



**UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA
DE MÉXICO**

FACULTAD DE CIENCIAS

**VARIACIÓN SUCESIONAL DEL CRECIMIENTO DE
PLANTAS LEÑOSAS JÓVENES EN EL SOTOBOSQUE
DE UN BOSQUE TROPICAL CADUCIFOLIO**

T E S I S

QUE PARA OBTENER EL TÍTULO DE:

B I Ó L O G O

P R E S E N T A:

RODRIGO DÍAZ TALAMANTES



DIRECTOR DE TESIS:
DR. JORGE ARTURO MEAVE DEL CASTILLO

Ciudad Universitaria, Cd. Mx., 2021



Universidad Nacional
Autónoma de México



UNAM – Dirección General de Bibliotecas
Tesis Digitales
Restricciones de uso

DERECHOS RESERVADOS ©
PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL

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

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

AGRADECIMIENTOS

Esta investigación fue posible gracias al Programa de Apoyo a la Investigación e Innovación Tecnológica (PAPIIT) de la UNAM, a través del proyecto IN218416 otorgado a Jorge Arturo Meave del Castillo.

Al Dr. Jorge Meave por guiarme con rigor en la elaboración de esta tesis y por constantemente alentar mi desarrollo académico.

A todos los miembros de mi jurado: el Dr. Francisco Mora Ardila, el Dr. Francisco Javier Laborde Dovalí, el Dr. Horacio Armando Paz Hernández, y la Dra. María del Consuelo Bonfil Sanders por la revisión detallada de este trabajo, sus comentarios y correcciones indudablemente mejoraron la calidad de este trabajo.

A todos los profesores del taller: a Lalo, Tere, Consuelo, Jaime, Edgar, Carlos y Jorge. En especial a Edgar por toda su ayuda en la elaboración de los modelos de este trabajo, y a Carlos, que gracias a sus clases empezó mi interés por la ecología.

Al Rod por asesorarme constantemente en la elaboración de este trabajo, sin duda me hubiera tardado aún más en esta tesis si no hubiera tenido todo tu apoyo; y al Moy por toda su ayuda en campo y con la base de datos. Sin toda su ayuda y trabajo, la elaboración de esta tesis no hubiera sido posible. Además del apoyo académico, les agradezco su amistad y todos los buenos momentos compartidos en el laboratorio y en Nizanda.

A la gente de Nizanda. A Dino y a Clau por toda su hospitalidad. Al Rey David por todo su apoyo en campo y por una bonita amistad.

A todas las personas del Laboratorio de Ecología y Diversidad Vegetal por todo su apoyo y por generar un ambiente cómodo para convivir y para resolver todo tipo de dudas.

A todos mis amigos y amigas de la facultad especialmente a: Carmen, Chech, Davis, Gerardo, Marianita, Saúl y Vale. Hicieron que la carrera fuera una experiencia inolvidable. Me dio mucho gusto coincidir con ustedes.

Al Esaú por su idealismo y por una amistad invaluable. A Marianita por todo el cariño, ternura y paciencia, gracias por ser mi compañera durante estos años y por hacerme crecer constantemente.

A mi madre Blanca Luz y a mi padre Enrique por todo lo que han hecho por mí. Gracias por todo el apoyo, toda la libertad y por toda la confianza que han depositado en mí. Gracias por hacerme la persona que soy hoy.

Índice

Resumen

Abstract

<i>1 Introducción</i>	6
<i>1.1 Presentación del estudio</i>	6
<i>1.2 Crecimiento de las plantas</i>	7
<i>1.3 Estrategias ecológicas de las plantas</i>	8
<i>1.4 Sucesión secundaria</i>	10
<i>1.5 Estrategias ecológicas sucesionales</i>	11
<i>1.6 Planteamiento del problema</i>	13
<i>1.7 Objetivos</i>	14
<i>1.8 Hipótesis</i>	14
<i>2 Sitio de estudio</i>	16
<i>3 Métodos</i>	19
<i>3.1 Selección de los sitios sucesionales</i>	19
<i>3.2 Censos repetidos de las plantas del sotobosque</i>	19
<i>3.3 Selección de especies y grupos de plantas</i>	21
<i>3.4 Modelación de la variación sucesional del crecimiento</i>	24
<i>4 Resultados</i>	28
<i>4.1 Patrón general del crecimiento de todas las plantas del sotobosque en conjunto</i>	28
<i>4.2 Patrones de crecimiento de grupos funcionales presentes en el sotobosque</i>	36
<i>4.3. Patrón general del crecimiento en las especies más abundantes del sotobosque</i>	42
<i>5. Discusión</i>	46
<i>5.1 Variación del crecimiento y tasas negativas de las plantas jóvenes del sotobosque</i>	47
<i>5.2 Efectos de los cambios sucesionales en las condiciones microambientales y su impacto en el crecimiento de las plantas jóvenes</i>	49
<i>5.3 Tendencias en el crecimiento de los grupos funcionales</i>	53
<i>5.4 Tendencias del crecimiento de las especies más abundantes</i>	57
<i>6. Conclusiones</i>	59
<i>Referencias</i>	61
<i>Anexos</i>	78

Resumen

El entendimiento de los procesos que acontecen en el sotobosque es esencial para alcanzar una comprensión completa de la sucesión. Aunque el crecimiento de las plantas jóvenes es crucial en este proceso, hay poca información sobre las respuestas sucesionales de su crecimiento. En este estudio se evaluaron las tasas relativas de crecimiento de las plantas jóvenes de especies leñosas a lo largo de la sucesión en un bosque tropical caducifolio, usando datos de supervivencia, altura y diámetro basal obtenidos a través de 15 años de monitoreo del sotobosque en parcelas permanentes con distintas edades de abandono (1-73 años) y una de bosque maduro. La respuesta del crecimiento a la edad sucesional se analizó mediante modelos lineales de efectos mixtos y modelos generalizados aditivos de efectos mixtos para todas las especies en conjunto y para grupos funcionales y taxonómicos por separado. A pesar de una gran variabilidad en el crecimiento de estas plantas, en general éste fue muy lento en todo el gradiente sucesional, con excepción de las fases tempranas de la sucesión, cuando las tasas fueron mayores para la mayoría de los grupos analizados. Una excepción importante a este patrón fueron las especies con madera de baja densidad, cuyo crecimiento tuvo un pico en etapas sucesionales intermedias. La disminución generalizada de las tasas de crecimiento de las plantas del sotobosque hacia las etapas sucesionales más avanzadas sugiere que este proceso está limitado por la disponibilidad de luz más que por el agua. Es necesario ahondar en la comprensión de la dinámica de la comunidad de regeneración en los bosques tropicales caducifolios para tener una visión holística de su regeneración.

Palabras clave: Bosque tropical estacionalmente seco; Comunidad en regeneración; Estrategias ecológicas; Microclima; Sotobosque; Sucesión secundaria; Tasa Relativa de Crecimiento; Vegetación secundaria.

Abstract

A thorough understanding of secondary succession requires insights into the processes that take place in the understory, where the regeneration community develops. Although sapling growth is essential to this process, information on the responses of sapling growth along succession is scanty. Here, relative growth rates of saplings of woody species were examined along a broad successional gradient in a tropical dry forest, based on survival, height and basal area data gathered over 15 years of vegetation monitoring in permanent plots differing in successional age (1-73 years) plus a mature forest plot. Mixed-effects models and general additive mixed models were used to examine the relationship between fallow age and sapling growth rates for all species together and for functional and taxonomic groups separately. Despite a large variability of the relative growth rates, it became clear that growth was generally very slow over the successional gradient, except in early successional stages when growth rates were higher for most groups analyzed. A notable exception to this pattern were low-wood density species whose growth peaked at intermediate successional ages. The generalized decrease in sapling growth rates in the understory towards more advanced successional stages suggests that this process is more limited by light than by water availability. It is necessary to expand our knowledge on the dynamics of the regeneration community in tropical dry forests in order to gain a holistic view of their recovery.

Keywords: Ecological strategies; Microclimate; Regenerating community; Relative growth Rate; Seasonally dry tropical forests; Secondary succession; Second growth; Understory.

1 Introducción

1.1 Presentación del estudio

Los bosques tropicales caducifolios (BTC) son uno de los tipos de vegetación que cubren las mayores extensiones en las regiones tropicales del planeta. Sin embargo, estos bosques han sido uno de los ecosistemas más afectados en los últimos miles de años (Murphy y Lugo, 1986) y de hecho la superficie de estos bosques que se ha perdido supera a la correspondiente a la de los bosques tropicales perennifolios (BTP) (Janzen, 1988; Hoekstra *et al.*, 2005). En México, a principios del siglo XXI se estimó que quedaba menos del 27% de la cobertura original de los BTC (Trejo y Dirzo, 2000) y esta cifra podría ser mucho menor actualmente. A pesar de esta situación, la mayoría de las investigaciones y la atención pública se han enfocado en los BTP y no se ha dado suficiente atención a los BTC (Mooney *et al.*, 1995; Sánchez-Azofeifa *et al.*, 2005). Esto se observa claramente en el porcentaje de la cobertura protegida de los dos tipos de vegetación a nivel mundial; mientras que para los BTP esta fracción fluctúa entre 16 y el 18%, para los bosques BTC únicamente 7.6% cuenta con algún tipo de protección (Hoekstra *et al.*, 2005) y en México el porcentaje es mucho menor, de tan sólo 0.2% (Portillo-Quintero y Sánchez-Azofeifa, 2010).

Actualmente gran parte de los bosques tropicales han sido removidos para llevar a cabo actividades productivas, por lo cual, los bosques secundarios que derivan del abandono de estos sitios predominan en las regiones tropicales de todo el mundo (Chazdon, 2014). Con el paso del tiempo estos bosques se pueden llegar a regenerar después del abandono de los campos de cultivo, la ganadería o algún otro tipo de disturbio antropogénico que haya removido casi la totalidad de biomasa (Chazdon, 2008). A este proceso de recuperación de la vegetación a lo largo del tiempo,

que conlleva cambios en la composición de especies y la estructura de la vegetación (incluyendo al sotobosque), se le denomina sucesión secundaria (Clements, 1916; Whittaker, 1970; Chazdon, 2014).

En los BTC, a medida que avanza la sucesión y la vegetación se va desarrollando, las condiciones microambientales que experimenta la comunidad de regeneración también cambian (Lebrija-Trejos *et al.*, 2011; Pineda-García *et al.*, 2013). Por ser organismos sésiles, las plantas son particularmente sensibles a las alteraciones en las condiciones ambientales; estos cambios pueden llegar a afectar la reproducción, la supervivencia y el crecimiento de los individuos (Hunt, 1982; Gurevitch *et al.*, 2002; Villar *et al.*, 2004; Steward, 2012). El crecimiento de las plantas es de gran importancia ya que este proceso determina en gran medida el éxito de la reproducción y la supervivencia (McGraw y Wulff, 1983); por lo que no se puede pensar en un proceso de recuperación de la vegetación si el crecimiento vegetal no se da de forma adecuada, ya que el crecimiento individual de las plantas y el desarrollo estructural de la comunidad están íntimamente ligados. Por esta razón es de crucial importancia tratar de entender el crecimiento de las plantas en un contexto sucesional. Este trabajo pretende abordar la cuestión anterior y tiene como finalidad estudiar la respuesta del crecimiento de las plantas jóvenes de especies leñosas a lo largo de un gradiente sucesional.

1.2 Crecimiento de las plantas

En su conceptualización más general, el crecimiento de las plantas se define como el incremento de biomasa por unidad de tiempo (Villar *et al.*, 2014). Sin embargo, es un proceso que se manifiesta en distintos niveles de organización como en los órganos de las plantas, el individuo o a nivel comunitario (Wuyts *et al.*, 2015). A nivel de un individuo, este proceso se puede expresar y cuantificar en cambios en su biomasa, tamaño, forma o el número de módulos que la conforman (Hunt, 1990; Gurevitch *et al.*, 2002; Brukhin y Morozova, 2011). Debido a la naturaleza modular

de las plantas, estas pueden mostrar una mayor flexibilidad que otros animales en sus patrones de crecimiento, ya que los individuos pueden llegar a perder algunas partes y aun así sobrevivir; en consecuencia, a lo largo del tiempo las plantas pueden llegar a mostrar reducciones en su tamaño (Gurevitch *et al.*, 2002).

