita. AF, área foliar; Grosor, grosor de la lámina; AFec, AFE con peciolo; AFEs, AFE sin peciolo; AFEufm, AFE con unidad fotosintética mínima; CMSc, CMS con peciolo; CMSs, CMS sin peciolo; CMSufm, CMS con unidad fotosintética mínima.

	Caliza			Filita		
	Promedio simple	PPC	Cociente	Promedio simple	PPC	Cociente
AF	45.49	33.06	1.38	51.80	38.90	1.33
Grosor	0.19	0.14	1.33	0.19	0.13	1.42
AFec	157.77	131.59	1.20	153.19	136.61	1.12
AFEs	165.87	137.75	1.20	161.87	144.13	1.12
AFEufm	173.52	146.91	1.18	171.66	155.85	1.10
CMSc	0.35	0.29	1.19	0.36	0.31	1.14
CMSs	0.35	0.29	1.20	0.36	0.32	1.14
CMSufm	0.35	0.29	1.19	0.36	0.31	1.16
Esbeltez	1.60	1.24	1.28	1.51	1.13	1.34
LP	2.38	1.67	1.42	2.72	2.16	1.26

3.3 Variación funcional intraespecífica de las especies compartidas entre sustratos

La Figura 6 muestra los rasgos funcionales más fuertemente influenciados por el tipo de sustrato según el número de especies en las que difirieron. El rasgo funcional que más respondió al sustrato fue el grosor foliar (diferencias significativas en 15 de 25 especies de estudio); éste estuvo seguido del AFE, que difirió significativamente en 14 especies cuando esta variable fue calculada sin peciolo, mientras que 12 especies más difirieron cuando fue calculada tanto con el peciolo como con la unidad fotosintética mínima. A diferencia de los rasgos anteriores, en menos de la mitad de las especies compartidas se encontró diferencia en el CMS (en los tres tipos de cálculo), la esbeltez de la lámina (8), la longitud del peciolo (7) y el área foliar (7). Es notable que no se observó un efecto del sustrato en la totalidad de las especies para ningún rasgo foliar estudiado.

La comparación de los atributos funcionales de las 25 especies compartidas mostró que existe variación intraespecífica asociada con el sustrato (Figura 7). Claramente, las especies se distribuyeron entre todas las clases: 13 de 25 especies difirieron en al menos la mitad de los rasgos evaluados, 23 fueron afectadas en al menos uno de ellos, y únicamente *Quadrella incana* y *Erythroxylum havanense* no fueron afectadas significativamente en ninguno de sus atributos foliares. En el extremo opuesto se encuentra *Esenbeckia berlandieri*, ya que nueve de los diez atributos evaluados difirieron según el sustrato en el que se encontraba. En el centro del espectro se concentran cinco especies que difieren en la mitad de los rasgos evaluados: *Malpighia emarginata*, *Lysiloma microphyllum*, *Havardia campylacantha*, *Euphorbia schlechtendalii* y *Bucida macrostachya*; cabe señalar que la identidad de los rasgos que difirieron y de los que fueron iguales entre sustratos no fue constante entre ellas. La mayoría de los rasgos que difirieron significativamente entre sustratos lo hicieron con niveles altos de significancia ($p < 0.01$ y $p < 0.001$). Esto fue particularmente notable para las especies que difirieron en más de siete rasgos.

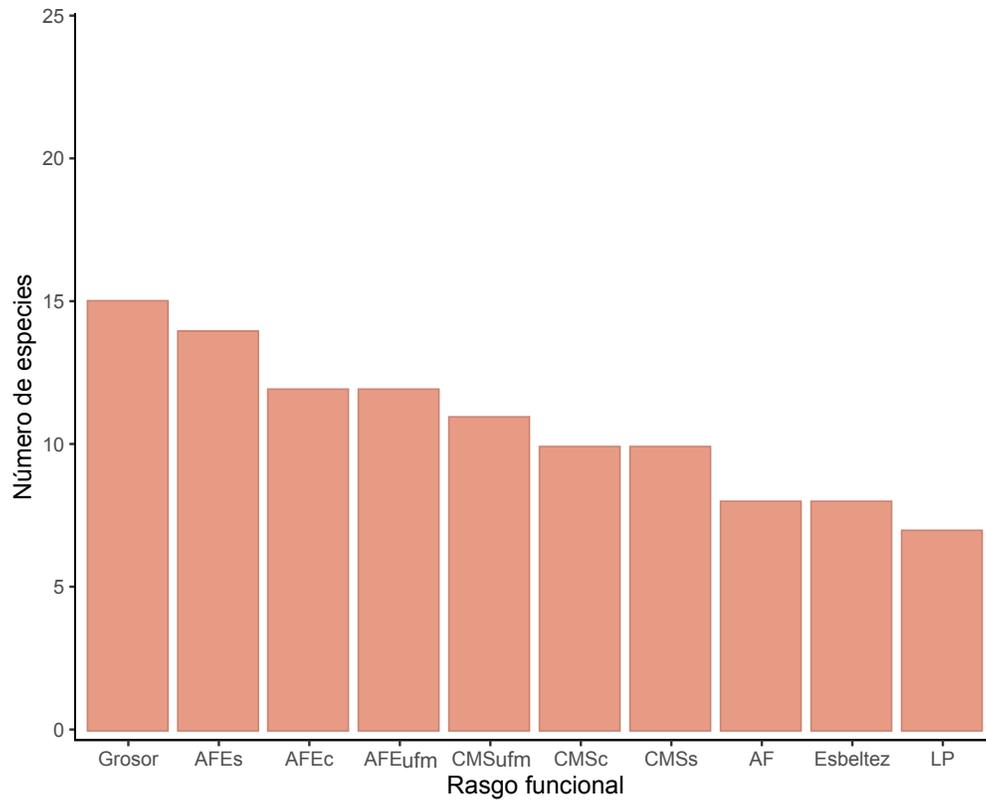


Figura 6. Número de especies cuyos atributos funcionales difirieron significativamente entre los sustratos de filita y caliza según la prueba de *U* de Mann-Whitney. Rasgos en el eje X : Grosor, grosor foliar; AFEs, área foliar específica calculada sin peciolo; AFEc, área foliar específica calculada con peciolo; AFEufm, área foliar específica calculada para la unidad fotosintética mínima (ver la sección de métodos para una explicación más amplia); CMSufm, contenido de materia seca con la mínima unidad fotosintética; CMSc, contenido de materia seca calculado con el peciolo; CMSs, contenido de materia seca calculado sin el peciolo; AF, área foliar; Esbeltez, esbeltez de la lámina; LP, longitud del peciolo.

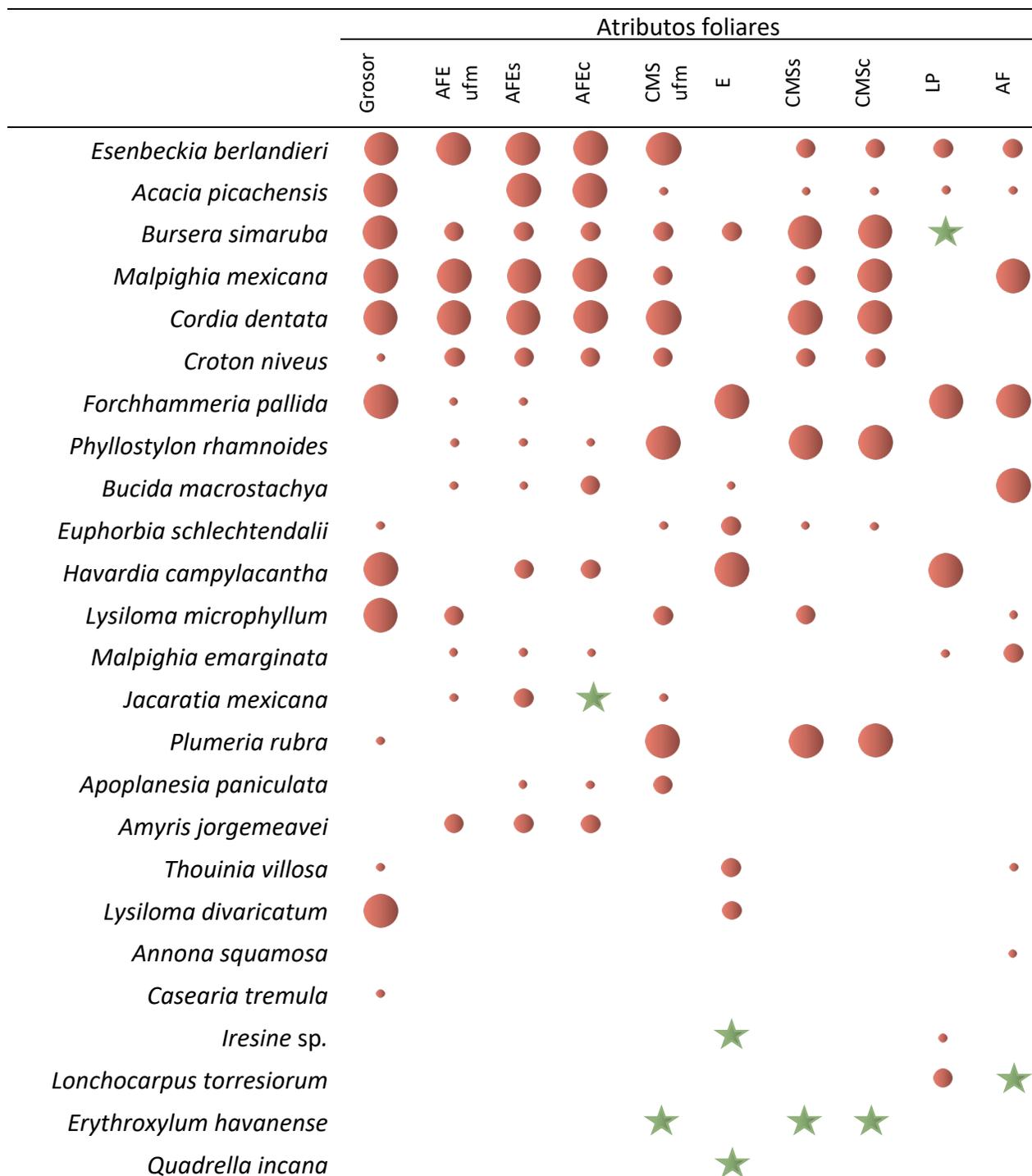


Figura 7. Comparación de 10 atributos foliares en las especies compartidas en dos sustratos (caliza y filita) utilizando la prueba de U de Mann-Whitney. Rasgos: Grosor, grosor foliar; AFEufm, AFE calculada con la unidad fotosintética mínima; AFEs, AFE calculada sin el peciolo; AFEC, AFE calculada con peciolo; CMSufm, CMS calculada con la unidad fotosintética mínima; Esbeltez, esbeltez de la lámina; CMSs, CMS calculada sin el peciolo; CMSc, CMS calculada con el peciolo; LP, longitud del peciolo; AF, área foliar. Los círculos de color magenta representan rasgos que difirieron significativamente entre sustratos para cada especie. El tamaño del círculo denota el grado de significancia: círculo grande, $p < 0.001$; círculo mediano, $p < 0.01$; círculo pequeño, $p < 0.05$; estrella verde, $p < 0.07$.

En este trabajo se decidió también reconocer a los rasgos que difirieron entre sustratos con una significancia marginal (en este caso, $p < 0.07$); con esta consideración, el CMS de *Erythroxyllum havanense* difirió entre sustratos (basado en los tres cálculos) y *Quadrella incana* difirió en la esbeltez de la lámina. Finalmente, se observaron diferencias en el AFE (basadas en uno o dos de los cálculos hechos para el AFE) de otras nueve especies, lo que significa que para 15 especies el resultado mostró un claro efecto del sustrato en el AFE.

Los rasgos funcionales que difirieron significativamente entre sustratos para cada una de las especies compartidas se pueden observar en la Figura 8. En esta figura se omitieron los cálculos de AFEs, AFEufm, CMSs y CMSufm debido a que sus respuestas fueron idénticas a los cálculos tomando en cuenta el peciolo. Casi el mismo número de especies tuvieron grosores mayores en caliza que en filita (9 y 8, respectivamente). Sin embargo, el AFEc en caliza fue mayor en el doble de especies (8) que en el sustrato de filita (4). El patrón inverso al AFEc se pudo observar para el CMSc, pues fue mayor en siete especies en la filita, mientras que únicamente tres especies en caliza tuvieron un CMSc significativamente mayor. La esbeltez de la lámina tuvo un mayor número de especies con valores mayores en caliza (5), mientras que en filita sólo hubo tres especies con valores mayores. Por último, en cuanto a la longitud del peciolo y el área foliar, rasgos íntimamente ligados a la captación de energía lumínica, la gran mayoría de las especies cuyos atributos difirieron de forma significativa entre sustratos tuvieron valores mayores en el sustrato de caliza.

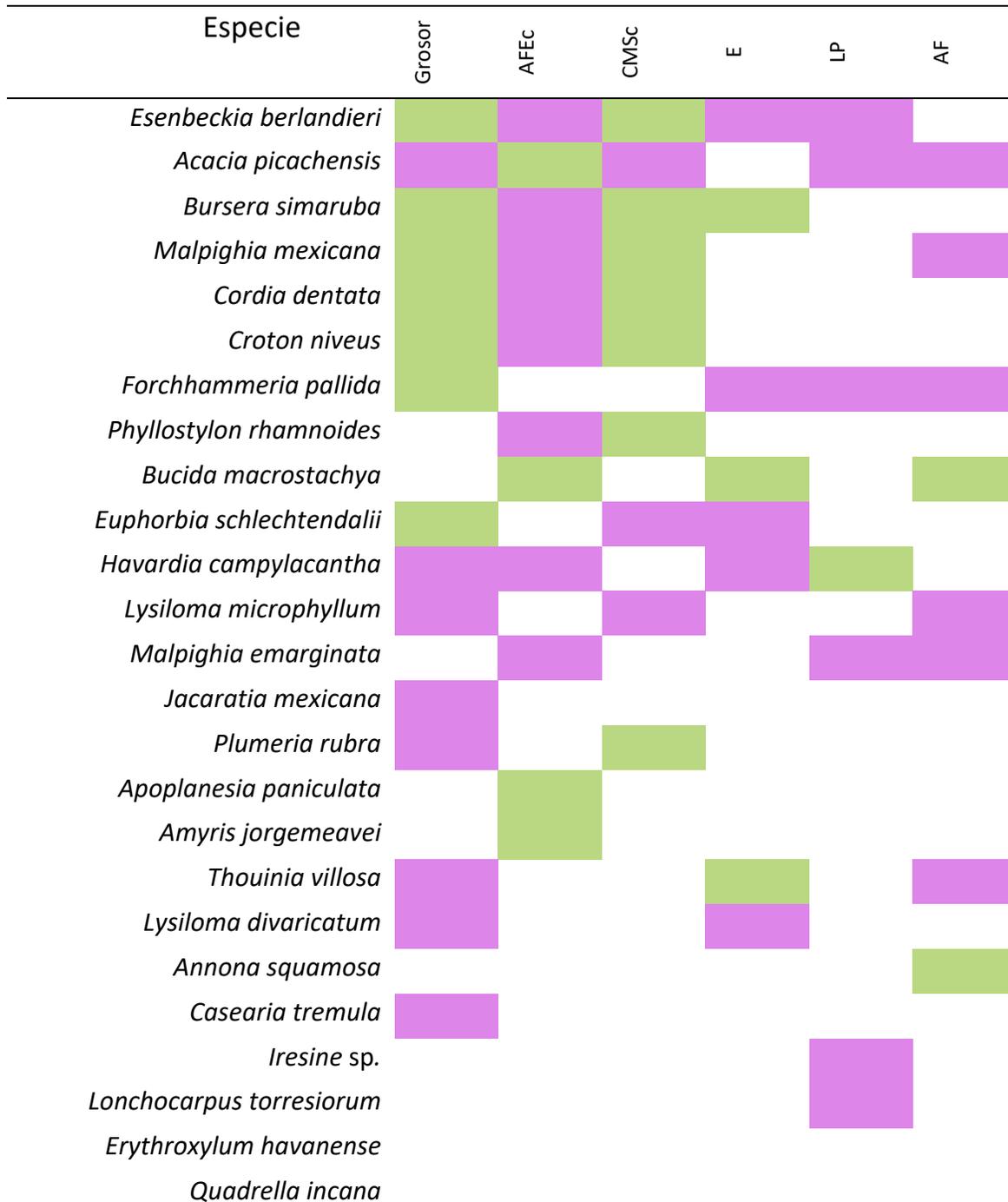


Figura 8. Especies compartidas entre las comunidades estudiadas de bosque tropical caducifolio desarrolladas sobre dos sustratos (caliza y filita), junto con diez rasgos foliares comparados mediante el estadístico *U* de Mann-Whitney. Se muestra en qué sustrato fueron mayores los atributos: el color magenta indica que el atributo fue mayor en el sustrato de la caliza, el verde indica que el atributo fue mayor en el sustrato de la filita. Rasgos: Grosor, grosor foliar; AFEC, AFE calculada con el peciolo; CMSc, CMS calculada con el peciolo; E, esbeltez de la hoja; LP, longitud del peciolo; AF, área foliar.

Capítulo 4. Discusión

El objetivo general de esta tesis fue evaluar si las diferencias entre los sustratos derivados de roca caliza y de filita son suficientemente grandes como para constituir dos ambientes en los que opera un filtrado ambiental diferencial, lo cual podría verse reflejado en los perfiles funcionales foliares de ambas comunidades. En general, los resultados del estudio muestran que los dos sustratos en efecto constituyen dos ambientes de crecimiento distintos, pues difieren en sus variables edafológicas, lo cual se refleja tanto en los perfiles funcionales foliares de ambas comunidades, como a nivel intraespecífico. A continuación, se discuten las particularidades de cada uno de estos hallazgos.

4.1 ¿Representan los sustratos sobre caliza y filita dos ambientes de crecimiento distintos?

Los resultados de las diferencias entre los sustratos de filita y caliza sobre todo en cuanto a los nutrientes clave (*i.e.*, fósforo y nitrógeno) no dejan dudas de que se trata de dos ambientes diferentes de crecimiento para las plantas. Sin embargo, también es cierto que esta diferenciación no representa una divergencia suficientemente grande como para sostener tipos de vegetación diferentes; a pesar de que en la región de Nizanda se han identificado cinco tipos de vegetación terrestre además de la selva baja caducifolia (Pérez-García *et al.*, 2010), esta última comunidad se desarrolla en estos dos sustratos.

Los resultados del PCA mostraron que el sustrato sobre caliza es más homogéneo que el sustrato sobre filita; además, las medias de las variables edáficas, junto con los valores del AICc, sugieren que el primero posee una mayor fertilidad. En este sustrato hubo concentraciones más

altas de calcio y fósforo, así como una mayor conductividad eléctrica, una porosidad ligeramente mayor y un pH más cercano a la neutralidad. Aunque la conductividad eléctrica indica el contenido de sales en el suelo, de también puede ser utilizada como un indicador del contenido de agua en el mismo (Mylavarapu *et al.*, 1993; Brevik *et al.*, 2006). Los suelos derivados de ambos sustratos geológicos se clasifican como suelos no salinos (< 0.7 dS/m, Ayers y Westcot, 1994). La porosidad del suelo rige el movimiento de agua y aire a través del mismo, así como el transporte de nutrientes y la residencia de las raíces y organismos en su interior (Nimmo, 2005). En cuanto al pH, el estudio de Zhalnina *et al.* (2014) encontró evidencia de que tanto la diversidad como la biomasa de la microbiota del suelo aumentan con el pH; de igual forma observaron una correlación entre la riqueza específica vegetal y la biomasa de esta microbiota. Es notable que los coeficientes de variación para tres nutrientes esenciales (N, P, K) fueron mayores en la caliza con respecto a la filita.

Por otra parte, hubo aspectos del suelo para los que no se observaron diferencias entre los sustratos. Por ejemplo, no se observó un efecto del sustrato en la materia orgánica y la humedad gravimétrica de acuerdo con la comparación de modelos basada en el AICc; no obstante, cabe mencionar que las medias de ambas variables fueron mayores en el sustrato de caliza y que para ellas, el modelo que incluyó el sustrato como factor explicativo fue notablemente mejor que el modelo nulo. Análisis recientes realizados en el Laboratorio de Edafología Ambiental de la UNAM muestran que el sustrato de caliza tiene una mayor retención total de agua (César Miguel Talonia, comunicación personal), en coincidencia con los resultados de este estudio. Por el contrario, el sustrato de filita destacó por tener mayores concentraciones de nitrógeno total, amonio y nitratos, lo que indica una mayor disponibilidad de nitrógeno en este ambiente. Al margen de estas diferencias, llama la atención que en el PCA realizado, la segregación de parcelas por sustrato no fue impecable. Esto probablemente se deba a que en la región de estudio el sustrato de caliza se

encuentra sobre el estrato de filita (Pérez-Gutiérrez *et al.*, 2009), lo que posiblemente signifique que en algunas parcelas ambos tipos de roca parental tienen una influencia sobre el suelo, impidiendo en última instancia su segregación nítida. Sería recomendable que en futuros estudios se analicen más ampliamente las propiedades edáficas en estos sitios y en otros a través del paisaje de Nizanda, para intentar resolver esta aparente ambigüedad.

Debido a la evidencia arrojada por los análisis del suelo, podemos concluir que en efecto, cada uno de estos sustratos constituye un ambiente distinto de para las plantas, dadas las importantes diferencias en propiedades edáficas importantes para éstas, lo cual permite que haya un filtrado ambiental diferencial.

4.2 ¿Las diferencias entre sustratos se traducen en una diferenciación funcional de las plantas a nivel comunitario?

La diversidad funcional representada por 1DT y 1DTM en los tres tipos de cálculos fue mayor en la caliza; asimismo, el Et fue mayor en los tres casos para este sustrato. De forma contrastante, M' fue ligeramente mayor en la filita para los tres cálculos: la diferencia más marcada para M' de los dos sustratos fue para el cálculo con peciolo, la diferencia fue ligera en el cálculo sin el peciolo y el cálculo que utilizó la unidad fotosintética mínima fue donde menos se notó esta diferencia, siendo casi imperceptible (0.3164 en filita y 0.3163 en caliza). Con esta información podemos decir que el perfil funcional sobre la filita tiene una dispersión ligeramente mayor en el espacio funcional (la cual aumenta cuando se toma en cuenta el peciolo); sin embargo, el perfil funcional sobre la caliza tiene una distribución más equitativa de las especies en el espacio, lo cual lo vuelve funcionalmente

más heterogéneo que el perfil sobre filita al contrarrestar su menor dispersión. Es por esto que el índice funcional más integrador, 1DTM, es mayor en caliza.

1DTM representa una reducción proporcional de la riqueza debida a una dispersión de especies no perfectamente equitativa en el espacio funcional; por lo tanto, se puede argumentar que los valores obtenidos en este estudio para este índice son bajos, menores a una cuarta parte de la riqueza total, lo que en última instancia sugiere una redundancia funcional alta en ambos sustratos. Esta situación es semejante a la observada por Scheiner *et al.* (2017) en una comunidad de murciélagos tropicales en Manú, Perú: aunque los valores de 1DT reportados por ellos eran más cercanos a la riqueza de especies, los de 1DTM también decrecieron considerablemente, lo cual fue interpretado como un indicio de una alta agregación en cúmulos de especies con respuestas funcionales similares.