La mayor parte de las plantas, a diferencia de casi todos los animales (sobre todo los unitarios), tienen un crecimiento indeterminado, es decir, retienen la capacidad de crecer a lo largo de toda su vida; esta particularidad se debe a que los meristemas permanecen activos hasta su muerte. Los meristemas son agrupaciones de células indiferenciadas que se perpetúan constantemente por medio de la división celular. Estas células dan lugar a otros tipos de tejidos vegetales y son las responsables del crecimiento de las plantas (Srivastava, 2002; Taiz *et al.*, 2011).

En las plantas se distinguen dos tipos de crecimiento dependiendo de la dirección del mismo; el crecimiento primario es un crecimiento en longitud, mientras que el crecimiento secundario es en anchura. En cualquier caso, el crecimiento está determinado principalmente por dos factores: el genotipo de la planta y el ambiente donde se desarrolla o crece. De este último factor depende la expresión fenotípica de la planta, ya que por lo general éstas tienen una gran plasticidad para responder a las condiciones cambiantes del ambiente (Srivastava, 2002).

1.3 Estrategias ecológicas de las plantas

La selección natural ha favorecido la evolución de un conjunto de atributos característicos que les permite a las plantas de diferentes especies sobrevivir en ciertos ambientes en circunstancias particulares. A las características tanto morfológicas y fisiológicas como fenológicas que tienen un impacto en la adecuación de una planta, ya sea en su crecimiento, reproducción o supervivencia,

se les denomina rasgos funcionales (Violle *et al.*, 2007). Por otra parte, el término estrategia ecológica se refiere al conjunto integral de atributos de las plantas como respuesta al ambiente (Grime, 1977; Gurevitch *et al.*, 2002).

En la naturaleza se ha observado en los organismos una disyuntiva entre la obtención rápida de los recursos y el uso eficiente de ellos (Stearns, 1992; Wright *et al.*, 2004; Chave *et al.*, 2009; Reich *et al.*; 2014). Esta disyuntiva se expresa como un continuo entre dos estrategias contrastantes: las estrategias adquisitivas y las estrategias conservadoras (Reich *et al.*; 2014). En el caso de las plantas, aquellas que presentan estrategias adquisitivas por lo general poseen un conjunto de atributos que les permiten incorporar rápidamente recursos a sus tejidos. Comúnmente, éstas presentan hojas con tasas fotosintéticas altas, pero de poca duración y vulnerables a depredadores y patógenos, además de una baja densidad de la madera y un crecimiento rápido (Wright *et al.*, 2004; Chave *et al.*, 2009). Usualmente se desarrollan en ambientes con alta disponibilidad de recursos y poco estrés (Grime, 2001; Reich *et al.*, 2003; Reich, 2014). En contraste, las plantas que presentan estrategias de tipo conservador por lo general hacen un uso moderado y eficiente de los recursos. Las plantas que tienen esta estrategia presentan características como hojas de larga duración con mecanismos de defensa contra herbívoros, alta densidad de la madera y un crecimiento lento. Éstas son comunes en ambientes estresantes y con poca disponibilidad de recursos (Poorter y Garnier, 1999; Grime, 2001; Reich *et al.*, 2003; Wright *et al.*, 2004; Chave *et al.*, 2009; Reich, 2014).

1.4 Sucesión secundaria

La cuestión de las estrategias ecológicas de las plantas en función de las disyuntivas en sus historias de vida es particularmente relevante en el estudio de la sucesión secundaria. Aunque existen numerosas definiciones de este proceso, en términos generales la sucesión secundaria consiste en el proceso de recuperación de una comunidad a lo largo del tiempo que tiene lugar después de un disturbio, en donde permanecen remanentes o propágulos de la comunidad que crecía ahí antes del disturbio (Clements, 1916; Connell y Slatyer, 1977; Horn, 1974; Begon *et al.*, 2005; Chazdon, 2014). Este proceso conlleva cambios en la estructura de la comunidad, el microambiente y la composición de especies a lo largo del tiempo (Whittaker, 1970; Lebrija-Trejos *et al.*, 2010; Chazdon 2014).

Además de los cambios en la propia comunidad vegetal, el desarrollo de la estructura de la vegetación provoca modificaciones sucesionales en las condiciones microambientales que imperan en el sotobosque de la comunidad, lo cual a su vez afecta el tipo de especies que se pueden establecer; por lo que se puede decir que la vegetación y el ambiente cambian interdependientemente durante la sucesión secundaria (Lebrija-Trejos *et al.*, 2011; Pineda-García *et al.*, 2013). Por esta razón, el proceso sucesional produce cambios en la disponibilidad de recursos y las condiciones bióticas y abióticas en el sitio (Letcher *et al.*, 2015), los cuales van imponiendo y aminorando diferentes filtros ambientales para el establecimiento de las especies, su crecimiento y su reclutamiento a lo largo del proceso (Chazdon, 2014), y, por lo tanto, en la dinámica de la comunidad.

En los BTC, a medida que avanza la sucesión las condiciones microclimáticas en el sotobosque cambian: los sitios pasan de ser soleados, secos y calientes a ser relativamente más húmedos, sombreados y frescos (Lebrija-Trejos *et al.*, 2011). Concretamente, los cambios en la estructura de

la vegetación hacen que la cantidad de radiación solar que llega al sotobosque y la disponibilidad de agua difieran dependiendo la etapa sucesional; la luz que llega al piso o al nivel del sotobosque disminuye conforme avanza la sucesión (p. ej., de 75% de radiación fotosintéticamente activa en los primeros años en los bosques secundarios de Nizanda a 15% pasada la primera década de la sucesión.), mientras que la disponibilidad de agua aumenta (p. ej., en los bosques secundarios de Nizanda el potencial hídrico del suelo incremento de valores -45 kPa en los primeros años a valores cercanos a 0 en la segunda década de la sucesión), es relevante mencionar que estos cambios se dan principalmente en las primeras décadas de la sucesión (Lebrija-Trejos *et al.*, 2011). Del mismo modo, el desarrollo de la vegetación hace que la homogeneidad de la radiación incidente en el suelo del bosque no sea igual a lo largo de la sucesión; curiosamente, la mayor heterogeneidad de este factor parece presentarse durante las etapas sucesionales intermedias (Lebrija-Trejos *et al.*, 2011).

1.5 Estrategias ecológicas sucesionales

Las especies que son más conspicuas en los sitios que están en fases tempranas de la sucesión, y que por lo general están ausentes del bosque maduro o restringidas a claros grandes del dosel, son denominadas especies pioneras (Swaine y Whitmore 1988; Dailing, 2008). Este grupo de plantas se caracteriza por poseer estrategias particulares que les permiten establecerse y desarrollarse en las condiciones ambientales presentes durante los primeros años de la sucesión. Generalmente a este grupo de especies se les asocia con un tipo de estrategia adquisitiva, tasas de crecimiento rápidas y ciclos de vida relativamente cortos (Finegan, 1996; Lohbeck *et al.*, 2015). En contraste con el grupo de las especies pioneras, las especies que son más comunes en los bosques maduros o no perturbados, o que se encuentran en etapas tardías de la sucesión, suelen ser clasificadas como especies de bosque maduro (Finegan, 1984). Habitualmente estas especies presentan estrategias de

tipo conservador, ya que generalmente tienen ciclos de vida más largos, tasas de crecimiento lentas y asignan más recursos a las estructuras permanentes y de defensa (Finegan, 1996; Lohbeck et al., 2015).

Desafortunadamente, la mayoría de los estudios que han intentado definir las estrategias ecológicas sucesionales de las especies se han realizado en bosques donde el factor limitante para el crecimiento de las plantas es la luz (p. ej., Kobe, 1999 y Rozendaal *et al.*, 2015). A diferencia de los BTP, la estructura de los BTC es relativamente menos compleja, por lo que su dosel permite el paso de una mayor cantidad de luz hacia la comunidad de regeneración durante toda la sucesión, incluso en las etapas tardías (Lebrija-Trejos *et al.* 2008). Por esta razón, la luz puede ser un factor mucho menos limitante en este tipo de vegetación (Lohbeck *et al.*, 2015). En cambio, en los BTC una de las presiones más fuertes que experimentan las plantas es el estrés hídrico. Estudios recientes han mostrado que el hecho de que los factores más limitantes no sean los mismos en los diferentes tipos de bosques tropicales ha conducido a la existencia de diferencias en el tipo de estrategias ecológicas de las plantas a lo largo de la sucesión (Lohbeck *et al.*, 2013, 2015; Poorter, 2019). En lugar de experimentar una disminución drástica en la disponibilidad lumínica como sucede en los BTP en los BTC la disponibilidad de agua aumenta con la sucesión (Lebrija-Trejos *et al.*, 2011; Pineda-García *et al.*, 2013). Por consiguiente, en los primeros años de la sucesión en los BTC las plantas se ven expuestas a un estrés hídrico muy alto que se va aminorando con el desarrollo de la vegetación. En consecuencia, en algunos BTC se ha documentado que las estrategias de las plantas contrastan con las de los BTP, las pioneras presentan estrategias conservadoras al principio de la sucesión y las especies de bosque maduro son adquisitivas (Lohbeck *et al.*, 2013; Poorter *et al.*, 2019), aunque otros estudios muestran que esta disyuntiva entre estrategias adquisitivas y conservadoras no es tan marcada en los BTC (Pineda-García *et al.*, 2013, 2015)

1.6 Planteamiento del problema

En los BTC se han observado patrones ordenados y direccionales en los cambios de la estructura de la vegetación, así como en la composición de especies en la dinámica sucesional de la comunidad adulta. En general, ahora sabemos que la sucesión en los BTC consta principalmente de dos fases definidas por el desarrollo y la dinámica de los grupos de especies pioneras y de bosque maduro (Lebrija-Trejos *et al.*, 2010). De hecho, ambos grupos de especies son registrados en el dosel en las primeras décadas de la sucesión, pero en las fases tempranas del proceso sólo las especies pioneras son dominantes, en gran medida por su crecimiento rápido (Finegan 1996; Romero-Duque *et al.* 2007; Chazdon, 2007; Lebrija-Trejos *et al.*, 2010). En contraste, el reclutamiento de las especies de bosque maduro se incrementa a medida que avanza la sucesión, pero su crecimiento permanece constante (Lebrija-Trejos *et al.*, 2010).

A pesar de que varios estudios han examinado cómo varía el crecimiento de plantas adultas a lo largo del gradiente sucesional (p. ej., Lebrija Trejos *et al.* 2010a), sobre todo a nivel comunitario, nuestro conocimiento sobre las respuestas sucesionales en el crecimiento de las plantas jóvenes de especies leñosas es todavía muy escaso (p. ej., Martínez-Ramos *et al.*, 2018; Saenz-Pedroza *et al.*, 2020). En particular, no se sabe cómo varía el crecimiento de las plantas del sotobosque a lo largo de la sucesión, si estos cambios tienen una dirección y si son específicos de las especies. Estas lagunas de conocimiento son preocupantes, ya que el crecimiento en esta etapa es crucial para el establecimiento de las plantas, pues los filtros ambientales operan con mayor fuerza sobre los individuos jóvenes (Kennedy y Swaine, 1992; Turner, 2001). En este contexto, este estudio se plantea como un análisis de la respuesta del crecimiento de las plantas leñosas jóvenes del sotobosque al desarrollo sucesional de la comunidad adulta de un bosque tropical caducifolio.

Estudiar los procesos ecológicos del sotobosque es fundamental para tener una visión holística de la dinámica de la vegetación.

1.7 Objetivos

El objetivo general de este estudio fue analizar el crecimiento de las plantas de especies leñosas presentes en el sotobosque de distintos bosques secundarios de BTC que representan un gradiente sucesional amplio (> 70 años). De este objetivo se desprenden tres objetivos particulares: (1) determinar si existe un efecto de la edad sucesional en el crecimiento de todos los individuos de especies leñosas de toda la comunidad sotobosque; (2) determinar si la respuesta de crecimiento de las plantas a lo largo de la sucesión difiere entre grupos funcionales y taxonómicos; y (3) determinar si las respuestas del crecimiento de especies abundantes del sotobosque difieren entre sí a lo largo de la sucesión y si estas son específicas para cada especie.

1.8 Hipótesis

La hipótesis de trabajo de esta investigación establece que las plantas jóvenes de especies leñosas tienen desempeños de crecimiento distintos en condiciones microambientales diferentes en un contexto sucesional. Como a lo largo del gradiente sucesional, aunque principalmente en las primeras dos décadas, se modifican las condiciones microambientales en el sotobosque, se espera que las tasas de crecimiento de las plantas leñosas jóvenes muestren variaciones dependientes de la edad sucesional.

De la hipótesis general anterior se desprenden las siguientes hipótesis particulares:

- 1) El factor principal que determina el crecimiento de las plantas del sotobosque en un BTC es la disponibilidad de agua. Como la disponibilidad de este recurso aumenta conforme

avanza la sucesión, se espera que el crecimiento de las plantas del sotobosque sea más lento al principio de la sucesión y más rápido en las etapas tardías.

- 2) La manera en que las plantas responden a su ambiente es el resultado de toda una historia evolutiva que se resume en un linaje taxonómico o en un evento de convergencia. Esto puede generar grupos que representan un conjunto de respuestas parecidas de enfrentar el ambiente; en consecuencia, si se separa al conjunto de plantas en estos grupos particulares es posible encontrar patrones de crecimiento distintos.

2 Sitio de estudio

El sitio de estudio se encuentra en Nizanda (16° 39' N, 95° 00' O), poblado que se localiza en la parte sur del Istmo de Tehuantepec, en el distrito de Juchitán, Oaxaca, México (Figura 1). La geomorfología predominante de la región son los lomeríos de baja altitud con pendientes moderadas. La elevación del terreno es poco variable a lo largo de toda la región; su punto más alto llega a una elevación de 750 m s.n.m, mientras que la zona de menor elevación es de 100 m s.n.m y se registra en el cauce del río Verde; sin embargo, la elevación de la mayor parte del área se encuentra en un intervalo comprendido entre 150 y 300 m s.n.m (Pérez-García *et al.*, 2001).

El clima en el sitio de estudio es de tipo Aw en el esquema de clasificación de Köppen-Geiger, es decir, clima ecuatorial de sabana con invierno seco (Kottek *et al.*, 2006), o de tipo Aw₀, es decir, cálido subhúmedo, se acuerdo con la adaptación de este sistema a México realizada por García (2004). A partir de los datos registrados en el periodo 1948-2015, se ha determinado que en la región se registra una temperatura promedio anual de 27.6 °C y una precipitación anual de cerca de 902.6 mm, con una desviación estándar de 351.2 mm (<http://clicom-mex.cicese.mx/>). El 90% de la precipitación se concentra en el verano, principalmente entre los meses de junio y septiembre (Figura 1b) (Pérez-García *et al.*, 2010).

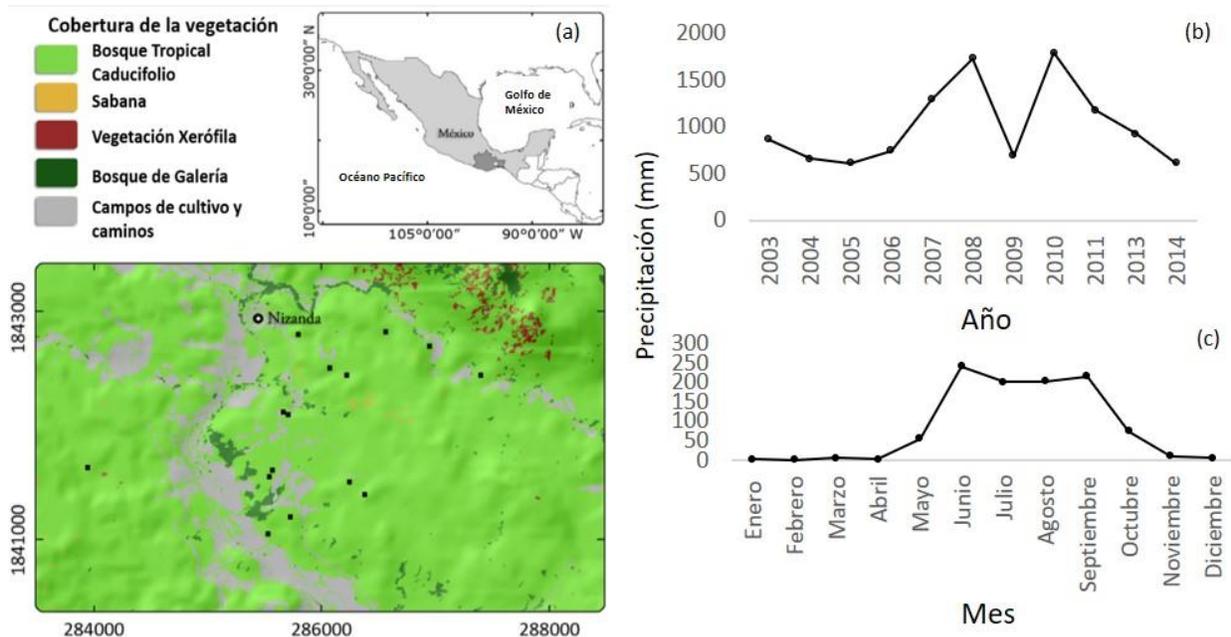


Figura 1. Ubicación de la región de Nizanda, en Oaxaca, México (panel izquierdo) y climatología anual (b) y mensual (c) de precipitación de la región (2003-2015; paneles derechos) registrada en la estación meteorológica 20039 ubicada en Ixtepec, Oaxaca (<http://clicom-mex.cicese.mx>). En la parte inferior del panel izquierdo los cuadros negros representan la ubicación de las parcelas de bosque secundario en donde se hicieron los censos repetidos de las plantas del sotobosque. Imagen modificada de Gallardo-Cruz *et al.* (2012), derivada de una imagen del satélite “Quickbird”. Las coordenadas de la imagen inferior son UTM para la zona 15Q.

La región de Nizanda se caracteriza por una geología muy heterogénea que, aunada a la variación climática debida a la topografía, permite el desarrollo de diferentes tipos de vegetación. Pérez-García *et al.* (2010) definieron los siguientes siete tipos de vegetación: bosque tropical caducifolio, sabana, bosque de galería, matorral espinoso, matorral xerófilo, selva mediana subcaducifolia y subperennifolia, y vegetación acuática y subacuática. Sin embargo, los únicos dos tipos de vegetación que cubren extensiones continuas de tamaño considerable son el BTC y la sabana, mientras que los otros tipos de vegetación están restringidos a áreas más pequeñas con condiciones microambientales muy específicas. Los estudios florísticos en la región revelan la presencia de al

menos 920 especies de plantas distribuidas en 124 familias distintas, de las cuales 430 especies están presentes en el BTC (Pérez-García *et al.*, 2010).

En este mosaico de tipos de vegetación, el tipo predominante por la extensión que cubre es el BTC (Pérez-García *et al.*, 2001; Gallardo-Cruz *et al.*, 2010). Una de las características más distintivas de este tipo de vegetación es la pérdida de las hojas en el período de secas (Rzedowski, 1978). El dosel de este bosque tiene una estatura promedio baja, de alrededor de 7 m; sin embargo, algunos árboles tienen la capacidad de alcanzar alturas de hasta 15 -18 m. En general, la diversidad vegetal de BTC es alta y no se distingue una especie claramente dominante (Pérez-García *et al.*, 2001), aunque algunas especies muy comunes son *Bursera simaruba*, *Euphorbia schlechendalii*, *Lysiloma divaricatum*, *Pachycereus pecten-aboriginum* y *Phyllostylon rhamnoides*. Además, los cuatro tipos principales de formas de crecimiento representadas entre las plantas que forman este bosque son los árboles, los arbustos, las lianas y las forbias (Pérez-García *et al.*, 2010).

A pesar del impacto humano visible en la región (Calzada *et al.*, 2018), llama la atención que en la región el BTC prístino todavía cubre grandes extensiones, principalmente en las zonas más alejadas de los asentamientos humanos. Sin embargo, como consecuencia de las prácticas agrícolas y ganaderas de los habitantes de la zona, el BTC se ha visto afectado de manera notable (Alonso Fernández, 2015; Gallardo-Cruz *et al.*, 2010, 2012). Dichas actividades han permitido el desarrollo de una vegetación secundaria conspicua y heterogénea, en la cual la composición, la estructura y el microclima varían dependiendo de la edad sucesional (Lebrija-Trejos *et al.*, 2010; 2011). A pesar del impacto humano, que se manifiesta como cambios de uso de suelo hacia actividades agrícolas o ganaderas, es importante mencionar que muchos sitios de vegetación secundaria están situados relativamente cerca de manchones de bosque maduro más o menos bien conservado, de modo que muy pocos de los bosques secundarios de BTC tienen una condición muy aislada en el paisaje.

3 Métodos

3.1 Selección de los sitios sucesionales

En el año 2003 se establecieron en los alrededores de Nizanda 17 parcelas permanentes de 30×30 m con distintas edades de abandono (1–73 años) y una de bosque maduro (como no se conoce la edad exacta se le asignó una edad arbitraria de 100 años) las cuales en conjunto constituían una cronosecuencia sucesional (Cuadro A1, Anexo I). Las edades de los sitios declaradas por los ejidatarios (Lebrija-Trejos *et al.*, 2008) fueron corroboradas por análisis dendrocronológicos (Brienen *et al.*, 2009). Estas parcelas permanentes han permitido la realización de un estudio longitudinal que hoy en día tiene más de 18 años, durante los cuales se ha dado seguimiento individualizado a todas las plantas enraizadas en estas parcelas. Sin embargo, la información relevante para este estudio son los registros anuales de la supervivencia, la altura y el diámetro basal de las plantas jóvenes (plantas del sotobosque) desde 2003 hasta 2018. Es importante mencionar que la edad sucesional de cada parcela se fue actualizando conforme avanzaba el estudio, por lo cual cada parcela tiene una edad de abandono distinta en cada año.

3.2 Censos repetidos de las plantas del sotobosque

El esquema utilizado para los censos de la vegetación en las parcelas permanentes se muestra en la Figura 2. En cada parcela de la cronosecuencia se establecieron cuatro transectos de 20×5 m, los que a su vez fueron subdivididos en cuatro cuadros de 5×5 m; dos de estos últimos en cada transecto fueron seleccionados aleatoriamente para establecer en ellos un cuadro de 2×2 m (4 m^2) en donde se hizo el seguimiento de las plantas leñosas del sotobosque. Esto significa que en total

fueron ocho cuadros que sumaban un área total de 32 m² por parcela, todos ellos delimitados por varillas metálicas y alambre galvanizado, a las cuales se les dio mantenimiento periódico.

Se definió como plantas del sotobosque a las plantas leñosas presentes en estos cuadros que tenían una altura > 30 cm, pero un DAP (1.3 m) < 1 cm, si llegaban a esa altura (Figura 3). En caso de que los individuos ya registrados, por cualquier razón, no cumplieran con dichos criterios las plantas era excluidas del sotobosque hasta que volvieran a cumplir con el criterio de inclusión, por lo que no se tomaron en cuenta en los análisis los años en que estas estuvieron excluidas o que murieron. Los datos de estas plantas registrados durante más de una década y media están recopilados en una base de datos resguardada en el Laboratorio de Ecología y Diversidad Vegetal, Departamento de Ecología y Recursos Naturales, de la Facultad de Ciencias (Universidad Nacional Autónoma de México).

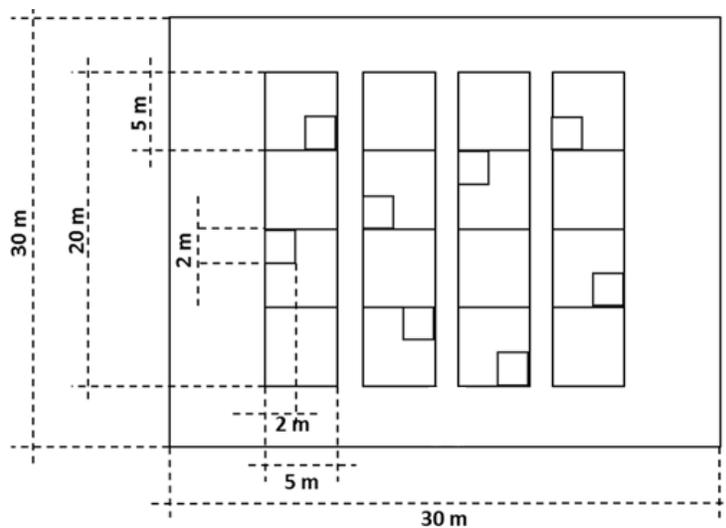


Figura 2. Esquema del diseño de las parcelas establecidas en la localidad de Nizanda, Oaxaca, para el estudio de la sucesión ecológica y la recuperación de la vegetación. El monitoreo de las plantas del sotobosque se llevó a cabo en los cuadros de 2 × 2 m, en los cuales se tomaron datos de altura, diámetro basal y supervivencia entre 2003 y 2018. Esquema modificado de Muñoz Avilés (2015).