Los resultados integrados de este estudio ofrecen un apoyo fuerte a la hipótesis principal planteada, pues las diferencias entre sustratos se tradujeron en diferencias en los perfiles funcionales foliares de ambas comunidades. Sin embargo, fue menos contundente la evidencia relacionada con la segunda hipótesis respecto a que el nivel de restricción ambiental está directamente relacionado con la amplitud del perfil funcional (por lo que se esperaba que el bosque sobre caliza tendría un perfil funcional más diverso con respecto al bosque sobre filita), pues si bien hay bastante certeza de que el sustrato sobre caliza es más benigno, en realidad no lo es en todas las características edáficas evaluadas. El sustrato sobre filita tiene un mayor contenido de nitrógeno en forma de amonio y nitratos, y este macronutriente es fundamental para el crecimiento y desarrollo de las plantas: maximiza su crecimiento y su productividad, y en condiciones adecuadas de disponibilidad de agua, aumenta la tasa fotosintética, la absorción de agua y la eficiencia en el uso de ésta (Nguyen *et al.*, 2017). Esto podría explicar por qué la respuesta de los índices de diversidad se revirtió al ser M' mayor para la filita. A pesar de estas consideraciones, las

diferencias edáficas se vieron reflejadas en una tendencia generalizada de los índices de diversidad funcional de aumento en la comunidad sobre caliza. Asimismo, el hecho de que los coeficientes de variación para tres nutrientes esenciales (N, P, K) haya sido considerablemente mayor en la caliza sugiere que hay una mayor heterogeneidad espacial que permite acomodar más especies y más atributos, traduciéndose en una mayor diversidad funcional. Los resultados de los índices de diversidad concuerdan con el estudio de Cornwell y Ackerly (2009), quienes reportaron una fuerte evidencia de filtrado ambiental por disponibilidad de agua, resultando en una dispersión de atributos funcionales menor a la esperada al disminuir ésta. De igual forma, otros estudios han observado un aumento en la diversidad funcional comunitaria en ambientes con más recursos, suelos más profundos, mayor disponibilidad de agua y temperaturas más benignas (Spasojevic *et al.*, 2013; Ottaviani *et al.*, 2016, Le Bagousse-Pinguet *et al.*, 2017). El estudio de Ding *et al.* (2019) reportó que a lo largo de un gradiente altitudinal en el que disminuyeron tanto el pH del suelo como la temperatura media anual, disminuyeron los índices de diversidad y riqueza funcional al igual que los promedios ponderados comunitarios del AFE y las concentraciones de nitrógeno y fósforo foliar. Con respecto a los filtros ambientales impuestos por la severidad climática, se ha reportado que los bosques tropicales estacionales tienen una diversidad funcional (tomando en cuenta rasgos foliares, de la semilla, el tallo y la altura total) más alta que la esperada con respecto a los bosques templados estacionales en los cuales hay una menor dispersión de atributos funcionales que la esperada dada su riqueza específica (Swenson *et al.*, 2012). Sin embargo, los resultados del trabajo de Šímová *et al.* (2015) indican que condiciones de estrés abiótico no necesariamente limitan la riqueza y la diversidad funcional de manera universal, lo cual contrasta con los resultados de este estudio.

Al analizar los promedios ponderados de cada rasgo funcional en ambos sustratos, observamos que fueron menores al promedio simple en la totalidad de los rasgos. Esto indica que

las especies dominantes de cada sustrato contribuyen al promedio ponderado con valores pequeños en todos los rasgos; por lo tanto, las especies más escasas son las que aumentan el promedio simple, al tener atributos más altos. Los promedios ponderados del AFE y el CMS, rasgos ligados a la captación de recursos (Cunningham *et al.*, 1999; Vendramini *et al.*, 2002; Wright *et al.*, 2004), fueron mayores para el sustrato sobre la filita, al igual que el área foliar y la longitud del peciolo, rasgos íntimamente ligados a la captación lumínica. Este es un resultado interesante, puesto que un AFE mayor está asociado a una mayor benignidad ambiental en cuanto a disponibilidad de recursos y, por el contrario, un mayor CMS está asociado a mayor severidad ambiental (Poorter y De Jong, 1999; Ordóñez *et al.*, 2009; Gotsch *et al.*, 2010; Chaturvedi *et al.*, 2013; Tripathi *et al.*, 2020) y, por la manera en que se calculan, tienden a tener relaciones negativas entre ellos (Pérez-Harguindeguy *et al.*, 2013). Una posible explicación es que algunas especies con alta dominancia estén respondiendo a las concentraciones más altas de nitrógeno en la filita con atributos mayores de AFE, mientras que otras especies dominantes estén respondiendo a una menor cantidad de nutrientes y agua con atributos de CMS mayores. Ordóñez *et al.* (2009) reportaron una correlación positiva entre el AFE y la mineralización de nitrógeno, la cual es una variable proxy de la disponibilidad de nitrógeno en el suelo. Por otro lado, Gong y Gao (2019) observaron una correlación fuerte entre el pH y el AFE de árboles, con los mayores valores de AFE ubicados en un intervalo de pH de 5–6, mismo en el que se encuentra el pH del sustrato sobre la filita.

En contraste, el promedio ponderado del grosor foliar fue mayor en caliza, al igual que la esbeltez de la lámina lo cual es interesante puesto que al igual que la longitud del peciolo, al aumentar la esbeltez, disminuye el autosombreado (Takenaka, 1994). No hay una separación clara entre los atributos ligados a rasgos de captación lumínica y de captación de recursos edáficos con respecto al sustrato.

4.3 ¿La respuesta funcional de las especies al sustrato es homogénea?

Los resultados de este estudio muestran que la diferenciación edáfica entre ambos sustratos afecta de manera distinta a las numerosas especies compartidas entre estas dos comunidades vegetales. Un hallazgo notable es el continuo que se formó desde especies a las cuales no parece afectarles el sustrato sobre el cual crecen, como *Quadrella incana* y *Erythroxylum havanense*, hasta especies que difirieron en casi todos los rasgos funcionales evaluados, como fue el caso de *Esenbeckia berlandieri*. Un análisis preliminar basado en inspección visual y búsqueda de patrones sobre este punto no arrojó ningún resultado revelador, ya que las especies con respuestas similares no se agruparon ni por la densidad de su madera, ni la configuración de sus láminas, el estrato del dosel en el que se desarrollan o su adscripción familiar. Sería deseable formalizar esta búsqueda para concluir de manera más contundente en este aspecto.

Los rasgos foliares que mostraron una asociación más fuerte con el sustrato fueron el grosor de la lámina y el AFE, ya que ambos difirieron significativamente en más de la mitad de las especies compartidas entre sustratos. El grosor de la lámina indica en su extremo más bajo ambientes sombreados y en su extremo más alto, succulencia de las hojas (Vendramini *et al.*, 2002; Lusk *et al.*, 2008), la cual es más común en ecosistemas de regiones cálidas áridas y semiáridas (Gibson, 1996; Mabberley, 1997). Además, este rasgo se correlaciona negativamente con el AFE y es un componente de ésta, pues el AFE está relacionada tanto con la densidad como con el grosor del tejido foliar (Witkowski y Lamont, 1991; Wilson *et al.*, 1991; Craine y Towne, 2010; Kitajima y Poorter, 2010). En Nizanda, las hojas tienen mayor grosor en un número similar de especies en cada sustrato (ver Figura 8). El AFE, por otro lado, es un rasgo funcional muy plástico y depende de la relación que existe en la hoja entre el parénquima foliar y el volumen de las células de este tejido; este rasgo varía con la disponibilidad de luz, nutrientes y agua en el ambiente, así como con

la temperatura y la compactación del suelo (Niinemets *et al.*, 1998; Poorter *et al.*, 2009; Shipley *et al.*, 2016). Por lo tanto, no es sorprendente que la AFE sea uno de los rasgos que mostró más variación en las especies. Es notable que a pesar de que el promedio ponderado comunitario del AFE fue mayor en filita, (*i.e.*, las especies dominantes en este sustrato tienen atributos más altos de AFE con respecto a las de caliza), en el análisis por especie hay mayor número de ellas que tienen un AFE mayor en el sustrato de caliza. Una posible explicación a este hallazgo es que las hojas de plantas que crecen en sustratos con baja disponibilidad de agua tienen menores tasas de expansión, células más compactas y pequeñas, con una fracción menor de espacios de aire, lo que se traduce en una AFE menor (Maximov, 1929; Poorter *et al.*, 2009; Shields, 1950); esta posibilidad es consistente con el hecho de que el AFE sea menor en las especies de filita, dado que la caliza es el sustrato que parece retener más agua. Sin embargo, esto sería válido únicamente para las especies de árboles con raíces someras que obtienen el agua del suelo y no de depósitos de agua a mayor profundidad. El estudio de Castellanos *et al.* (1991) reportó que dos terceras partes de la biomasa de raíces de arbustos, lianas y árboles en el bosque tropical caducifolio de Chamela en Jalisco, se encontraron en la capa de suelo de 0–20 cm de profundidad. En contraste, el estudio de Freycon *et al.* (2014) reportó en dos bosques semidecíduos de la República Centroafricana encontraron que el 95 % de las raíces de *Entandrophragma cylindricum* (una especie de árbol común en este tipo de vegetación), se concentraron en profundidades entre 258 y 564 cm. La relación negativa entre el AFE y el pH, por otro lado, podría estar detrás de los cuatro casos en los que el AFE fue mayor en filita, cuyo pH fue menor que en caliza (Maire *et al.*, 2015).

Después del grosor foliar y del AFE, el rasgo más afectado por el tipo de sustrato fue el CMS, aunque éste sólo difirió en menos de la mitad de las especies compartidas. El análisis de los atributos de las especies compartidas en ambos sustratos mostró que el CMS, a diferencia del AFE, tiende a ser mayor en las parcelas sobre filita, lo cual coincide con el promedio ponderado

comunitario y con la correlación negativa entre estos dos rasgos (Pérez-Harguindeguy *et al.*, 2013). No obstante, este resultado contrasta con la relación negativa del CMS con el nitrógeno disponible en el suelo (Hodgson *et al.*, 2011; Pinho *et al.*, 2018), si bien no se pueden ignorar las excepciones correspondientes a las especies que tuvieron valores de CMS mayores en la caliza. Estos resultados contradictorios muestran la dificultad de hacer generalizaciones sobre relaciones entre los rasgos funcionales foliares y el ambiente.

El área foliar, la esbeltez de la lámina y la longitud del peciolo, rasgos ligados a la captación de energía lumínica, fueron los menos afectados por el cambio entre sustratos, difiriendo en menos de una tercera parte de las especies compartidas. El área foliar es un rasgo más ligado a la identidad específica que el AFE y varía más de forma interespecífica que intraespecífica (Kichenin *et al.*, 2013; Campetella *et al.*, 2019). Por otro lado, una mayor esbeltez de la lámina y mayores longitudes del peciolo son rasgos funcionales que contribuyen a una mayor captación de luz por unidad de área foliar, debido a que reducen la agregación de área foliar alrededor del tallo o rama (Takenaka, 1994; Niinemets, 2004). Específicamente, la longitud del peciolo es un rasgo que al aumentar, disminuye el autosombreado e impacta en el ángulo en el que está dispuesta la lámina (Niklas, 1991). Estos tres rasgos mostraron una tendencia más consistente que los anteriores a ser mayores en las especies sobre caliza.

La respuesta de las especies al tipo de sustrato no fue homogénea: se pudo observar toda una gama de intensidades de respuesta reflejadas en la cantidad de rasgos afectados por el sustrato dependiendo de la especie. Asimismo, al analizar individualmente los rasgos, sólo el AFE y el CMS coinciden en sugerir una mayor benignidad del sustrato sobre caliza.

4.4 Consideraciones metodológicas

En la comparación entre los índices que incluyen los tres tipos de cálculos, tanto del AFE como del CMS, se pudo observar que los resultados son similares. Las tendencias generales son las mismas para los tres y es considerablemente más laborioso tomar las medidas de área y peso de la unidad fotosintética mínima. El cálculo que mostró las mayores diferencias entre sustratos fue el correspondiente a la lámina sin el peciolo, el cual implica el procedimiento de medición más sencillo. Esta comparación es importante debido a que los manuales estandarizados para la medición de rasgos funcionales recomiendan la inclusión del peciolo sin más información al respecto (Cornelissen *et al.* 2003), no hay claridad sobre las razones para incluir o excluirlo (Pérez-Harguideguy *et al.*, 2013) o no se menciona la cuestión en absoluto (Garnier, 2001). Por lo tanto, sugerimos utilizar ya sea este cálculo o el correspondiente a la lámina con el peciolo, pues muestran las mismas tendencias e implican mucho menor tiempo de medición.

Por cuestiones logísticas fue necesario omitir el análisis de la cantidad de nitrógeno y fósforo foliar de las especies de ambas comunidades. Futuros estudios podrían complementar esta tesis al analizar el efecto que el sustrato tiene sobre el contenido de estos nutrientes en las hojas.