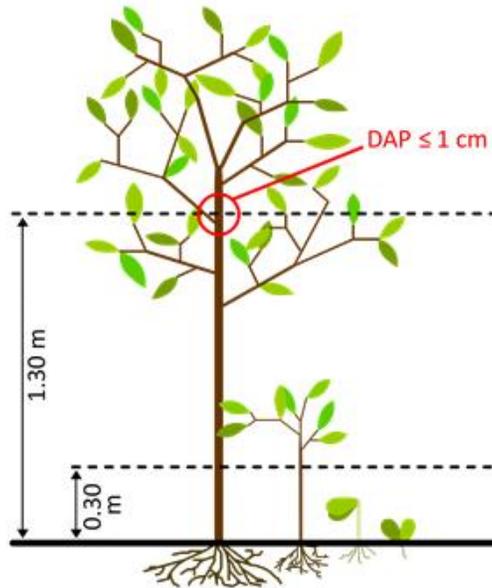


Figura 3. Diagrama que representa los criterios de inclusión utilizados en este estudio para definir a una planta del sotobosque. Las plantas cuyos troncos rebasaron 1 cm de DAP (a 1.3 m del suelo) no se incluyeron, ni las que tenían una altura total inferior a 30 cm.

3.4 Selección de especies y grupos de plantas

Aunque la primera etapa del análisis consistió en analizar los patrones sucesionales en la tasa de crecimiento en todos los individuos del sotobosque sin discriminar por especie, en una segunda etapa se desglosó la respuesta del crecimiento a la edad sucesional a través de la clasificación de las especies en distintos grupos funcionales o taxonómicos. Este procedimiento permitió poner a prueba si los patrones en el crecimiento de especies que responden al ambiente y tienen funciones similares en sus hábitats, sin la necesidad de investigar cada especie por separado. A continuación, se describen los grupos definidos.

Especies pioneras y de bosque maduro. La designación de especies pioneras y especies de bosque maduro se basó en la clasificación hecha por Lebrija-Trejos *et al.* (2010). Ésta consistió en clasificaciones multivariadas basadas en atributos funcionales de las especies, en los patrones de

abundancia de las especies en otros BTC secundarios y maduros, y del conocimiento empírico de los pobladores de la zona. El gremio de las especies pioneras solamente incluyó cuatro taxones (Cuadro A2, Anexo II), mientras que el gremio de las especies de bosque maduro estuvo representado por un conjunto mucho más grande (56 especies; Cuadro A2, Anexo II).

Forma de crecimiento. Las especies leñosas estudiadas se dividieron en tres formas de crecimiento: lianas, arbustos y árboles. La asignación de las especies a cada categoría se basó principalmente en un estudio previo realizado en la zona de estudio (Pérez-García *et al.*, 2010). La información para las especies que no tenían asignada una forma de crecimiento se obtuvo a través de fuentes digitales en internet, principalmente del sitio Tropicos (<https://www.tropicos.org/>) del Jardín Botánico de Missouri. El conjunto clasificado por formas de crecimiento incluyó 121 especies de plantas, de las cuales 60 fueron árboles, 39 arbustos y 22 lianas (Cuadro A2, Anexo II). Para los árboles y los arbustos, la base de datos contiene información de las dos variables de tamaño usadas en este estudio: área basal y altura. Sin embargo, no hay datos de altura para las lianas pues esta variable no se midió en este grupo, por lo cual sólo se tiene información de área basal. Por esta razón, en algunos grupos funcionales el número de especies e individuos es mayor para el conjunto de datos de área basal que para los de altura.

Densidad de la madera. Para la densidad de la madera se usaron datos previamente tomados del sitio de estudio; sin embargo, hubo especies para las que no había disponibles datos de densidad obtenidos *in situ*. En los casos en los que no se contaba con dicha información, se siguió el protocolo establecido por Mitchard *et al.* (2014) y se obtuvo la información del sitio DRYAD disponible en línea (<https://datadryad.org/stash>) en la base de datos *Global Wood Density Database* (Chave *et al.*, 2009; Zanne *et al.*, 2009).

Con los datos de densidad de madera de cada especie se construyó un histograma de frecuencias que se utilizó para dividir a las especies en dos categorías: especies con baja densidad de la madera y especies con alta densidad de la madera. El punto de división de estas dos categorías se encuentra un poco arriba del promedio 0.678 g/cm^3 . Hubo 63 especies con madera de baja densidad y 60 especies con madera de alta densidad (Cuadro A2, Anexo II).

Tamaño de la semilla. Para clasificar a las especies por tamaño de su semilla se decidió usar el ancho de esta estructura como indicador de su tamaño. La información de la anchura de las semillas se obtuvo principalmente de un catálogo de semillas de la región de estudio (Cervantes-Jiménez, 2015). Como no todas las especies están representadas en dicho catálogo, se complementó la información a través de distintas fuentes digitales, principalmente TROPICOS (<https://www.tropicos.org/>). Al igual que en el caso de la densidad de la madera, se construyó un histograma de frecuencias para examinar la distribución de tamaños, lo que permitió separar a las especies en dos categorías: con semillas pequeñas y con semillas grandes. El punto de división de las categorías se encuentra por abajo del promedio (6.2 mm). El grupo de especies con semillas grandes incluyó 38 taxones, a diferencia del grupo de especies con semillas pequeñas, que fue más grande (61 especies; Cuadro A2, Anexo II).

Otros grupos. Además de estos grupos funcionales de plantas, también se hicieron análisis separando dos conjuntos particulares de especies: el conjunto de especies que presentan fenología inversa (es decir, que producen hojas en la época de secas y que las pierden en la época lluviosa; tres especies en total), y de las especies pertenecientes a la familia Fabaceae, la cual estuvo representada por 28 taxones (Cuadro A2, Anexo II).

Especies individuales. Para analizar los patrones sucesionales en el crecimiento de especies individuales, al margen de su pertenencia a algún gremio o grupo taxonómico o ecológico, se

hicieron análisis para las especies más abundantes del sotobosque. Se seleccionaron un total de ocho especies pertenecientes a cuatro familias; cada especie contó con al menos 200 registros a lo largo del periodo de monitoreo de la sucesión secundaria en la cronosecuencia (Cuadro A2, Anexo II).

3.5 Modelación de la variación sucesional del crecimiento

Idealmente, el crecimiento de un organismo debe medirse como el incremento de su biomasa a través del tiempo (Briggs *et al.*, 1920; Hunt *et al.*, 2002) Sin embargo, este enfoque para la evaluación del crecimiento requiere el uso de métodos destructivos que requieren sacrificar toda la planta. Por lo tanto, este método imposibilita el seguimiento de un individuo a lo largo del tiempo. Los incrementos en algunas dimensiones de las plantas, como su área basal o su altura, pueden ser buenos estimadores del crecimiento de la parte aérea de la planta, sin la necesidad de sacrificar al individuo (Villar *et al.*, 2014).

La variable más utilizada para el análisis del crecimiento de las plantas es la tasa relativa de crecimiento (RGR, siglas del nombre en inglés “*relative growth rate*”). Esta variable constituye una medida del crecimiento en términos de una tasa de aumento en tamaño por unidad de tiempo, es decir, qué tanto crece un organismo en relación con su tamaño anterior en un período de tiempo determinado (Hunt, 1990; Villar, 2004; Pommerening y Muszta, 2015). Esto significa que la RGR es una medida estandarizada del crecimiento, por lo cual permite reducir las diferencias inherentes que existen en el crecimiento entre los distintos tamaños de las plantas, para que su desempeño pueda ser comparable (Hunt, 1990).

Sin embargo, dado que la RGR es una variable compuesta, es decir, una variable calculada a partir de dos o más variables simples (en este caso el tamaño en el tiempo t y el tamaño en el tiempo $t + 1$), tiene asociada a ella la incertidumbre o error de cada una de las variables medidas, por lo que dificulta su modelación, ya sea en el ajuste de los modelos o en la violación de algunos supuestos del modelo. Por esta razón se decidió modelar el crecimiento de las plantas como el tamaño de la planta (medido en altura o en área basal) en el tiempo $t + 1$ en función del tamaño en el tiempo t y la edad sucesional (que fue utilizada como una medida indirecta o *proxy* de los cambios microambientales que se dan a lo largo de la sucesión (Lebrija-Trejos *et al.*, 2011)). Y a partir del mejor modelo seleccionado se calcularon los valores predichos de RGR correspondientes a cada combinación individuo-tiempo. Esta modelación se hizo por medio de modelos lineales de efectos mixtos (LMM, siglas del nombre en inglés *linear mixed models*) y por modelos generalizados aditivos de efectos mixtos (GAMMs, siglas del nombre en inglés *general additive mixed models*). Se consideraron como efectos aleatorios a la parcela (hay 17 parcelas en total, cada una ubicada en distintos puntos del sitio de estudio), el año de censo (las plantas experimentan distintas condiciones ambientales en cada año) y la especie (el crecimiento varía considerablemente entre las especies (Grime y Hunt, 1975)). Los modelos fueron construidos usando la función `lmer` del paquete `lme4` (Bates *et al.*, 2015) de R (R Core Team, 2019).

Se construyeron un total de 24 modelos distintos para determinar cuál explicaba mejor el cambio del tamaño de la planta en el tiempo $t + 1$ en función de la edad sucesional para todas las especies de plantas juntas sin distinción de ningún tipo y para los grupos funcionales (Cuadro 1). En contraste, en el caso de las especies individuales sólo se tomaron en cuenta ocho modelos (modelos 9 al 16), ya que no fue necesario incluir a las especies como factor aleatorio. En todos los análisis

se llevó a cabo un procedimiento de selección de modelos para averiguar cuál tenía mejor apoyo en los datos.

La selección del mejor modelo se basó en el Criterio de Información de Akaike corregido para el tamaño de muestra (AICc, siglas del inglés de “sample-corrected Akaike Information Criterion”); además, se calculó el peso del AIC (AICc (w)) para cada modelo. El modelo que se seleccionó fue el que tuvo el menor valor de AICc ya que es el que muestra una mejor relación entre ajuste y simplicidad; no obstante, para todo el conjunto de plantas también se tomaron en cuenta los modelos que tuvieron un AICc menor a 2 con respecto al mejor modelo (Burnham y Anderson 2002) con el fin de ver si la tendencia de los distintos modelos era diferente entre sí. La selección de modelos se llevó a cabo mediante la función AICc del paquete AICcmodavg (Mazerolle, 2017) de R (R Core Development Team, 2019).

Finalmente, con base en el mejor modelo se calcularon las RGR predichas para las plantas en cada año sucesional de la siguiente manera:

$$RGR_{\text{pred}} = Y_{\text{pred}}(X_{1 \text{ obs}}) - X_{1 \text{ obs}}$$

donde Y es el valor predicho por el mejor modelo o el modelo promedio y X_1 es el tamaño en el tiempo t (en escala logarítmica).

Cuadro 1. Lista de todos los modelos construidos para analizar el efecto de la edad sucesional en el crecimiento basado en medidas de altura y área basal en plantas del sotobosque de bosques secundarios y de bosque maduro de BTC en Nizanda, Oaxaca, México. Y , tamaño (altura o área basal) en el tiempo $t + 1$ (en escala logarítmica); X_1 , tamaño en el tiempo t (en escala logarítmica); X_2 , edad sucesional; U_i , efecto aleatorio de la parcela; V_j , efecto aleatorio de la especie; W_k , efecto aleatorio del año de censo; ε , error con distribución normal; s , representa las funciones que utilizan GAMMs. Los modelos 1, 9 y 17 representan los modelos nulos.