4.5 Conclusiones

Los resultados de este estudio proporcionan evidencia que apoya la primera hipótesis del trabajo, debido a que los sustratos geológicos sobre caliza y sobre filita siliciclástica constituyen dos medios de crecimiento distintos. Las diferencias fisicoquímicas entre ellos, constituyen filtros ambientales diferenciales que afectan los perfiles funcionales foliares de las especies de ambas comunidades

vegetales. La falta de nitidez en la segregación de los sitios por tipo de sustrato sugiere que hay puntos en donde los sustratos se mezclan, lo que posiblemente ocasiona un efecto mixto de las rocas parentales sobre los perfiles funcionales foliares. La evidencia relacionada con la segunda hipótesis es menos concluyente, pues el sustrato sobre caliza fue más benigno con respecto a un mayor número de variables edáficas, lo cual se tradujo en que fue la comunidad funcionalmente más diversa en nueve de los 12 índices de diversidad. Sin embargo, el sustrato sobre filita parece tener un contenido mayor de nitrógeno total, lo cual puede contrarrestar en cierta medida su menor benignidad con respecto a las otras variables edáficas. Esto último podría explicar por qué las diferencias en la diversidad funcional de ambas comunidades no son tan grandes o inclusive por qué se revierte este patrón en cuanto a la dispersión funcional.

La respuesta funcional foliar de las especies al tipo de sustrato geológico no fue homogénea; algunas especies fueron afectadas en más rasgos que otras y se pudo observar una gama muy amplia de respuestas. Las tendencias a nivel específico mostraron patrones opuestos con respecto a los promedios ponderados comunitarios en el AFE, el área foliar y la longitud del peciolo. Casi todas las especies, excepto dos, mostraron diferencias en al menos un rasgo foliar, lo que evidencia que el efecto del sustrato trasciende a las especies y afecta a toda la comunidad vegetal.

4.6 ¿Hacia dónde vamos?

Con este trabajo se analizaron y compararon los perfiles funcionales foliares de dos comunidades de bosque tropical caducifolio que se desarrollan sobre dos sustratos geológicos bastante diferentes. Dichos perfiles se construyeron incluyendo casi todos los rasgos funcionales foliares morfológicos más importantes y más estudiados para analizar la respuesta de las hojas a las condiciones

ambientales. Si se complementan estos resultados con un estudio que incluya los efectos del sustrato en la concentración de nitrógeno y fósforo foliar, quedaría completo el análisis de la respuesta funcional de las hojas al tipo de sustrato geológico, aportando información acerca de la palatabilidad de las hojas, así como la relación entre estos contenidos y la disponibilidad de estos nutrientes en el suelo (Kurokawa *et al.*, 2009; Ordóñez *et al.*, 2009). No obstante, para comprender mucho más a fondo la respuesta de las especies del bosque a las diferencias entre sustratos geológicos hace falta analizar también los perfiles funcionales en otras dimensiones, es decir en el tallo y las raíces. En esta tesis se analizó un conjunto básico de variables edáficas que permitieron considerar las características del suelo que más influyen en el crecimiento y el desarrollo de las plantas. Aun así, es posible realizar una comparación más fina entre ambos tipos de sustrato que incluya, por ejemplo, datos sobre la disponibilidad de micronutrientes o inclusive un análisis que tome en cuenta la macro y microbiota del suelo, y las interacciones entre plantas y hongos micorrizógenos (Zhalnina *et al.*, 2014; Van Der Heijden y Scheubin, 2007). Para comprender mejor si la disponibilidad de agua en el suelo tiene un efecto considerable sobre los atributos funcionales foliares e inclusive de otros tipos, en un futuro se podría diseñar un estudio de la distribución de la biomasa de las raíces de los árboles a distintas profundidades del suelo, acompañada de mediciones del potencial hídrico en cada una de éstas. Inclusive se podrían hacer mediciones del rendimiento o estado fisiológico de los individuos de cada especie para evaluar si se encuentran más estresados en el sustrato sobre filita. Todo esto permitirá, en última instancia, acercarnos hacia una comprensión integral de la respuesta funcional de las plantas a los ambientes que ofrecen distintos sustratos geológicos.

Referencias

- Akaike, H. (1974). A new look at the statistical model identification. *IEEE Transactions on Automatic Control*, 19, 716–723.
- Anaya, C.A., Jaramillo, V.J., Martínez-Yrizar, A., García-Oliva, F. (2012). Large rainfall pulses control litter decomposition in a tropical dry forest: evidence from an 8-year study. *Ecosystems*, 15, 652–663.
- Ayers, R.S., Westcot, D.W. (1976). Salinity. En Westcot, D.W. (ed.) *Water quality for agriculture*, pp. 30–45, Roma: FAO.
- Le Bagousse-Pinguet, Y., Gross, N., Maestre, F.T., Maire, V., de Bello, F., Fonseca, C.R., Kattge, J., Valencia, E., Leps, J., Liencourt, P. (2017). Testing the environmental filtering concept in global dryland. *Journal of Ecology*, 105, 1058–1069.
- Bazzaz, F.A. (1991). Habitat selection in plants. *The American Naturalist*, 137, S116–S130.
- Belyea, L.R., Lancaster, J. (1999). Assembly rules within a contingent ecology. *Oikos*, 86, 402–416.
- Blasco, F., Bellan, M.F., Aizpuru, M. (1996). A vegetation map of tropical continental Asia at scale 1:5 million. *Journal of Vegetation Science*, 7, 623–634.
- Bray, R.H., Kurtz, L.T. (1945). Determination of total, organic and available forms of phosphorus in soils. *Soil Science*, 59, 39–46.
- Brevik, E.C., Fenton, T.E., Lazari, A. (2006). Soil electrical conductivity as a function of soil water content and implications for soil mapping. *Precision Agriculture*, 7, 393–404.
- Boerner, R.E.J. (1985). Foliar nutrients dynamics, growth and nutrient use efficiency of *Hammamelis virginiana* in three forest microsites. *Canadian Journal of Botany*, 63, 1476–1481.
- Bouyoucos, G.J. (1962). Hydrometer Method improved for making particle size analysis of soils. *Agronomy Journal*, 54, 464–465.
- Campetella, G., Chelli, S., Wellstein, C., Farris, E., Calvia, G., Simonetti, E., Borsukiesicz, Vanderplank, S., Marignani, M. (2019). Contrasting patterns in leaf traits of Mediterranean shrub communities along an elevation gradient: measurements matter. *Plant Ecology*, 220, 765–776.
- Castellanos, J., Maass, M., Kummerow, J. (1991). Root biomass of a dry deciduous tropical forest in Mexico. *Plant and Soil*, 131, 225–228.
- Chabot, B.F., Jurik, T.W., Chabot, J.F. (1979). Influence of instantaneous and integrated light-flux density on leaf anatomy and photosynthesis. *American Journal of Botany*, 66, 940–945.
- Chapin, F. S. III, Zavaleta, E. S., Eviner, V. T., Naylor, R. L., Vitousek, P.M., Reynolds, H. L., Hooper, D. U., Lavorel, S., Sala, O. E., Hobbie, S. E., Mack, M. C., Díaz, S. (2000). Consequences of changing biodiversity. *Nature*, 405, 234–242.

- Chase, J.M. (2007). Drought mediates the importance of stochastic community assembly. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 30, 17439–17434.
- Chaturvedi, R.K., Raghubanshi, A.S., Singh, J.S. (2011). Plant functional traits with particular reference to tropical deciduous forests: a review. *Journal of Biosciences*, 36, 963–981.
- Chaturvedi, R.K., Raghubanshi, A.S. (2013). Phenotypic plasticity in functional traits of woody species in tropical dry forest. En Valentino, J.B. y Harrelson, P.C. (eds.). *Phenotypic plasticity: Molecular mechanisms, evolutionary significance and impact on speciation*, pp. 35–66, Nueva York: Nova Science Publishers.
- Chave, J., Réjou-Méchain, M., Búrquez, A., Chidumayo, E., Colgan, M. S., Delitti, W. B. C., Duque, A., Eid, T., Fearnside, P. M., Goodman, R. C., Henry, M., Martínez-Yrizar, A., Mugasha, W. A., Muller-Landau, H. C., Mencuccini, M., Nelson, B. W., Ngomanda, A., Nogueira, E. M., Ortíz-Malavassi, E., Péliissier, R., Ploton, P., Ryan, C. M., Saldarriaga, J. G., Vieilledent, G. (2014). Improved allometric models to estimate the aboveground biomass of tropical trees. *Global Change Biology*, 20, 3177–3190.
- CLICOM. (2017). Consultado el 20 de enero de 2020 en: <http://clicommex.cicese.mx/mapa.html>
- Coile, T.S. (1953). Moisture content of small stones in soil. *Soil Science*, 75, 203–207.
- Cornelissen, J.H.C., Lavorel, S., Garnier, E., Díaz, S., Buchmann, N., Gurevich, D.E., Reich, P.B., Steege, H., Morgan, H.D., van der Heijden, G.A., Pausas, J.G., Poorter, H. (2003). A handbook of protocols for standardized and easy measurement of plant functional traits worldwide. *Australian Journal of Botany*, 51, 335–380.
- Cornelissen, J.H.C., Castro-Diez, P., Hunt, R. (1996). Seedling growth, allocation and leaf attributes in a wide range of woody plant species and types. *Journal of Ecology*, 84, 755–765.
- 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.
- Cousin, I., Nicoullaud, B., Coutadeur, C. (2003). Influence of rock fragments on the water retention and water percolation in a calcareous soil. *Catena*, 53, 97–114.
- Craine, J.M., Towne, E.G. (2010). High leaf tissue density grassland species consistently more abundant across topographic and disturbance contrasts in a North American tallgrass prairie. *Plant and Soil*, 337, 193–203.
- Cunningham, S.A., Summerhayes, B., Westoby, M. (1999). Evolutionary divergences in leaf structure and chemistry comparing rainfall and soil nutrient gradients. *Ecological Monographs*, 69, 569–588.
- Del Arco, J.M., Escudero, A., Garrido, M.V. (1991). Effects of site characteristics on nitrogen retranslocation from senescing leaves. *Ecology*, 72, 701–708.
- Delgado, E., Parry, M.A.J., Vadell, J., Lawlor, D.W., Keys, A.J., Medrano, H. (1992). Effect of water stress on photosynthesis, leaf characteristics and productivity of field-grown *Nicotiana tabacum* L. Genotypes selected for survival at low CO₂. *Journal of Experimental Botany*, 43, 1001–1008.

- Díaz, S., Cabido, M. (1997). Plant functional types and ecosystem function in relation to global change. *Journal of Vegetation Science*, 8, 463–474.
- Díaz, S., Marcelo, C., Fernando, C. (1998). Plant functional traits and environmental filters at a regional scale. *Journal of Vegetation Science*, 9, 113–122.
- Ding, Y., Zang, R., Lu, X., Huang, J., Xu, Y. (2019). The effect of environmental filtering on variation in functional diversity along a tropical elevational gradient. *Journal of Vegetation Science*, 30, 973–983.
- 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.
- Fayolle, A., Engelbrecht, B., Freycon, V., Mortier, F., Swaine, M., Réjou-Méchain, M., Doucet, J., Fauvet, N., Cornu, G., Gourlet-Fleury, S. (2012). Geological substrates shape tree species and trait distributions in African moist forests. *PloS One*, 7, e42381.
- Freycon, V., Wonkam, C., Fayolle, A., Laclau, J.P. (2015). Tree roots can penetrate deeply in African semi-deciduous rain forests: evidence from two common soil types. *Journal of Tropical Ecology*, 31, 13–23.
- Funk, J.L., Larson, J.E., Ames, G.M., Butterfield, B.C., Cavender-Bares, J., Firm, J., Laughlin, D.C., Sutton-Grier, A.E., Williams, L., Wright, J. (2016). Revisiting the Holy Grail: using plant functional traits to understand ecological processes. *Biological Reviews*, 92, 1156–1173.
- García, E. (1973). *Modificaciones al sistema de clasificación de Köppen (para adaptarlo a las condiciones de la República Mexicana)*, Pp. 263, México, D.F.: Universidad Nacional Autónoma de México.
- Garnier, E., Shipley, B., Roumet, C., Laurent, G. (2001). A standardized protocol for the determination of specific leaf area and leaf dry matter content. *Functional Ecology*, 15, 688–695.
- Gerrard, J.G. (1992). *Soil geomorphology: an integration of pedology and geomorphology*, Pp. 263, Londres: Chapman & Hall.
- Gibson, A.C. (1996). *Structure-function relations of warm desert plants*, Pp. 215, Berlin: Springer.
- Gitay, H., Noble, I.R. (1997). What are functional types and how should we seek them? En Smith, T.M., Shugart, H.H. y Woodward, F.I. (eds.). *Plant functional types, the ecosystem properties and global change*, pp. 3–19, Cambridge: Cambridge University Press.
- Givnish, T.J. (1984). Leaf canopy adaptations in tropical forests. En Medina, E., Mooney, H.A., Vázquez-Yanes, C. (eds.). *Physiological ecology of plants of the wet tropics*, Pp. 243, La Haya: Dr. W. Junk Publishers.
- Givnish, T.J. (1987). Comparative studies of leaf form: assessing the relative roles of selective pressures and phylogenetic constraints. *New Phytologist*, 106, 131–160.
- Gong, H., Gao, J. (2019). Soil and climatic drivers of plant SLA (specific leaf area). *Global Ecology and Conservation*, 20, e00696.
- Gotsch, S.G., Powers, J.S., Lerdau, M.T. (2010). Leaf traits and water relations of 12 evergreen

- species in Costa Rican wet and dry forests: patterns of intra-specific variation across forests and seasons. *Plant Ecology*, 211, 133–146.
- Gourlet-Fleury, S., Rossi, V., Rejou-Mechain, M., Freycon, V., Fayolle, A., Saint-André, L., Cornu, G., Gérard, J., Sarrailh, J-M., Flores, O., Baya, F., Billand, A., Fauvet, N., Gally, M., Henry, M., Hubert, D., Pasquier, A., Picard, N. (2011). Environmental filtering of dense-wooded species controls above-ground biomass stored in African moist forests. *Journal of Ecology*, 99, 981–990.
- Govindjee, W. J. (1982). Energy conversion by plants and bacteria, En Govindjee (ed.). *Photosynthesis* Vol. 1., pp. 1–16, Nueva York: Academic Press.
- Gurevitch, J., Scheiner, S.M., Fox, G.A. (2006). *The Ecology of Plants*, Pp. 574, Sunderland: Sinauer.
- Hanson, C.T., Blevins, R.L. (1979). Soil water in coarse fragments. *Soil Science Society of America Journal*, 43, 819–820.
- Hodgson, J.G., Wilson, P.J., Hunt, R., Grime, J.P., Thompson, K. (1999). Allocating C-S-R plant functional types: a soft approach to a hard problem. *Oikos*, 85, 282–294.
- Hodgson, J.G., Monserrat-Martí, G., Charles, M., Jones, G., Wilson, P., Shipley, B., Sharafi, M., Cerabolini, B.E.L., Cornelissen, J.H.C., Band, S.R., Bogard, A., Castro-Díez, P., Guerrero-Campo, J., Palmer, C., Pérez-Rontomé, M.C., Carter, G., Hynd, A., Romo-Díez, A., de Torres Espuny, L., Royo Pla, F. (2011). Is leaf dry matter content a better predictor of soil fertility than specific leaf area? *Annals of Botany*, 108, 1337–1345.
- Hutchinson, G.E. (1957). Concluding remarks. *Cold Spring Harbor Symposia on Quantitative Biology*, 22, 415–427.
- Janzen, D.H. (1988). Tropical Dry Forests. En Wilson, E.O, y Peter, F.M., (eds.). *Biodiversity*, pp. 130–137. Washington D.C.: National Academy Press.
- Jaramillo, V., Martínez-Yrizar, A., Sanford, R. (2011). Primary productivity and biogeochemistry of seasonally dry tropical forests. En Dirzo, R., Young, S.H., Ceballos, G., Mooney, H., (eds.). *Seasonally dry tropical forests ecology and conservation*, pp. 109–128. Washington D.C.: Island Press.
- Jones, D.P., Graham, R. C. (1993). Water-holding characteristics of weathered granitic rock in chaparral and forest ecosystems. *Soil Science Society of America Journal*, 57, 256–261.
- Keddy, P.A. (1992). Assembly and response rules: two goals for predictive community ecology. *Journal of Vegetation Science*, 3, 157–164.
- Kichenin, E., Wardle, D.A., Peltzer, D.A., Morse, C.W., Freschet, G.T. (2013). Contrasting effects of plant inter- and intraspecific variation on community-level trait measures along an environmental gradient. *Functional Ecology*, 27, 1254–1261.
- Kitajima, K., Poorter, L. Tissue-level leaf toughness, but not lamina thickness, predicts sapling leaf lifespan and shade tolerance of tropical tree species. *New Phytologist*, 186, 708–721.
- Kost, J.A., Boerner, R.E.J. (1985). Foliar nutrient dynamics and nutrient use efficiency in *Cornus florida*. *Oecologia*, 66, 602–606.

- Kottek, M., Grieser, J., Beck, C., Rudolf, B., Rubel, F. (2006). World map of the Köppen-Geiger climate classification updated. *Meteorologische Zeitschrift*, 15, 259–263.
- Kraft, N.J.B., Ackerly, D.D. (2014). Assembly of plant communities, En Monson, R.K. (ed.), *Ecology and the Environment*, pp. 67–88, Nueva York: Springer.
- Kurokawa, H., Peltzer, D.A., Wardle, D.A. (2009). Plant traits, leaf palatability and litter decomposability for co-occurring woody species differing in invasion status and nitrogen fixation ability. *Functional Ecology*, 24, 513–523.
- Laliberté, E., Zemunik, G., Turner, B.L. (2014). Environmental filtering explains variation in plant diversity along resource gradients. *Science*, 345, 1602–1605.
- Lambers, H., Poorter, H. (1992). Higher plants: a search for physiological causes and ecological consequences. *Advances in Ecological Research*, 23, 187–261.
- Larcher, W. (2003). *Physiological Plant Ecology: Ecophysiology and Stress Physiology of functional groups*. 4ta edición. Nueva York: Springer.
- Larcher, W. (2010). Survival types of high mountain plants under extreme temperatures. *Flora-Morphology, Distribution, Functional Ecology of Plants*, 205, 3–18.
- 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 and Evolution*, 12, 474–478
- Lebrija-Trejos, E., Pérez-García, 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.
- López-Olvera, I. (2005). *Patrones de morfología foliar y formas de crecimiento de las Fabaceae en la región de Nizanda (Oaxaca), México* (Tesis de Licenciatura en Biología). Universidad Nacional Autónoma de México, México, D.F., México.
- Lortie C.J., Brooker, R.W., Choler, P., Kikvidze, Z., Michalet, R., Pugnaire, F.I., Callaway, R.M. (2004). Rethinking plant community theory. *Oikos*, 107, 433–438.
- Lusk, C.G., Reich, P.B., Montgomery, R.A., Ackerly, D.D., Cavender-Bares, J. (2008). Why are evergreen leaves so contrary about shade? *Trends in Ecology and Evolution*, 23, 299–303.
- Maas, M., Burgos, A. (2011). Water dynamics at the ecosystem level in seasonally dry tropical forests. En Dirzo, R., Mooney, H.A., Ceballos, G. (eds.). *Seasonally dry tropical forest ecology and conservation*, pp. 142–156, Washington DC: Island Press.
- Maire, V., Wright I.J., Prentice, C.I., Batjes, N.H., Bhaskar, R., van Bodegom, P.M., Cornwell, W.K., Ellsworth, D., Niinemets, Ü, Ordóñez, A., Reich, P.B., Santiago, L.S. (2015). Global effects of soil and climate on leaf photosynthetic traits and rates. *Global Ecology and Biogeography*, 24, 706–717.
- Martinelli, L.A., Almeida, S., Brown, I.F., Moreira, M.Z., Victoria, R.L., Giloso, S., Ferreira, C.A.C., Thomas, W.W. (2000). Variation in nutrient distribution and potential nutrient losses by selective logging in a humid tropical forest of Rodônia, Brazil. *Biotropica*, 32, 597–613.
- Mason, N.W.H., Mouillot, D., Lee, W.G., Wilson, J.B. (2005). Functional richness, functional

- evenness and functional divergence: the primary components of functional diversity. *Oikos*, 111, 112–118.
- Maximov, N.A. (1929). *The plant in relation to water: a study of the physiological basis of drought resistance*, Pp. 236 Londres: Allen & Unwin.
- Menaut, J.C., Lepage, M. y Abbadie, L. (1995). Savannas, woodlands and dry forests in Africa, En Bullock, S.H., Mooney H.A., Medina, E. (ed.). *Seasonally dry tropical forests*, pp. 64–88, Cambridge: Cambridge University Press.
- Milla, R., Reich, P.B. (2007). The scaling of leaf area and mass: the cost of light interception increases with leaf size. *Proceedings of the Royal Society*, 274, 2109–2114.
- Minoletti, M.L., Boerner, R.E.J. (1994). Drought and site fertility effects on foliar nitrogen and phosphorus dynamics and nutrient resorption by the forest understory shrub *Viburnum acerifolium*. *The American Midland Naturalist*, 131, 109–119.
- 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.
- Mooney, H.A., Bullock, S.H., Medina, E. (1995). Introduction. En Bullock, S.H., Mooney H.A. y Medina, E. (eds.). *Seasonally dry tropical forests*, pp. 1–8, Cambridge: Cambridge University Press.
- Muñoz-Avilés, R. (2015). *Dinámica de la estructura y la diversidad de un bosque tropical caducifolio del Istmo de Tehuantepec, Oaxaca, México* (Tesis de Licenciatura en Biología). Universidad Nacional Autónoma de México, Ciudad de México, México.
- Murphy, P.G., Lugo, A.E. (1986). Ecology of tropical dry forest. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 17, 67–88.
- Murphy, P.G., Lugo, A.E. (1995). Dry forests of Central America and the Caribbean, En Bullock, S.H., Mooney H.A. y Medina, E. (eds.). *Seasonally dry tropical forests*, pp. 9–29, Cambridge: Cambridge University Press.
- Mylavarapu, R., Bergeron, J., Wilkinson, N. (1993). Soil pH and electrical conductivity: a county extension soil laboratory manual, consultado el 17 de marzo de 2020 en: <https://edis.ifas.ufl.edu/pdf/SS/SS11800.pdf>.
- Nguyen, G.N., Joshi, S., Kant, S. (2017). Water availability and nitrogen use in plants: effects, interaction, and underlying molecular mechanisms. En Hossain, M.A., Kamiya, T., Burrit, D.J., Tran, L.P. y Fujiwara, T., (eds.). *Plant macronutrient use efficiency, Molecular and genomic perspectives in crop plant*, pp. 233–243, Londres: Academic Press.
- Niinemets, Ü, Afas, N.A., 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, Kull, O., Tenhunen, J.D. (2004). Within canopy variation in the rate of development of photosynthetic capacity is proportional to integrated quantum flux density in temperate deciduous trees. *Plant, Cell & Environment*, 27, 293–313.
- Niklas, K.J. (1991). The elastic moduli and mechanics of *Populus tremuloides* (Salicaceae) petioles in bending and torsion. *American Journal of Botany*, 78, 989–996.

- Nimmo, J.R. (2005). Porosity and pore-size distribution, En Hillel, D. (ed.). *Encyclopedia of soils in the environment*, pp. 295–303, Londres: Academic Press.
- Ordoñez, J.C., Bodegom, P.M., Witte, J.P.M., Wright, I.J., Reich, P.B., Aerts, R. (2009). A global study of relationships between leaf traits, climate and soil measures of nutrient fertility. *Global Ecology and Biogeography*, 18, 137–149.
- Ottaviani, G., Marcantonio, M., Mucina, L. (2015). Soil depth shapes plant functional diversity in granite outcrops vegetation of Southwestern Australia. *Plant Ecology and Diversity*, 9, 263–276.
- Pavoine, S., Vela, E., Gachet, S., de Bélair, G., Bonsall, M.B. (2011). Linking patterns in phylogeny, traits, abiotic variables and space: a novel approach to linking environmental filtering and plant community assembly. *Journal of Ecology*, 99, 165–175.
- Pennington, R.T., Lavin, M., Oliveira-Filho, A. (2009). Woody plant diversity, evolution, and ecology in the tropics: perspectives from seasonally dry tropical forests. *Annual Review of Ecology, Evolution and Systematics*, 40, 437–457.
- Pérez-García, E.A., Meave, J., Gallardo, C. (2001). Vegetación y flora de la región de Nizanda, Istmo de Tehuantepec, Oaxaca, México. *Acta Botanica Mexicana*, 56, 19–88.
- Pérez-García, E.A., Meave, J. (2004). Heterogeneity of xerophytic vegetation of limestone outcrops in a tropical deciduous forest region in southern Mexico. *Plant Ecology*, 175, 147–163.
- Pérez-García, E.A., Meave, J.A., Villaseñor, J.L., Gallardo-Cruz, J.A., Lebrija-Trejos, E.E. (2010). Vegetation heterogeneity and life-strategy diversity in the flora of the heterogeneous landscape of Nizanda, Oaxaca, Mexico. *Folia Geobotanica*, 45, 143–161.
- Pérez-Gutiérrez, R., Solari, L.A., Gómez-Tuena, A., Valencia, V.A. (2009). El terreno Cuicateco: ¿Cuenca oceánica con influencia de subducción del Cretácico superior en el sur de México? Nuevos datos estructurales, geoquímicos y geocronológicos. *Revista Mexicana de Ciencias Geológicas*, 26, 222–242.
- 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, and Environment*, 36, 405–418.
- Pinho, B.X., Lopes de Melo, F.P., Arroyo-Rodríguez, V. (2016). Soil-mediated filtering organizes tree assemblages in regenerating tropical forests. *Journal of Ecology*, 106, 137–147.
- Pérez-Harguindeguy, N., Díaz, S., Garnier, E., Lavorel, S., Poorter, H., Jaureguiberry, P., Bret-Harte, M.S., Cornwell, W.K., Craine, J.M., Gurvich, D.E., Urcelay, C., Veneklaas, E.J., Reich, P.B., Poorter, L., Wright, J., Ray, P., Enrico, L., Pausas, J.G., de Vos, A.C., Buchmann, N., Funes, G., Quétier, F., Hodgson, J.G., Thompson, K., Morgan, H.D., Steege, H., van der Heijden, M.G.A., Sack, L., Blonder, B., Poschlod, P., Vaieretti, M.V., Conti, G., Staver, A.C., Aquino, S., Cornelissen, J.H.C. (2013). New handbook for standardized measurement of plant functional traits worldwide. *Australian Journal of Botany*, 61, 167–234.