Modelos	Representación matemática
1	$Y = \beta_0 + U_i + V_j + W_k + \varepsilon$
2	$Y = \beta_0 + \beta_1 X_1 + U_i + V_j + W_k + \varepsilon$
3	$Y = \beta_0 + \beta_1 X_1 + \beta_2 X_2 + U_i + V_j + W_k + \varepsilon$
4	$Y = \beta_0 + \beta_1 X_1 X_2 + U_i + V_j + W_k + \varepsilon$
5	$Y = \beta_0 + \beta_1 X_1 + \log(\beta_2 X_2) + U_i + V_j + W_k + \varepsilon$
6	$Y = \beta_0 + \beta_1 (X_1)(\log(X_2)) + U_i + V_j + W_k + \varepsilon$
7	$Y = \beta_0 + s(X_1) + s(X_2) + U_i + V_j + W_k + \varepsilon$
8	$Y = \beta_0 + s(X_1) + s(\log(X_2)) + U_i + V_j + W_k + \varepsilon$
9	$Y = \beta_0 + U_i + W_j + \varepsilon$
10	$Y = \beta_0 + \beta_1 X_1 + U_i + W_j + \varepsilon$
11	$Y = \beta_0 + \beta_1 X_1 + \beta_2 X_2 + U_i + W_j + \varepsilon$
12	$Y = \beta_0 + \beta_1 X_1 X_2 + U_i + W_j + \varepsilon$
13	$Y = \beta_0 + \beta_1 X_1 + \log(\beta_2 X_2) + U_i + W_j + \varepsilon$
14	$Y = \beta_0 + \beta_1 (X_1)(\log(X_2)) + U_i + W_j + \varepsilon$
15	$Y = \beta_0 + s(X_1) + s(X_2) + U_i + W_j + \varepsilon$
16	$Y = \beta_0 + s(X_1) + s(\log(X_2)) + U_i + W_j + \varepsilon$
17	$Y = \beta_0 + V_j + W_k + \varepsilon$
18	$Y = \beta_0 + \beta_1 X_1 + V_j + W_k + \varepsilon$
19	$Y = \beta_0 + \beta_1 X_1 + \beta_2 X_2 + V_j + W_k + \varepsilon$
20	$Y = \beta_0 + \beta_1 X_1 X_2 + V_j + W_k + \varepsilon$
21	$Y = \beta_0 + \beta_1 X_1 + \log(\beta_2 X_2) + V_j + W_k + \varepsilon$
22	$Y = \beta_0 + \beta_1 (X_1)(\log(X_2)) + V_j + W_k + \varepsilon$
23	$Y = \beta_0 + s(X_1) + s(X_2) + V_j + W_k + \varepsilon$
24	$Y = \beta_0 + s(X_1) + s(\log(X_2)) + V_j + W_k + \varepsilon$

4 Resultados

4.1 Patrón general del crecimiento de las plantas del sotobosque en conjunto

El seguimiento durante 15 años de las plantas leñosas del sotobosque en 17 parcelas de BTC sucesional permitió calcular un total de 10,277 valores de tasas relativas de crecimiento (RGR) en el caso del área basal, y de 7,700 valores en el caso de la altura (el número de valores de RGR basados en altura es menor que el de los basados en área basal porque no se midió esta última variable en las lianas).

En primer lugar, destaca la enorme variación que se observa en los valores de RGR, independientemente de la edad sucesional y de la variable que se midió en las plantas para el cálculo de las tasas (Figura 4a, b), aunque la variación fue mayor para las tasas basadas en las medidas de altura (Cuadro 2). En segundo lugar, llama la atención el gran porcentaje de plantas jóvenes que presentaron reducciones en altura o en área basal durante la sucesión, como lo indican los porcentajes de valores negativos de RGR, tanto para el área basal (27%) como para la altura (29%) (Cuadro 2); es decir, casi un tercio de todos los valores calculados de RGR corresponden a eventos de decrecimiento en este conjunto de plantas. No obstante, aun con estos porcentajes altos de valores negativos, cabe destacar que el crecimiento promedio de una planta joven en el sotobosque se fue positivo tanto en área basal como en altura, siendo el valor promedio de RGR basado en área basal un poco mayor que el valor promedio basado en altura (Cuadro 2).

A pesar de que los valores promedio de RGR fueron positivos, es notable que la velocidad promedio de crecimiento estimado para las plantas jóvenes en este bosque fue muy bajo. En el caso

de los valores basados en área basal las plantas crecieron con una tasa promedio de $0.191 \text{ cm}^2 \text{ cm}^{-2} \text{ año}^{-1}$, mientras que los valores basados en altura tuvieron un promedio de $0.077 \text{ cm cm}^{-1} \text{ año}^{-1}$ (Cuadro 2). Estos valores promedio de RGR tan bajos se deben a que la gran mayoría de los valores calculados para esta variable se concentran muy cerca del 0: en el caso del área basal, el 50% de los valores de RGR oscilaron entre 0 y $0.45 \text{ cm}^2 \text{ cm}^{-2} \text{ año}^{-1}$, mientras que la fracción correspondiente en altura se mantuvo entre 0 y $0.2 \text{ cm cm}^{-1} \text{ año}^{-1}$ (Figuras 5a y 6a). Al margen de esta gran mayoría de valores de RGR extremadamente pequeños, destaca la existencia de plantas que crecieron muy rápido en algunos años y ciertas parcelas, con valores de RGR de hasta $3.774 \text{ cm}^2 \text{ cm}^{-2} \text{ año}^{-1}$ en área basal y de hasta $1.561 \text{ cm cm}^{-1} \text{ año}^{-1}$ en altura (Cuadro 2). Estos valores son casi 20 veces más grandes que sus respectivos promedios. Asimismo, algunas plantas tuvieron tasas negativas muy grandes en algunos años, con valores extremos de hasta $-4.114 \text{ cm}^2 \text{ cm}^{-2} \text{ año}^{-1}$ en área basal y de $-2.590 \text{ cm cm}^{-1} \text{ año}^{-1}$ en altura (Cuadro 2). Es importante destacar que estos valores son atípicos para los individuos jóvenes que crecen en el sotobosque de este bosque.

La gran variación observada en los valores de RGR en las plantas jóvenes de este bosque no impidió ajustar los modelos matemáticos construidos para analizar los cambios sucesionales de sus tasas de crecimiento. En primer lugar, cabe resaltar que ninguno de los modelos nulos construidos (i.e., los modelos 1, 9 y 17), los cuales suponen que el crecimiento no varía a lo largo de la sucesión ni del tamaño inicial, fue seleccionado como uno de los mejores modelos en ningún caso (Cuadro 3).

En términos generales, el comportamiento sucesional del crecimiento, medido tanto en área basal como en altura, muestra un crecimiento relativamente rápido muy temprano en la sucesión, con una disminución subsecuente conforme avanza la edad sucesional (Figura 4a, b). Para ambos modelos, es evidente que el pico de crecimiento de las plantas se limita a los primeros años de la sucesión (*ca.* tres años); posteriormente, las RGR disminuyen rápidamente en los años siguientes,

aunque la pendiente del modelo parece estabilizarse un poco en las edades jóvenes (5-30 años); este comportamiento es más claro para el crecimiento en altura que en área basal. Más adelante en la sucesión, después de esta breve estabilización, las RGR vuelven a disminuir de forma gradual durante el resto de la sucesión. Una diferencia notable entre los modelos basados en las dos variables es que en altura predice tasas negativas conforme el bosque envejece (*ca.* a partir de 70 años de desarrollo sucesional) (Figura 4b). En contraste, el modelo para el área basal predice tasas positivas durante el gradiente sucesional completo (Figura 4a).

Cuadro 2. Estadística descriptiva de las tasas de crecimiento de las plantas jóvenes del sotobosque de un bosque tropical caducifolio. Tasas de crecimiento en área basal (ab) en $\text{cm}^2 \text{cm}^{-2} \text{año}^{-1}$ y tasas de crecimiento en altura (alt) en $\text{cm cm}^{-1} \text{año}^{-1}$. Datos desglosados para los diferentes grupos de especies estudiados y para algunas especies individuales (ver texto para más detalles). D.E, desviación estándar; CV, coeficiente de variación; Min, valor mínimo registrado; Máx, valor máximo registrado; TN, proporción de tasas negativas registradas en cada grupo estudiado.

Grupos de especies/Especies	Media	D.E	CV (%)	Mín.	Máx.	TN (%)
Todas (ab)	0.191	0.538	281.317	-4.114	3.774	27.0
Todas (alt)	0.077	0.258	336.651	-2.590	1.561	29.0
Pioneras (ab)	0.264	0.596	225.978	-2.654	2.746	24.2
Pioneras (alt)	0.116	0.296	255.474	-2.186	1.423	22.9
Maduras (ab)	0.178	0.470	264.279	-4.114	2.838	25.9
Maduras (alt)	0.0741	0.230	310.432	-1.504	1.288	28.1
Árboles (ab)	0.183	0.475	259.691	-3.423	0.232	25.3
Árboles (alt)	0.080	0.240	299.393	-2.190	1.423	27.1
Arbustos (ab)	0.223	0.543	243.533	-4.114	3.185	25.2
Arbustos (alt)	0.079	0.271	342.839	-2.590	1.561	29.4
Densidad alta (ab)	0.193	0.495	256.828	-3.423	2.838	25.8
Densidad alta (alt)	0.070	0.255	366.285	-2.590	1.288	29.5
Densidad baja (ab)	0.192	0.571	296.784	-4.114	3.774	27.5
Densidad baja (alt)	0.084	0.260	308.979	-2.186	1.540	27.9
Semillas grandes (ab)	0.133	0.490	368.928	-3.423	3.774	31.0
Semillas grandes (alt)	0.062	0.220	354.077	-1.846	1.253	29.3
Semillas chicas (ab)	0.210	0.545	259.550	-4.114	3.185	25.2
Semillas chicas (alt)	0.084	0.264	313.144	-1.504	1.540	28.5
Leguminosas (ab)	0.231	0.574	248.596	-3.423	3.178	25.1
Leguminosas (alt)	0.083	0.292	351.848	-2.186	1.423	29.9
Fenología inversa (ab)	0.110	0.466	422.537	-4.114	2.217	30.8
Fenología inversa (alt)	0.036	0.185	509.945	-0.916	0.963	31.6
<i>Mimosa acantholoba</i> (ab)	0.271	0.540	199.317	-2.639	2.493	23.3
<i>Mimosa acantholoba</i> (alt)	0.136	0.287	211.031	-2.186	1.423	19.4
<i>Senna holwayana</i> (ab)	0.184	0.497	270.260	-2.523	1.819	27.5
<i>Senna holwayana</i> (alt)	0.055	0.280	506.610	-2.590	0.693	26.3
<i>Croton niveus</i> (ab)	0.204	0.402	197.521	-1.386	1.553	20.9
<i>Croton niveus</i> (alt)	0.080	0.218	272.594	-0.948	0.771	26.6
<i>Lonchocarpus lanceolatus</i> (ab)	0.125	0.428	342.742	-2.116	2.199	29.1
<i>Lonchocarpus lanceolatus</i> (alt)	0.057	0.225	394.755	-1.495	0.953	31.8

Cuadro 2. Continuación.

<i>Euphorbia schlechtendalii</i> (ab)	0.249	0.407	163.328	-1.196	2.522	17.9
<i>Euphorbia schlechtendalii</i> (alt)	0.120	0.192	160.430	-0.668	0.847	18.4
<i>Aeschynomene compacta</i> (ab)	0.320	0.598	186.699	-2.115	2.838	19.3
<i>Aeschynomene compacta</i> (alt)	0.115	0.352	306.428	-1.504	1.099	27.7
<i>Bonellia macrocarpa</i> (ab)	0.099	0.499	503.017	-4.114	2.217	33.1
<i>Bonellia macrocarpa</i> (alt)	0.025	0.177	717.999	-0.916	0.916	33.4
<i>Coccoloba liebmannii</i> (ab)	0.132	0.389	294.539	-1.409	2.038	26.8
<i>Coccoloba liebmannii</i> (alt)	0.058	0.211	363.211	-0.617	0.963	30.4

Cuadro 3. Modelos seleccionados para el crecimiento de todas las plantas del sotobosque. en área basal y en altura. Sólo se muestran los modelos que en conjunto acumulan al menos 0.95 AICc(w). Δ AICc, diferencia en el valor de AICc respecto al mejor modelo. AICc(w), peso de Akaike. Cum (w), peso acumulado de AICc. Mod, modelos seleccionados (ver los modelos en el Cuadro 1).

Área basal (n = 10,777/124 spp)				Altura (n = 7,770/103 spp)			
Mod	Δ AICc	AICc(w)	Cum(w)	Mod	Δ AICc	AICc(w)	Cum(w)
8	0	0.558	0.558	8	0	0.804	0.804
5	0.27	0.426	0.984	7	2.32	0.132	0.936
				5	3.03	0.059	0.995

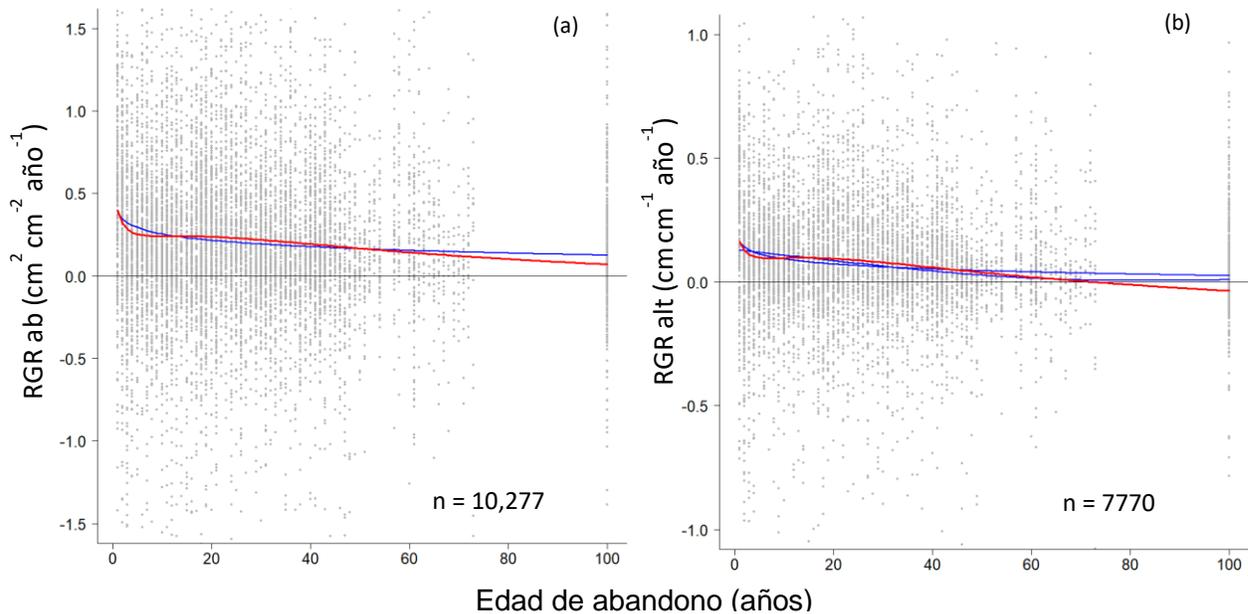


Figura 4. Variación sucesional de las tasas relativas de crecimiento anual de todas las plantas jóvenes de especies leñosas en el sotobosque de bosques secundarios de BTC (3-73 años) y en bosque maduro (100 años). Cada punto representa la tasa relativa de crecimiento anual observada por individuo, en una cierta edad sucesional. Las líneas rojas representan los valores predichos de las tasas relativas de crecimiento calculadas a partir del mejor modelo, mientras que las azules representan los valores predichos por los modelos que tuvieron un valor de AIC < 2, pero que no fueron el mejor modelo. (a) Tasas de crecimiento anual calculadas a partir de mediciones de área basal (RGR ab); (b) Tasas de crecimiento anual calculadas a partir de mediciones de altura (RGR alt). Nótese que el número de observaciones es menor en (b) porque en este análisis no se incluyeron las lianas, a las que no se midió la altura.

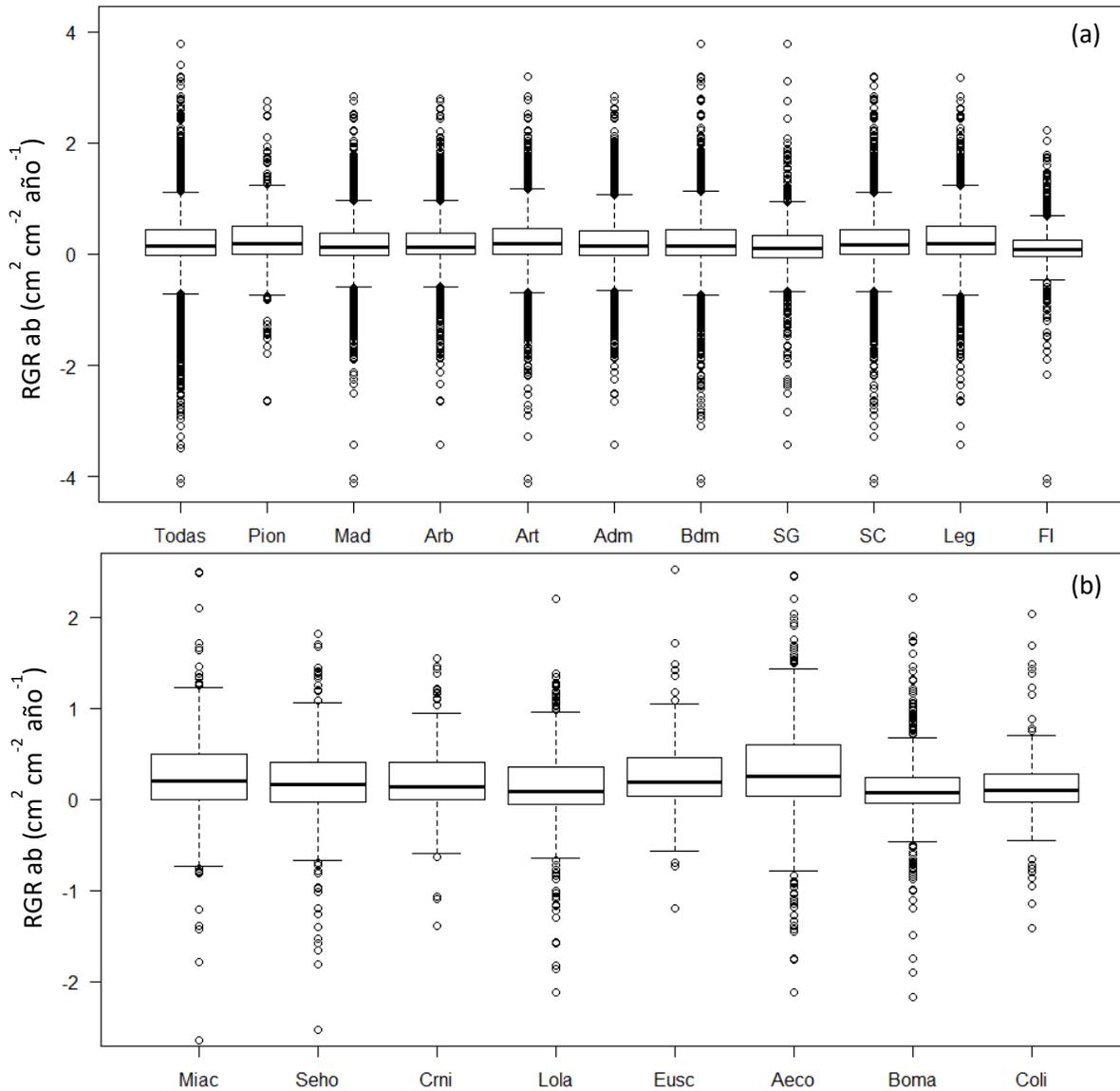


Figura 5. Tasas relativas de crecimiento en área basal de plantas del sotobosque en un bosque tropical caducifolio. (a) Total de especies y especies separadas en grupos funcionales; (b) especies más abundantes en el sotobosque. Los bigotes equivalen a 1.5 veces el intervalo inter-cuartil. Pion, especies pioneras; Mad, especies de bosque maduro; Arb, especies arbóreas; Art, especies arbustivas; Adm, especies con alta densidad de la madera; Bdm, especies con baja densidad de la madera; SG, especies con semillas grandes; SC, especies con semillas chicas; Leg, especies leguminosas; FI, especies de fenología inversa; Miac, *Mimosa acantholoba*; Seho, *Senna holwayana*; Crni, *Croton niveus*; Lola, *Lonchocarpus lanceolatus*; Eusc, *Euphorbia schlehtendalii*; Aeco, *Aeschynomene compacta*; Boma, *Bonellia macrocarpa*; Coli, *Coccoloba liebmannii*.

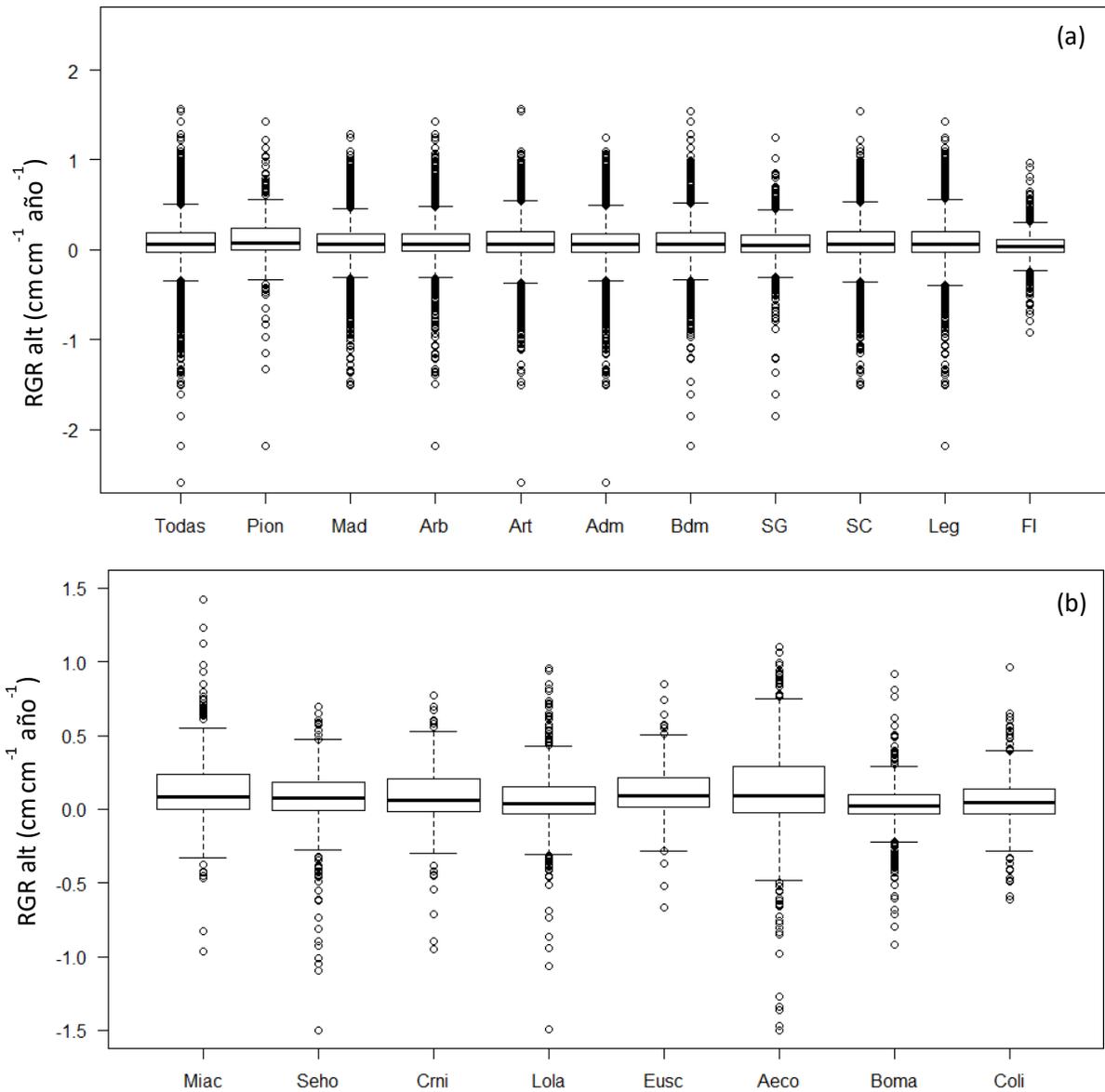


Figura 6. Tasas relativas de crecimiento en altura de plantas del sotobosque en un bosque tropical caducifolio. (a) Total de especies y especies separadas en grupos funcionales; (b) especies más abundantes en el sotobosque. Los bigotes equivalen a 1.5 veces el rango intercuartil. Pion, especies pioneras; Mad, especies de bosque maduro; Arb, especies arbóreas; Art, especies arbustivas; Adm, especies con alta densidad de la madera; Bdm, especies con baja densidad de la madera; SG, especies con semillas grandes; SC, especies con semillas chicas; Leg, especies leguminosas; FI, especies de fenología inversa; Miac, *Mimosa acantholoba*; Seho, *Senna holwayana*; Crni, *Croton niveus*; Lola, *Lonchocarpus lanceolatus*; Eusc, *Euphorbia schlechtendalii*; Aeco, *Aeschynomene compacta*; Boma, *Bonellia macrocarpa*; Coli, *Coccoloba liebmannii*.