- Poorter, H., Remkes, C. (1990). Leaf area ratio and net assimilation rate of 24 wild species differing in relative growth rate. *Oecologia*, 83, 553–559.
- Poorter, H., Bergkotte, M. (1992). Chemical composition of 24 wild species differing in relative growth rate. *Plant, Cell & Environment*, 15, 221–229.
- Poorter, H., De Jong, R. (1999). A comparison of specific leaf area, chemical composition and leaf construction costs of field plants from 15 habitats differing in productivity. *New Phytologist*, 143, 163–176.
- Poorter, H., Niinemets, Ülo, Poorter, Lourens, Wright, I.J., Villar, R. (2009). Causes and consequences of variation in leaf mass per area (LMA): a meta-analysis. *New Phytologist*, 182, 565–588.
- Reich, P.B., Walters, M.B., Ellsworth, D. (1997). From tropics to tundra: global convergence in plant functioning. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the USA*, 94, 13730–13734.
- Reich, P.B., Ellsworth, D.S., Walters, M.B., Vose, J.M., Gresham, C., Volin, J.C., Bowman, W.D. (1999). Generality of leaf trait relationships: a test across six biomes, *Ecology*, 80, 1955–1969.
- Rentería, L.Y., Jaramillo, V.J., Martínez-Yrizar, A., Pérez-Jiménez, A. (2005). Nitrogen and phosphorus resorption in trees of a Mexican tropical dry forest. *Trees*, 19, 431–441.
- Roa-Fuentes, L.L., Templer, P.H., Campo, J. (2015). Effects of precipitation regime and soil nitrogen on leaf traits in seasonally dry tropical forests of the Yucatan Peninsula, Mexico. *Oecologia*, 179, 585–597.
- Rosenfeld, J.S. (2002). Functional redundancy in ecology and conservation. *Oikos*, 98, 156–162.
- Ruben, M., Reich, P.B. (2007). The scaling of leaf area and mass: the cost of light interception increases with leaf size. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 274, 2109–2115.
- Rzedowski, J. (1978). *Vegetación de México*. México D.F.: Comisión nacional para el conocimiento y uso de la biodiversidad (LIMUSA).
- Salgado, N.B., Paz, H. (2016). Escalando de los rasgos funcionales a procesos poblacionales, comunitarios y ecosistémicos, En Salgado, N.B. (ed.). *La ecología funcional como aproximación al estudio, manejo y conservación de la biodiversidad: Protocolos y aplicaciones*, pp. 12–36, Bogotá: Instituto Humboldt.
- Sánchez, P.A. (1976). Properties and management of soils in the tropics. Pp. 618, Nueva York: John Wiley and Sons.
- Sánchez, D.J. (2015). *Patrones de morfología foliar a lo largo de un gradiente altitudinal extenso* (Tesis de Licenciatura en Biología). Universidad Nacional Autónoma de México, Los Reyes Iztacala, México.
- Scheiner, S.M., Kosman, E., Presley, S.J., Willig, M. (2017). Decomposing functional diversity. *Methods in Ecology and Evolution*, 8, 809–820.

- Scheublin, T.R., Van Logtestijn, R.S.P., Van der Heijden, M.G.A. (2007). Presence and identity of arbuscular mycorrhizal fungi influence competitive interactions between plant species. *Journal of Ecology*, 95, 631–638.
- Shipley, B., De Bello, F., Cornelissen, J.H.C., Laliberté, E. (2016). Reinforcing loose foundation stones in trait-based plant ecology. *Oecologia*, 180, 923–931.
- Simova, I., Violle, C., Kraft, N.J.B., Storch, D., Svenning, J., Boyle, B., Donoghue II, J.C., Jørgensen, P., McGill, B.J., Morueta-Holme, N, Piel, W.H., Peet, R.K., Regetz, J., Schildhauer, M., Spencer, N., Thiers, B., Wisser, S., Enquist, B.J. (2015). Shifts in trait means and variances in North American tree assemblages: species richness patterns are loosely related to the functional space. *Ecography*, 38, 649–658.
- Singh, J.S., Raghubanshi, A.S., Singh, R.S., Srivastava, S.C. (1989). Microbial biomass acts as a source of plant nutrients in dry tropical forest and savanna. *Nature*, 338, 449–500.
- Spasojevic, M.J., Grace, J.B., Harrison, S., Damschen, E.I. (2013). Functional diversity supports the physiological tolerance hypothesis for plant species richness along climatic gradients. *Journal of Ecology*, 102, 447–455.
- Stone, E.L., Kalisz, P.J. (1991). On the maximum extent of tree roots. *Forest Ecology and Management*, 46, 59–102.
- Strickland, J.D.H., Parsons, T.R. (1972). *A practical handbook of seawater analysis*, Pp.328, Ottawa: Fisheries Research Board of Canada.
- Swaine, M.D. y Whitmore, T.C. (1988). On the definition of ecological species groups in tropical rain forests. *Plant Ecology*, 75, 81–86.
- Swenson, N.G., Enquist, B.J., Pither, J., Kerkhoff, A.J., Boyle, B., Weiser, M.D., Elser, J.J., Fagan, W.F., Forero-Montaña, J., Fyllas, N., Kraft, N.J.B., Lake, J.K., Moles, A.T., Patiño, S., Phillips, O.L., Price, C.A., Reich, P.B., Quesada, C.A., Stegen, J.C., Valencia, R., Wright, I.J., Wright, S.J., Andelman, S., Jørgensen, P.M., Lacher Jr, T.E., Monteagudo, A., Núñez-Vargas, M.P., Vasquez-Martínez, R., Nolting, K.M. (2012). The biogeography and filtering of woody plant functional diversity in North and South America. *Global Ecology and Biogeography*, 21, 798–808.
- Takenaka, A. (1994). Effects of leaf blade narrowness and petiole length on the light capture efficiency of a shoot. *Ecological Research*, 9, 109–144.
- Tilman, D., (2000). Causes, consequences and ethics of biodiversity. *Nature*, 405, 208–211.
- Tripathi, S., Bhadouria, R., Srivastava, P., Devi, R.S., Chaturvedi, R., Raghubanshi, A.S. (2020). Effects of light availability on leaf attributes and seedling growth of four tree species in tropical dry forest. *Ecological Processes*, 9, 1–16.
- Tyree, M.T., Ewers, F. (1991). The hydraulic architecture of trees and other woody plants. *New Phytologist*, 199, 345–360.
- Tyree, M.T. (2003). The ascent of water. *Nature*, 423, 923–923.
- Vendramini, F., Díaz, S., Gurvich, D.E., Wilson, P.J., Thompson, K., Hodgson, J.G. (2002). Leaf traits as indicators of resource-use strategy in floras with succulent species. *New Phytologist*, 154, 147–157.

- Villéger, S., Mason, N.W.H., Mouillot, D. (2008). New multidimensional functional diversity indices for a multifaceted framework in functional ecology. *Ecology*, 89, 2290–2301.
- Violle, C., Navas, M.L., Vile, D., Kazakou, E., Fortunel, C., Hummel, I. y Garnier, E. (2007). Let the concept of trait be functional! *Oikos*, 116, 882–892.
- Walker, B. (1992). Biodiversity and ecological redundancy. *Conservation Biology*, 6, 18–23.
- Weiher, E., Clarke, G.D.P., Keddy, P.A. (1998). Community assembly rules, morphological dispersion, and the coexistence of plant species. *Oikos*, 81, 309–322.
- Werden, L.K., Becknell, J.M., Powers, J.S. (2018). Edaphic factors, sucesional status, and functional traits drive habitat associations of trees in naturally regenerating tropical dry forests. *Functional Ecology*, 32, 2766–2776.
- Westoby, M. (1998). A leaf-height-seed (LHS) plant ecology strategy scheme. *Plant and Soil*, 199, 213–227.
- Wilson, P.J., Thompson, K., Hodgson, J.G. (1999). Specific leaf area and leaf dry matter content as alternative predictors of plant strategies. *New Phytologist*, 143, 155–162.
- Witkowski, E.T.F., Lamont, B.B. (1991). Leaf specific mass confounds leaf density and thickness. *Oecologia*, 88, 486–493.
- Wright, I.J., Reich, P.B. y Westoby, M. (2001). Strategy shifts in leaf physiology, structure and nutrient content between species of high- and low-rainfall and high- and low-nutrient habitats. *Functional Ecology*, 15, 423–434.
- Wright, I.J., Reich, P.B., Westoby, M., Acjerk, D., Baruch, Z., Bongers, F., Cavender-Bares, J., Chapin, T., Cornelissen, J.H.C., Diemer, M., Flexas, J., Garnier, E., Groom, P., Gullas, J., Hikosaka, K., Lamont, B.B., Lee, T., Lee, W., Lusk, C., Midgley, J.J., Navas, M., Niinemets, Ü., Thomas, S.C., Tjoelker, M.G., Veneklaas, E.J. y Villar, R. (2004). The worldwide leaf economics spectrum. *Nature*, 428, 821–827.
- Yun, J.I y Taylor, S.E. (1986). Adaptive implications of leaf thickness for sun and shade-grown *Abutilon theophrasti*. *Ecology*, 67, 1314–1318.
- Zhalnina, K., Dias, R., Dörr de Quadros, P., Davis-Richardson, A., Camargo, F.A.O., Clark, I.M., McGrath, S.P., Hirsch, P.R., Triplett, E.W. (2014). Soil pH determines microbial diversity and composition in the Park Grass Experiment. *Microbial Ecology*, 69, 395–406.

Anexo I. Métodos para las pruebas edafológicas en el laboratorio.