4.2 Patrones de crecimiento de grupos funcionales del sotobosque

Al desglosar a las especies en grupos funcionales, el coeficiente de variación de las RGR disminuyó para la mayoría de los grupos, tanto en área basal como en altura; las únicas excepciones fueron las especies con fenología inversa y las que tienen semillas grandes, en las que aumentó la variación (Cuadro 2). Al igual que en los análisis para todas las especies en conjunto, los grupos funcionales siguieron presentando un gran porcentaje de RGR negativas (Cuadro 2).

En primer lugar, llama la atención el crecimiento relativamente alto que presentan las especies pioneras; este grupo en promedio llegó a crecer $0.264 \text{ cm}^2 \text{ cm}^{-2} \text{ año}^{-1}$ en área basal y $0.116 \text{ cm cm}^{-1} \text{ año}^{-1}$ en altura, valores considerablemente mayores que los de la mayoría de los otros grupos; asimismo, las especies pioneras presentaron la menor variación en sus RGR (Cuadro 2). Por su parte, las especies arbustivas y las leguminosas también tuvieron un mayor crecimiento en área basal que los otros grupos, aunque fue menor que el de las especies pioneras (Cuadro 2). En segundo lugar, y en el polo opuesto, las especies con fenología inversa presentaron un crecimiento muy lento (promedio en área basal: $0.110 \text{ cm}^2 \text{ cm}^{-2} \text{ año}^{-1}$; promedio en altura: $0.036 \text{ cm cm}^{-1} \text{ año}^{-1}$); es decir, en promedio crecen a casi la mitad de la velocidad del resto de las especies. Además, en este grupo de plantas sobresale la enorme variación en sus RGR, ya que su CV fue considerablemente mayor que el de todas las especies en conjunto, tanto en área basal como en altura (Cuadro 2).

En términos generales, en todos los grupos funcionales el crecimiento predicho por el modelo en área basal tendió a ser mayor en los primeros años de sucesión que en años subsecuentes (Figuras 7 y 8). Aunque a grandes rasgos el crecimiento en esta variable en la mayoría de los grupos fue similar, se pueden distinguir comportamientos distintos. En la mayoría de los grupos (especies

pioneras, de bosque maduro, árboles, especies con alta densidad de la madera, semillas grandes, semillas chicas y leguminosas) el patrón observado fue parecido al de todas las plantas en conjunto, con un crecimiento relativamente más alto en la sucesión temprana con una rápida disminución posterior. Sin embargo, una diferencia notable entre estos conjuntos es que sus RGR decrecieron más lentamente a partir de edades sucesionales intermedias (Figura 7a, c, e, g y 8c). El grupo de las especies pioneras destacó no sólo por presentar el crecimiento promedio más alto, sino también porque estas especies desaparecen del sotobosque de bosques secundarios después de los 30 años de sucesión; además, el modelo seleccionado predice RGR negativas a partir de los 27 años de edad sucesional (Figura 7a).

En contraste con las tendencias anteriores en área basal, los arbustos, las especies con baja densidad de la madera y las de fenología inversa no tuvieron ningún cambio en su crecimiento a lo largo de la edad sucesional (Figura 7c, e y 8a); y las tasas siempre fueron positivas y constantes durante toda la sucesión.

El análisis del crecimiento en altura mostró tres tendencias contrastantes en los grupos funcionales. El primer conjunto presentó una tendencia similar a la observada en el área basal, si bien el pico de crecimiento en altura temprano en la sucesión fue menor (Figuras 7b, d, f, h y 8d). La segunda tendencia la presentaron sólo las especies que tienen densidad baja de la madera, y consistió en un patrón unimodal con un crecimiento lento al inicio de la sucesión, un pico en edades intermedias (20-40 años) y una disminución posterior, llegando a valores negativos (Figura 7f). Finalmente, el crecimiento de las especies arbustivas, las de semilla grande y las de fenología inversa no cambió a lo largo de todo el gradiente sucesional (Figura 7d, h y 8b)

Todos los modelos de crecimiento en altura predijeron valores de RGR menores que los calculados para el área basal. De hecho, destacan tres grupos en los que los modelos predijeron RGR negativas

a lo largo del tiempo sucesional (especies pioneras, con baja densidad de la madera y leguminosas; Figura 7b, f, y 8d). La disminución en el crecimiento en altura de las especies pioneras fue más evidente que en área basal; aun así, se mantuvo constante entre los 5 y 13 años de la sucesión, edad a partir de la cual volvió a decrecer hasta alcanzar RGR negativas a los 25 años (Figura 7b).

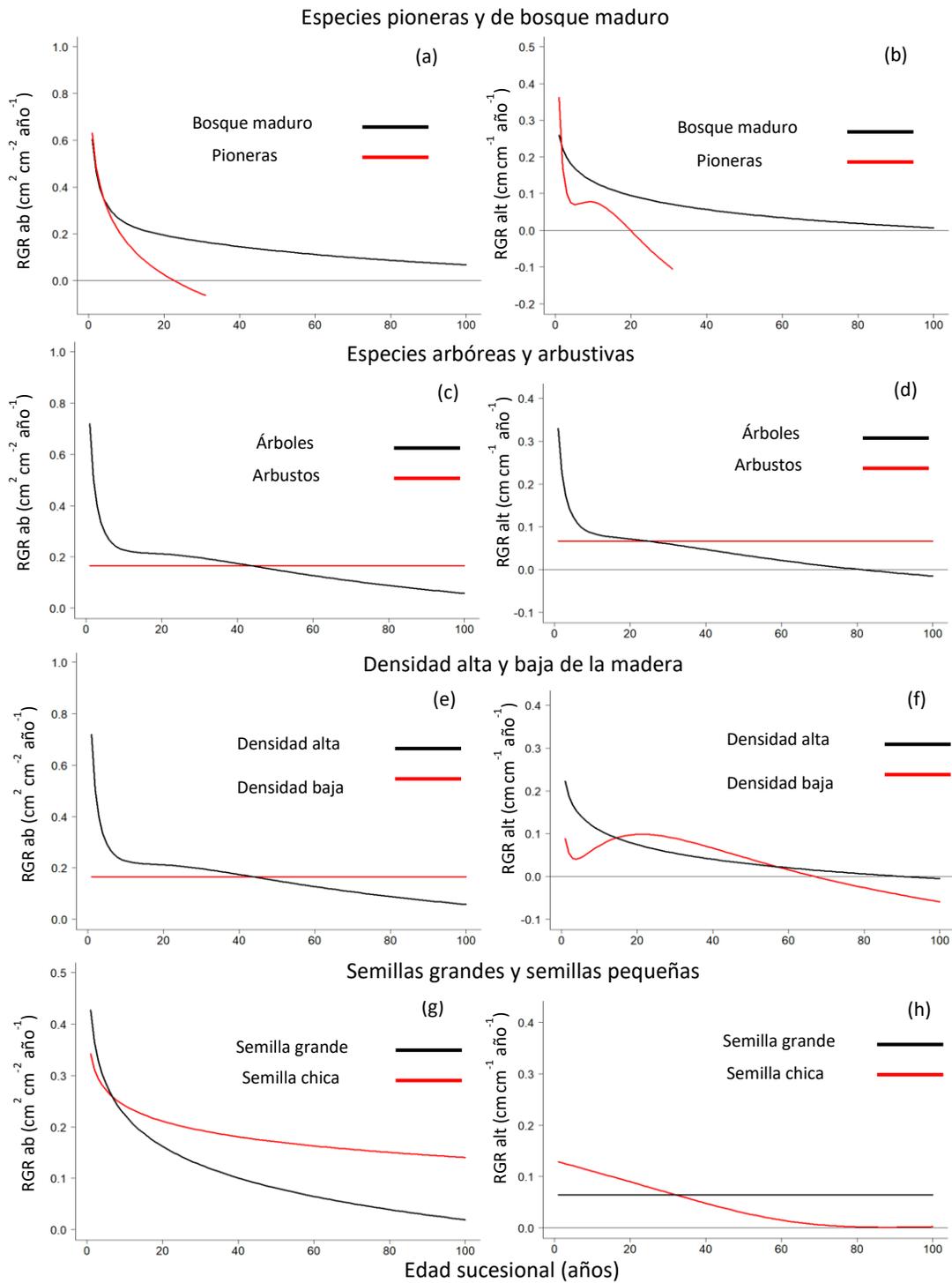


Figura 7. Variación sucesional de las tasas de crecimiento anual en área basal (paneles de la izquierda) y altura (paneles de la derecha) en grupos funcionales definidos por su estadio sucesional (a, b), forma de crecimiento (c, d), densidad de la madera (e, f) y tamaño de la semilla (g, h) de plantas jóvenes leñosas en el sotobosque de bosques secundarios de BTC (3-73 años) y en bosque maduro (100 años). En cada panel las líneas de distintos colores corresponden a los dos grupos de especies contrastantes incluidos en ese análisis, de acuerdo con la simbología de la figura.

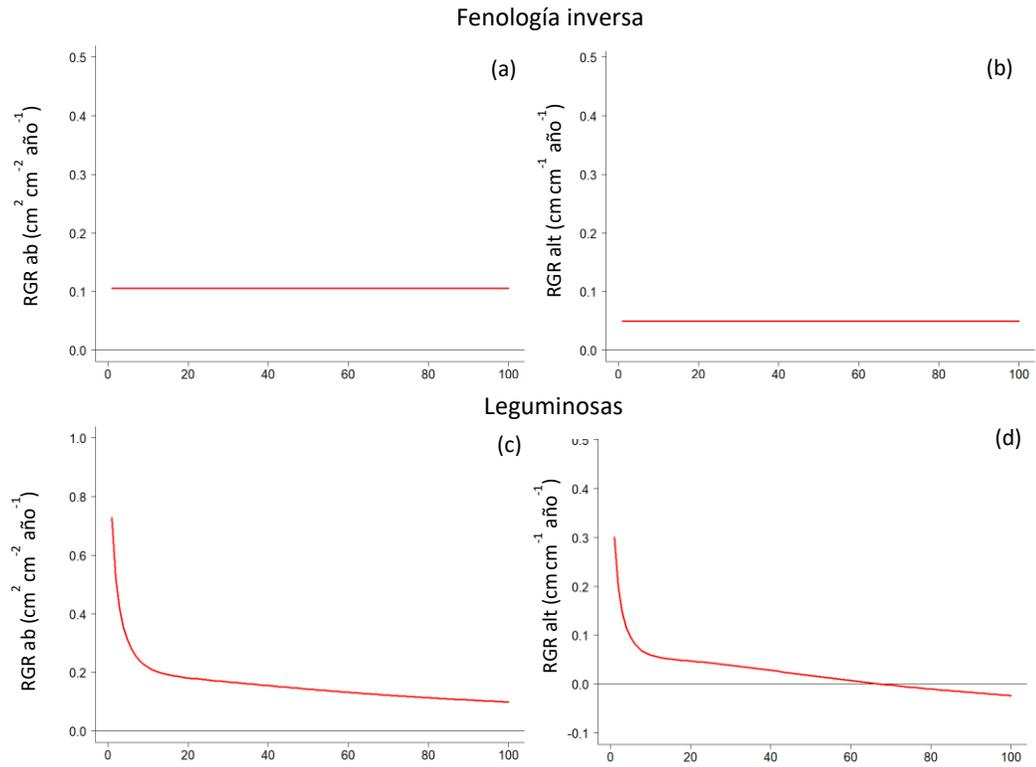


Figura 8. Variación sucesional de las tasas de crecimiento anual en área basal (paneles de la izquierda) y altura (paneles de la derecha) en grupos de especies definidos por su tipo de fenología y su familia taxonómica, de plantas leñosas en el sotobosque de bosques secundarios de BTC (3-73 años) y en bosque maduro (100 años). Las líneas rojas representan los valores de las tasas relativas de crecimiento predichas por los respectivos mejores modelos.

Cuadro 4. Modelos seleccionados para el crecimiento de todos los grupos funcionales en área basal y en altura. Sólo se muestran los modelos que en conjunto acumulan al menos 0.95 AICc(*w*). Δ AICc, diferencia en el valor de AICc respecto al mejor modelo. AICc(*w*), peso de Akaike. Cum (*w*), peso acumulado de AICc. Mod, modelos seleccionados (ver los modelos en el Cuadro 1).