I.1 Densidad real y aparente

Cada una de las 14 individuales provenientes de la colecta con el cilindro de 100 cm³, fue vertida dentro de una caja Petri y se pesó en una balanza analítica (Precisa, XT120A). Posteriormente dichas cajas se pusieron a secar dentro de un horno a 105 °C durante una noche, con la finalidad de que el agua del sustrato se evaporara. Una vez secas se volvieron a pesar en la balanza. La densidad aparente se calculó restando el peso seco del peso fresco del suelo y dividiéndolo entre el volumen del cilindro o sea 100 cm³. El porcentaje de humedad gravimétrica se calculó con la siguiente fórmula:

$$\% \text{ Humedad gravimétrica} = \frac{P_f - P_s}{P_f} \times 100$$

Donde:

P_f: Peso fresco del suelo

P_s: Peso seco del suelo

La densidad real se determinó con el método del picnómetro, tomando cuatro pesos distintos; el peso del picnómetro vacío, el peso del picnómetro tapado y lleno hasta 1/3 con suelo, el peso del picnómetro tapado lleno de suelo y aforado con agua hervida, y por último el peso del picnómetro tapado y aforado con agua. Este procedimiento se realizó con las 14 muestras cada una con un duplicado, dos blancos y una muestra patrón por duplicado. La densidad real de las muestras se calculó con la siguiente fórmula:

$$DR = \frac{p2 - p1}{(p2 - p1) - (p3 - p4)}$$

Donde:

DR= densidad real

p1= picnómetro vacío con tapón

p2= picnómetro con suelo a 1/3

p3= picnómetro tapado con suelo aforado

p4= picnómetro aforado con agua

Utilizando la densidad aparente y la densidad real se calculó el volumen de poros con la siguiente fórmula:

$$VP = \frac{1 - DA}{DR} \times 100$$

Donde:

VP= volumen de poros

DA= densidad aparente

DR= densidad real

I.2 Determinación de cationes intercambiables por extracción con acetato de amonio 1N pH 7

Para esta prueba y las siguientes se utilizaron las muestras de suelo mixtas previamente secadas en el horno a 105 °C durante una noche. Se pesaron 2 g de suelo de cada muestra en tubos de 50 ml, incluyendo 2 blancos de reactivos y la muestra patrón (MP) por duplicado en cada tanda. Se agregaron 16 ml de acetato de amonio 1 N a pH 7 y se agitaron durante 10 min. Se centrifugaron a 2500 rpm durante 5 min (o hasta que el sobrenadante quedó transparente). Se filtró el sobrenadante en un tubo de 50 ml. El procedimiento de extracción se repitió 2 veces más (en la última lavada se agregaron 18 ml en vez de 16 para completar los 50 ml). Para las determinaciones de Ca²⁺ y Mg²⁺, se hicieron diluciones con el dilutor automático (1:200), utilizando una solución de lantano al 0.5 %. Se hizo la determinación en el espectrofotómetro de absorción atómica.

I.2.1 Determinación de calcio

Se preparó una curva con 0, 1, 2, 4 y 6 mg/l de Ca: se pesó un volumen de 1 ml de la solución de 1000 mg/l de calcio en tubo de 15 ml con agua destilada aforando con peso a 10 ml de cloruro de lantano al 0.5%, lo cual resultó en una solución de 100 mg /l. De esta solución se pesaron 0, 0.5, 1, 2 y 4 ml que se colocaron en tubos de 50 ml. Se agregaron 50 ml de cloruro de lantano al 0.5%. Posteriormente se agregó acetato de amonio en una concentración equivalente a la concentración requerida de la muestra. Para diluciones de 1:100 o mayores, se preparó la curva únicamente con agua y cloruro de lantano al 0.5 %. Se hizo la determinación en el espectrofotómetro de absorción atómica.

I.2.2 Determinación de magnesio

Se preparó una curva con 0, 0.1, 0.3, 0.5, 0.7 y 1.0 mg/l de Mg, para la cual se pesó un volumen de 1 ml de la solución de 1000 mg/l de magnesio en un tubo de 15 ml con agua destilada y se aforó con peso a 10 ml de cloruro de lantano al 0.5 %, resultando en una solución de 100 mg /l. Se pesó un volumen de 1 ml de la solución de 100 mg/l de magnesio en un tubo de 15 ml con agua destilada, lo cual resultó en una solución de 10 mg/l. Se agregaron cloruro de lantano y acetato de amonio de la misma manera que para la curva de calcio. Se hizo la determinación en el espectrofotómetro de absorción atómica.

I.2.3 Determinación de sodio y potasio

Se preparó una curva de calibración de 0, 1, 2, 4, 6, 8 y 10 mg/l de Na⁺ y K⁺, para lo cual se colocaron en tubos de 50 ml, 0, 0.5, 1, 2, 3, 4 y 5 ml de la solución de 100 mg/l de sodio y de potasio. Se agregó una solución de acetato de amonio equivalente a la concentración requerida, añadiendo solución de cloruro de cesio al 0.1 %. Se obtuvieron las lecturas en un espectrofotómetro de emisión. Se emplearon las siguientes fórmulas para obtener las unidades de cmol(+)/kg:

$$\text{Ca mg/kg} = \frac{\text{lectura (mg/l)} \times \text{aforo (ml)} \times \text{diulción (ml)}}{\text{peso del suelo (g)}} \quad \text{Ca cmol(+)/kg} = \frac{\text{Ca (mg/kg)}}{200.4}$$

$$\text{Mg mg/kg} = \frac{\text{lectura (mg/l)} \times \text{aforo (ml)} \times \text{diulción (ml)}}{\text{peso del suelo (g)}} \quad \text{Mg cmol(+)/kg} = \frac{\text{Mg (mg/kg)}}{121.5}$$

$$\text{Na mg/kg} = \frac{\text{lectura (mg/l)} \times \text{aforo (ml)} \times \text{dilución (ml)}}{\text{peso del suelo (g)}} \quad \text{Na cmol(+)/kg} = \frac{\text{Na (mg/kg)}}{230}$$

$$\text{K mg/kg} = \frac{\text{lectura (mg/l)} \times \text{aforo (ml)} \times \text{dilución (ml)}}{\text{peso del suelo (g)}} \quad \text{K cmol(+)/kg} = \frac{\text{K (mg/kg)}}{391}$$

I.3 Determinación de fósforo disponible (método de Bray-Kurtz), usando ácido ascórbico como reductor

De cada muestra se pesó 1 g de suelo por duplicado en un tubo de 10 o 15 ml, incluyendo la muestra patrón por duplicado y dos blancos. Se agregaron 7 ml de solución extractora (NH₄F al 0.03 M y HCl a 0.025 M). Se taparon con parafilm y se agitaron manualmente durante un minuto. Inmediatamente se filtró el contenido a través de un papel filtro Whatman No. 40. Si el filtrado no estaba claro se volvió a filtrar a través del mismo filtro. El proceso de filtración no excedió de 10 min. Con una pipeta automática se tomó 1 ml de cada uno de los puntos de la curva del filtrado de las muestras, de la muestra patrón y de los blancos (cada uno en un tubo diferente); a cada tubo se agregaron 2 ml de ácido bórico y 3 ml de mezcla reactiva, formada por 200 ml de agua destilada, 50 ml de H₂SO₄ a 2.5 M, 15 ml de molibdato de amonio al 4 %, 30 ml de solución de ácido ascórbico 1.75 % y 5 ml de tartrato de potasio y antimonio 0.275 %. Se homogeneizaron las muestras y se dejaron reposar por lo menos durante una hora hasta que el color azul se desarrolló al máximo. Se midió la absorbancia en un espectrofotómetro Perkin Elmer, modelo AAAnalyst 800 a 720 nm y se hizo el cálculo correspondiente a las lecturas obtenidas, trazando una curva de mgP/kg contra absorbancia. (El valor del coeficiente de correlación de la curva de calibración debe de ser cuando menos de 0.999 para considerarla aceptable).

$$P \left(\frac{mg}{kg \text{ de suelo}} \right) = (a - b) \times \left(\frac{ml \text{ de solución extractora}}{peso \text{ del suelo en g}} \right) \times d = (a - b) \times \frac{7}{2} \times d$$

Donde:

P= fósforo

a= mgP/l obtenido de la muestra

b= mgP/l en el blanco

d= factor de dilución

I.4 Determinación de pH y conductividad eléctrica en extractos acuosos de suelo

Se pesaron 10 g de cada muestra de suelo en frascos de polipropileno de 50 ml. Se adicionaron 50 ml de agua destilada y durante 18 horas se agitaron las muestras, dejándolas reposar durante una hora. Se centrifugaron a 2000 rpm y se leyó el pH en el sobrenadante utilizando el potenciómetro. Posteriormente se leyó la conductividad eléctrica mediante el uso del conductímetro.

I.5 Porcentaje de materia orgánica por calcinación

Se pesaron 30 crisoles vacíos en la balanza analítica y después se les agregaron 5 g de suelo anotando el peso de cada uno. Se metieron en la mufla a $480\text{ }^{\circ}\text{C} \pm 10\text{ }^{\circ}\text{C}$ durante 2 horas. Posteriormente se retiraron los crisoles y se metieron a un desecador con sílica gel. Una hora después fueron pesados en la balanza analítica. La fórmula que se utilizó para calcular el porcentaje de materia orgánica fue:

$$\% MO = \frac{P_1 - P_2}{P_2 - C} \times 10$$

Donde:

P_1 = peso del suelo previo a la calcinación

P_2 = peso del suelo después de la calcinación

C = peso del crisol vacío

I.6 Determinación de textura de suelos y sedimentos en agua como medio de suspensión por el método de Bouyoucos (modificado)

Se pesaron 30 g de cada muestra de suelo en frascos de 500 ml, a los que se agregaron 100 ml de agua desionizada. Previamente a la determinación de textura se deben destruir los agentes cementantes dentro de las muestras.

Destrucción de materia orgánica:

(sólo en muestras con más de 1% de materia orgánica):

Se agregaron 20 ml de H_2O_2 al 8 % a cada muestra y se agitaron con una varilla de vidrio hasta que dejándolos reposar hasta que la reacción disminuyó. Después las muestras se colocaron en baño maría a una temperatura no mayor de 60 °C y se les continuó agregando porciones de 20 ml de H_2O_2 al 8 % hasta observar los siguientes signos: que la suspensión ya no mostrara una efervescencia el suelo viró a un color más claro o que la tensión superficial de las burbujas fuera cristalina. Esto indica que la materia orgánica ha sido destruida. Es muy importante que la muestra no se seque en el baño maría debido a que pueden fracturarse sus fracciones texturales o dar la formación de óxidos.

Destrucción de sesquióxidos:

A las muestras de suelo provenientes de la destrucción de la materia orgánica (con un volumen aproximado de 50 ml) se les agregaron 160 ml de citrato de sodio 0.3 M y 40 ml de NaHCO_3 1 M, se pusieron en baño maría a 75 °C (sin rebasar 80 °C para que no se precipitara el azufre en caso de estar presente). Agitando la muestra con una varilla de vidrio se le agregaron 0.5 g de ditionito de sodio y se dejaron durante 20 min en el baño maría. Después las muestras se colocaron en la centrífuga a 3000 rpm durante 15 min (hasta que el sobrenadante quedó claro). El procedimiento completo se repitió una vez más. En caso de que las muestras no sedimentaran durante la centrifugación por la saturación de los sitios de intercambio con Na que tienen un efecto dispersante, se les agregó 10 ml de MgCl_2 1 M.

Lavado de sales:

Se vaciaron las muestras en vasos de nalgene con agua destilada y se revolvieron brevemente para después centrifugarlas a 3000 rpm durante 15 minutos (hasta que el sobrenadante estuvo claro). Se decantó el sobrenadante. Esto se repitió hasta llegar a una conductividad eléctrica de la muestra menor a $100 \mu\text{Scm}^{-1}$.

Dispersión:

A las muestras provenientes de los pretratamientos se les agregaron 50 ml de $(\text{NaPO}_3)_6$ 0.4 N y se agitaron durante la noche. Al día siguiente se colocaron en el ultrasonido durante 5 minutos. Se elaboró un blanco con 50 ml de $(\text{NaPO}_3)_6$ ya que esta sustancia no se evapora.

Análisis de textura:

Se colocaron las suspensiones del suelo en probetas de 1000 ml y se aforaron hasta la marca con agua destilada. Se midió y registró la temperatura de la suspensión. Se agitó la suspensión con el agitador manual para probetas durante 1 minuto. Al parar de agitar, se dejó reposar por 40 segundos y se tomó la primera lectura con el hidrómetro, se midió y anotó la temperatura. Se dejó reposando durante 2 horas y se hizo la segunda lectura. Se volvió a medir y registrar la temperatura.

Se calcularon los porcentajes de cada fase textural con las siguientes fórmulas:

$$\% \text{ limos y arcilla} = \frac{1^{\text{a}} \text{ lectura corregida (40" } \times 100)}{g \text{ de suelo}} - \text{blanco de arcilla}$$

$$\% \text{ arcilla} = \frac{2^{\text{a}} \text{ lectura corregida (120" } \times 100)}{g \text{ de suelo}}$$

$$\% \text{ limos} = \% \text{ de limos y arcilla} - \% \text{ arcilla}$$

$$\% \text{ arena} = 100 - (\% \text{ limos} + \% \text{ arcilla})$$

Se hicieron los cálculos tomando en cuenta la corrección por temperatura para las lecturas y se clasificaron las texturas de cada muestra utilizando el triángulo de texturas.

I.7 Método para la determinación de nitratos y amonio intercambiable en muestras de suelo/ sedimentos por extracción con cloruro de potasio (KCl 1 M)

Extracción de amonio

De cada muestra se pesaron 10 g de suelo seco y tamizado en tubos Falcon, y se agregaron 30 ml de KCl 1 M. Se agitaron en un agitador orbital durante una hora y se filtraron a través de papel filtro Whatman 42. Se tomaron 3 ml de la extracción en tubos de ensaye de vidrio con tapa rosca y se adicionaron las siguientes soluciones: 0.12 ml de fenol, 0.12 ml de nitroprusiato de sodio 0.3 ml de solución oxidante (conformada por el reactivo alcalino, a su vez conformado por 100 g de citrato

de sodio y 5 g de hidróxido de sodio en 500 ml de agua desionizada, junto con 25 ml de hipoclorito de sodio. Se agitaron las muestras en vórtex después de cada adición y se mantuvieron una hora en la oscuridad. Se prepararon dos blancos y MP pipeteando 3 ml de solución extractora y adicionando el resto de los reactivos.

Se elaboró una curva patrón, preparando estándares entre 0.1 y 100 mg NH_4/l en un volumen de 10 ml usando la solución patrón 1000 mg NH_4/l y KCl 1 M como medio de disolución. Se leyó la absorbancia en el espectrofotómetro a 640 nm.

Todo el material en contacto con las soluciones se lavó con agua acidulada de HCl al 10 %.

Extracción de nitratos

Se tomaron 0.5 ml de cada una de las extracciones y se añadió 1 ml de ácido salicílico, posteriormente agitando en vórtex. Se agregaron 10 ml de NaOH 4 N y se mezcló nuevamente. Después se enfriaron las muestras a temperatura ambiente. Se prepararon dos blancos y MP pipeteando solución extractora y se añadieron tanto el ácido salicílico como el NaOH. Se elaboró una curva patrón, preparando estándares entre 0.5 y 30 mg $\text{N-NO}_3/\text{l}$ en un volumen de 10 ml, usando la solución patrón 100 mg $\text{N-NO}_3/\text{l}$ y KCl 1 M como medio de disolución. Se leyó la absorbancia a 410 nm. Todo el material en contacto con las soluciones se lavó con agua acidulada de HCl al 10 %.

ANEXO II

Promedios ponderados de las especies en caliza y en filita

ANEXO II, Cuadro 1. Promedios ponderados de 10 rasgos foliares para cada una de las 29 especies en la comunidad sobre la caliza. El factor de ponderación que se utilizó fue la cobertura relativa de cada especie la caliza. AF, Área foliar; G, grosor foliar; AFec, AFE con peciolo; AFEs, AFE sin peciolo; AFEufm, AFE con la unidad fotosintética mínima; CMSc, contenido de materia seca con peciolo; CMSs, contenido de materia seca sin peciolo; CMSufm, contenido de materia seca con la unidad fotosintética mínima; E, esbeltez de la lámina; LP, longitud del peciolo; Cobertura, cobertura relativa en la comunidad de caliza.

	AF	G	AFec	AFes	AFEufm	CMSc	CMSs	CMSufm	E	LP	Cobertura
<i>Acacia picachensis</i>	0.072	0.000	0.189	0.189	0.300	0.486	0.489	0.279	0.281	0.047	0.0354
<i>Amyris jorgemeavei</i>	0.009	0.304	0.183	0.183	0.157	0.468	0.467	0.289	0.200	0.027	0.0053
<i>Annona squamosa</i>	0.033	0.177	0.364	0.376	0.336	0.336	0.341	0.212	0.504	0.024	0.0114
<i>Apoplanesia paniculata</i>	0.105	0.091	0.439	0.446	0.435	0.343	0.346	0.207	0.358	0.047	0.0523
<i>Bucida macrostachya</i>	0.067	0.264	0.171	0.183	0.163	0.412	0.418	0.254	0.292	0.039	0.0182
<i>Bursera simaruba</i>	0.302	0.250	0.258	0.276	0.264	0.272	0.282	0.276	0.114	0.219	0.0387
<i>Capparis verrucosa</i>	0.023	0.424	0.218	0.219	0.195	0.318	0.319	0.200	0.532	0.009	0.0182
<i>Casearia tremula</i>	0.049	0.179	0.412	0.419	0.374	0.199	0.203	0.136	0.399	0.029	0.0094
<i>Cordia dentata</i>	0.087	0.239	0.442	0.457	0.408	0.236	0.244	0.159	0.293	0.052	0.0240
<i>Croton niveus</i>	0.051	0.224	0.497	0.517	0.461	0.186	0.184	0.125	0.284	0.044	0.0168
<i>Erythroxylum havanense</i>	0.011	0.219	0.347	0.348	0.311	0.418	0.419	0.255	0.407	0.007	0.0063
<i>Esenbeckia berlandieri</i>	0.128	0.259	0.333	0.357	0.319	0.276	0.288	0.174	0.122	0.120	0.0025
<i>Euphorbia schlechtendali</i>	0.009	0.070	0.462	0.480	0.428	0.373	0.400	0.245	0.312	0.084	0.0027
<i>Forchammeria pallida</i>	0.022	0.458	0.147	0.154	0.138	0.381	0.385	0.236	0.571	0.038	0.0204
<i>Guaiacum coulteri</i>	0.015	0.337	0.199	0.198	0.179	0.377	0.378	0.240	0.198	0.010	0.0335
<i>Havardia campylacantha</i>	0.047	0.000	0.300	0.306	0.328	0.434	0.436	0.265	0.250	0.048	0.0846
<i>Helliocarpus pallidus</i>	0.089	0.191	0.334	0.358	0.320	0.364	0.374	0.230	0.193	0.120	0.0004
<i>Iresine sp.</i>	0.035	0.310	0.325	0.331	0.295	0.236	0.238	0.155	0.496	0.022	0.0258
<i>Jacaratia mexicana</i>	0.496	0.213	0.481	0.564	0.496	0.091	0.110	0.087	0.069	0.447	0.0148
<i>Lonchocarpus torresiorum</i>	0.049	0.264	0.250	0.257	0.241	0.433	0.434	0.271	0.258	0.063	0.0171
<i>Lysiloma divaricatum</i>	0.036	0.000	0.309	0.316	0.391	0.513	0.517	0.278	0.201	0.046	0.0224
<i>Lysiloma microphyllum</i>	0.072	0.000	0.304	0.313	0.368	0.463	0.466	0.236	0.220	0.077	0.0412
<i>Malpighia emarginata</i>	0.011	0.310	0.319	0.323	0.288	0.283	0.282	0.179	0.462	0.007	0.0456
<i>Malpighia mexicana</i>	0.044	0.321	0.320	0.322	0.287	0.281	0.282	0.179	0.413	0.012	0.0395
<i>Phyllostylon rhamnoides</i>	0.012	0.321	0.242	0.239	0.213	0.352	0.352	0.218	0.290	0.010	0.0499
<i>Pisonia aculeata</i>	0.016	0.291	0.307	0.309	0.275	0.314	0.315	0.197	0.432	0.014	0.0036
<i>Plumeria rubra</i>	0.325	0.460	0.215	0.236	0.210	0.113	0.132	0.097	0.479	0.178	0.0078
<i>Quadrella incana</i>	0.005	0.437	0.132	0.135	0.121	0.496	0.501	0.300	0.513	0.028	0.0608
<i>Thounia sp.</i>	0.077	0.077	0.557	0.586	0.523	0.271	0.279	0.177	0.093	0.077	0.1043

ANEXO II, Cuadro 2. Promedios ponderados de 10 rasgos foliares para cada una de las 28 especies en la comunidad sobre la filita. AF, área foliar; G, grosor foliar; AFec, AFE con peciolo; AFEs, AFE sin peciolo; AFEufm, AFE con la unidad fotosintética mínima; CMSc, contenido de materia seca con peciolo; CMSs, contenido de materia seca sin peciolo; CMSufm, contenido de materia seca con la unidad fotosintética mínima; E, esbeltez de la lámina; LP, longitud del peciolo; Cobertura, cobertura relativa en la comunidad de filita.

	AF	G	AFec	AFE s	AFE uf	CMS c	CMS s	CMS uf	E	LP	Cobertura
<i>Acacia picacensis</i>	0.062	0.000	0.239	0.240	0.307	0.452	0.256	0.256	0.266	0.033	0.0099
<i>Amyris jorgemeavei</i>	0.009	0.281	0.223	0.223	0.197	0.432	0.265	0.265	0.209	0.026	0.0003
<i>Annona squamosa</i>	0.045	0.171	0.377	0.385	0.344	0.334	0.211	0.211	0.465	0.027	0.0035
<i>Apoplanesia paniculata</i>	0.101	0.086	0.517	0.520	0.479	0.351	0.235	0.235	0.325	0.052	0.0586
<i>Astronium graveolens</i>	0.161	0.184	0.233	0.244	0.233	0.443	0.273	0.273	0.144	0.116	0.0068
<i>Bucida macrostachya</i>	0.105	0.265	0.243	0.255	0.227	0.423	0.260	0.260	0.331	0.045	0.0491
<i>Bursera simaruba</i>	0.337	0.279	0.205	0.222	0.210	0.328	0.222	0.222	0.161	0.244	0.0481
<i>Casearia tremula</i>	0.051	0.145	0.461	0.468	0.418	0.265	0.173	0.173	0.439	0.030	0.0071
<i>Cochlospermum vitifolium</i>	0.221	0.164	0.340	0.380	0.339	0.282	0.191	0.191	0.061	0.293	0.0009
<i>Cordia dentata</i>	0.091	0.307	0.293	0.303	0.270	0.359	0.226	0.226	0.305	0.053	0.0084
<i>Croton niveus</i>	0.052	0.248	0.387	0.404	0.360	0.238	0.154	0.154	0.269	0.044	0.0062
<i>Erithroxylum havanense</i>	0.014	0.236	0.352	0.351	0.313	0.367	0.228	0.228	0.419	0.009	0.0111
<i>Esenbeckia berlandieri</i>	0.116	0.374	0.229	0.239	0.213	0.352	0.219	0.219	0.090	0.079	0.0167
<i>Euphorbia schlechtendali</i>	0.007	0.105	0.515	0.543	0.484	0.317	0.213	0.213	0.255	0.079	0.0068
<i>Forchhammeria pallida</i>	0.022	0.510	0.135	0.137	0.122	0.479	0.290	0.290	0.666	0.026	0.0014
<i>Havardia campylacantha</i>	0.045	0.000	0.240	0.244	0.302	0.457	0.279	0.279	0.202	0.061	0.0341
<i>Iresine</i> sp.	0.033	0.310	0.354	0.356	0.317	0.227	0.150	0.150	0.471	0.026	0.0048
<i>Jacaratia mexicana</i>	0.435	0.193	0.521	0.608	0.562	0.082	0.075	0.075	0.079	0.444	0.0348
<i>Lonchocarpus torresiorum</i>	0.037	0.243	0.246	0.251	0.233	0.418	0.254	0.254	0.246	0.052	0.0461
<i>Lysiloma divaricatum</i>	0.034	0.000	0.304	0.308	0.360	0.532	0.276	0.276	0.144	0.037	0.1359
<i>Lysiloma microphyllum</i>	0.055	0.000	0.349	0.360	0.525	0.357	0.208	0.208	0.212	0.062	0.0183
<i>Malpighia emarginata</i>	0.006	0.354	0.225	0.224	0.200	0.357	0.220	0.220	0.456	0.004	0.0228
<i>Malpighia mexicana</i>	0.025	0.375	0.226	0.264	0.236	0.372	0.217	0.217	0.419	0.013	0.0156
<i>Phyllostylon rhamnoides</i>	0.008	0.290	0.200	0.198	0.177	0.414	0.253	0.253	0.281	0.009	0.0509
<i>Pilocarpus goudotianus</i>	0.073	0.579	0.119	0.122	0.109	0.369	0.234	0.234	0.086	0.041	0.0129
<i>Plumeria rubra</i>	0.343	0.416	0.189	0.206	0.184	0.146	0.114	0.114	0.519	0.162	0.0027
<i>Quadrella incana</i>	0.005	0.434	0.140	0.144	0.128	0.476	0.289	0.289	0.606	0.027	0.0789
<i>Thouinia</i> sp.	0.058	0.047	0.578	0.608	0.555	0.273	0.175	0.175	0.129	0.074	0.1311