Grupos funcionales	Área basal				Altura			
	Mod	Δ AICc	AICc(<i>w</i>)	Cum(<i>w</i>)	Mod	Δ AICc	AICc(<i>w</i>)	Cum(<i>w</i>)
Pioneras	13	0	0.691	0.691	8	0	0.650	0.650
	16	2.36	0.213	0.904	24	2.32	0.204	0.854
	8	4.42	0.076	0.980	16	3.03	0.143	0.997
Bosque Maduro	8	0	0.528	0.528	8	0	0.968	0.968
	5	0.27	0.463	0.991				
Alta densidad de la madera	8	0	0.999	0.999	5	0	0.725	0.725
					8	2.03	0.263	0.988
Densidad baja de la madera	2	0	0.474	0.474	8	0	0.528	0.528
	7	0.81	0.315	0.789	5	0.25	0.463	0.991
	8	3.25	0.093	0.882				
	15	4.96	0.04	0.922				
	3	5.22	0.035	0.957				
Árboles	8	0	0.902	0.902	8	0	0.996	0.996
	16	4.45	0.097	0.999				
Arbustos	2	0	0.867	0.655	2	0	0.772	0.772
	6	5.79	0.048	0.915	8	2.94	0.178	0.95
	7	6.07	0.042	0.957				
Semillas grandes	5	0	0.537	0.537	2	0	0.741	0.741
	16	1.85	0.213	0.750	5	2.88	0.175	0.916
	3	2.5	0.154	0.904	8	5.47	0.048	0.964
	7	4.35	0.061	0.965				
Semillas pequeñas	7	0	0.531	0.531	7	0	0.560	0.560
	8	1.83	0.212	0.743	8	1.46	0.269	0.829
	5	1.85	0.210	0.953	2	1.91	0.135	0.964
Leguminosas	8	0	0.660	0.660	8	0	0.887	0.887
	24	1.35	0.337	0.997	24	4.55	0.091	0.978
Fenología inversa	10	0	0.549	0.549	2	0	0.893	0.893
	13	1.54	0.254	0.803	5	4.95	0.076	0.969
	16	4.02	0.073	0.876				
	15	5.03	0.044	0.920				
	6	5.72	0.031	0.951				

4.3 Patrones generales de crecimiento de las especies más abundantes en el sotobosque

Además de los grupos funcionales, se calcularon las RGR de las ocho especies más abundantes de plantas jóvenes de especies leñosas en el sotobosque (cada una con >200 individuos a lo largo del gradiente sucesional). La especie más abundante en el sotobosque fue la leguminosa *Lonchocarpus lanceolatus*, que contó con más de 600 individuos distribuidos a lo largo de toda la sucesión. Sin embargo, llama la atención que la pionera *Mimosa acantholoba* tuvo 377 individuos en los primeros 30 años de la sucesión (a los que se limitó su presencia); esta cifra equivale a 74 % de todos los individuos del grupo de las especies pioneras. Aunque la mayoría de las especies tuvieron individuos en la parcela de bosque maduro, hubo dos excepciones notables: *Mimosa acantholoba* (0-30 años) y *Bonnellia macrocarpa* (0-70 años; Figura 9a, g).

De forma contraintuitiva, la variación en las RGR de las especies individuales más abundantes no disminuyó en comparación con las tasas de los grupos funcionales, ya que para la mayoría de estas especies la variación en las RGR fue igual o mayor (Cuadro 2). No obstante, cabe destacar que *Euphorbia schlechtendalii* tuvo la menor variación en altura y en área basal de cualquier grupo o especie estudiado, mientras que *Bonnellia macrocarpa* tuvo la mayor variación y el mayor porcentaje de tasas negativas (33%) (Cuadro 2). Las especies con las RGR promedio más grandes tanto en área basal como en altura fueron las leguminosas *Aeschynomene compacta* y *Mimosa acantholoba*, y la Euphorbiaceae *Euphorbia schlechtendalii*. Sorprendentemente, *Aeschynomene compacta* tuvo el crecimiento en área basal más rápido de las tres ($0.320 \text{ cm}^2 \text{ cm}^{-2} \text{ año}^{-1}$); lo que significa que creció en promedio 60% más rápido que todas las plantas del sotobosque en promedio. A su vez, *Mimosa acantholoba* tuvo el segundo valor promedio más alto en área basal ($0.271 \text{ cm}^2 \text{ cm}^{-2} \text{ año}^{-1}$), mientras que en altura tuvo el mayor valor promedio ($0.136 \text{ cm cm}^{-1} \text{ año}^{-1}$), casi el

doble de lo que crece una planta promedio. En contraste, la especie que presentó los valores más bajos tanto en área basal como en altura de cualquier especie y grupo estudiado fue *Bonellia macrocarpa* (área basal, $0.099 \text{ cm}^2 \text{ cm}^{-2} \text{ año}^{-1}$; altura, $0.025 \text{ cm cm}^{-1} \text{ año}^{-1}$); estos valores indican que crece en área basal a la mitad de la velocidad que una especie promedio y en altura a un tercio de esta velocidad (Cuadro 2).

En la mayoría de las especies individuales, se distinguieron en general dos tipos de respuestas del crecimiento a la edad sucesional. El primer tipo o patrón general consistió en un crecimiento máximo temprano en la sucesión, con una clara reducción subsecuente, que en algunos casos se convirtió en una estabilización de los valores predichos de RGR. En contraste, el segundo patrón consistió en que el crecimiento no respondió a la edad sucesional. Dos ejemplos claros de especies cuyo crecimiento tanto en área basal como en altura se ajusta bien al primer patrón son *Mimosa acantholoba* (Figura 9a) y *Lonchocarpus lanceolatus* (Figura 9e); sin embargo, hay algunas diferencias notables entre ellas, pues en la primera los valores predichos de RGR se hacen negativos desde etapas intermedias mientras que en la segunda el crecimiento modelado se hace negativo sólo en etapas muy avanzadas de la sucesión. A su vez, dos ejemplos del segundo patrón son *Aeschynomene compacta* (Figura 9k, l) y *Bonellia macrocarpa* (Figura 9m, n), aunque de nuevo sus patrones sucesionales de crecimiento varían ligeramente.

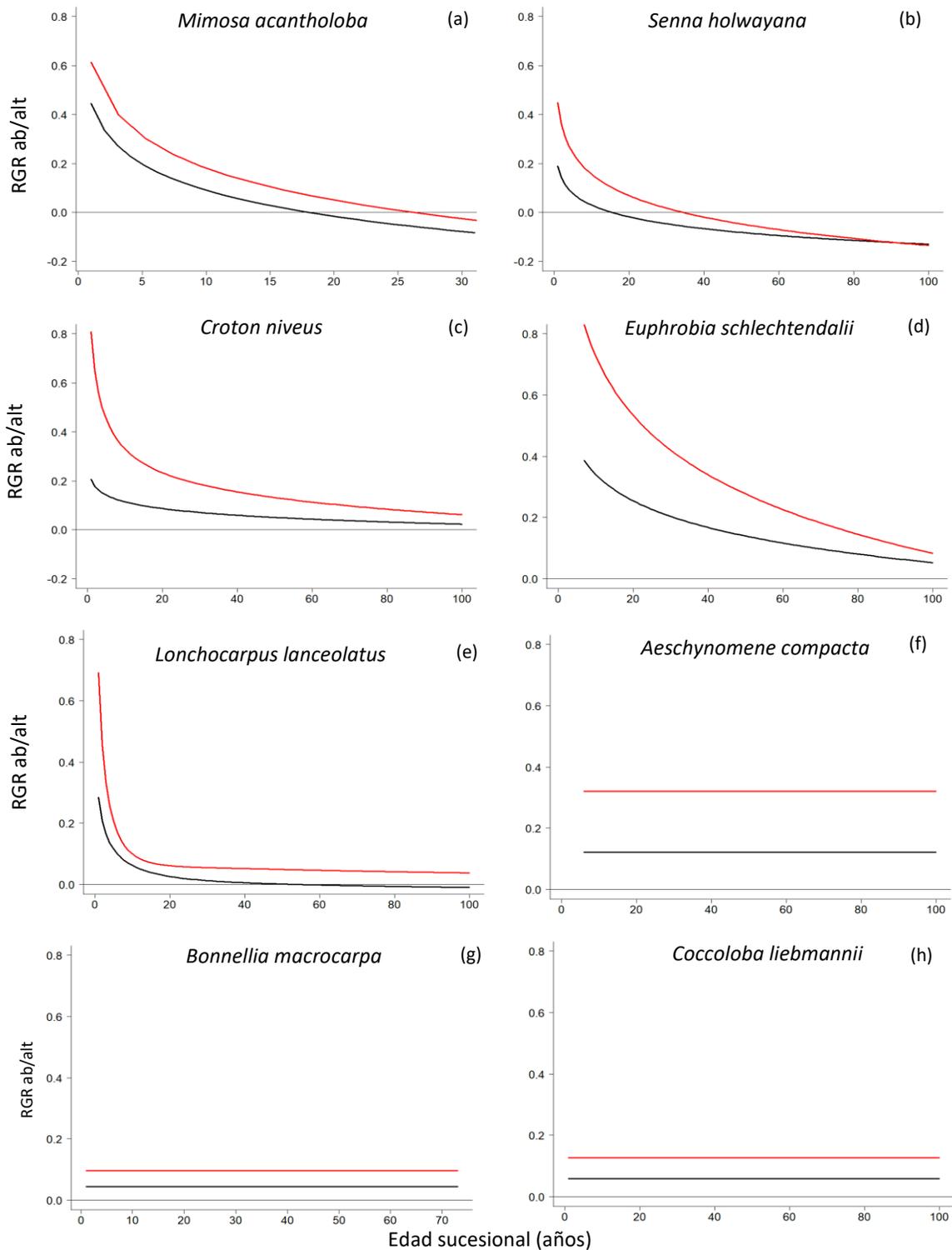


Figura 9. Variación sucesional de las tasas de crecimiento en área basal ($\text{cm}^2 \text{cm}^{-2} \text{año}^{-1}$; líneas negras) y altura ($\text{cm cm}^{-1} \text{año}^{-1}$; líneas rojas) de las especies leñosas más abundantes en el sotobosque de bosques secundarios de BTC (3-73 años) y en bosque maduro (100 años). Nótese el eje de edad sucesional más corto para *Mimosa acantholoba* y *Bonnellia macrocarpa*.

Cuadro 5. Modelos seleccionados para el crecimiento de las especies más abundantes en área basal y en altura. Sólo se muestran los modelos que en conjunto acumulan al menos 0.95 AICc(*w*). Δ AICc, diferencia en el valor de AICc respecto al mejor modelo. AICc(*w*), peso de Akaike. Cum (*w*), peso acumulado de AICc. Mod, modelos seleccionados (ver los modelos en el Cuadro 1).

Especies	Área basal				Altura			
	Mod	Δ AICc	AICc(<i>w</i>)	Cum. (<i>w</i>)	Mod	Δ AICc	AICc(<i>w</i>)	Cum. (<i>w</i>)
<i>Mimosa acantholoba</i>	13	0	0.718	0.718	13	0	0.534	0.534
	16	2.13	0.248	0.966	16	0.76	0.358	0.892
					14	1.78	0.068	0.960
<i>Senna holwayana</i>	13	0	0.493	0.493	13	0	0.702	0.702
	16	0.05	0.481	0.974	16	2.26	0.227	0.929
					15	5.6	0.043	0.972
<i>Croton niveus</i>	16	0	0.986	0.986	16	0	0.534	0.534
					15	0.8	0.358	0.892
					14	4.12	0.068	0.960
<i>Lonchocarpus lanceolatus</i>	16	0	0.982	0.982	16	0	0.606	0.606
					13	0.98	0.372	0.978
<i>Euphorbia schlehtendalii</i>	14	0	0.896	0.896	14	0	0.466	0.466
	16	5.05	0.072	0.968	13	0.24	0.412	0.878
					16	3.22	0.093	0.971
<i>Aeschynomene compacta</i>	10	0	0.92	0.92	10	0	0.917	0.917
	13	5.88	0.05	0.97	13	1.61	0.046	0.963
<i>Bonellia</i>	10	0	0.911	0.911	10	0	0.766	0.766
<i>macrocarpa</i>	13	6.60	0.039	0.95	13	3.03	0.168	0.934
					16	5.90	0.04	0.974
<i>Coccoloba liebmannii</i>	10	0.00	0.767	0.767	10	0	0.975	0.975
	13	3.10	0.163	0.930				
	16	5.48	0.049	0.979				

5 Discusión

Uno de los principales objetivos del estudio de la sucesión es dilucidar los factores involucrados en el establecimiento y la trayectoria posterior de las plantas jóvenes hasta alcanzar el dosel o su etapa adulta. En particular, es necesario entender cómo crecen las plantas jóvenes en comunidades con distinto desarrollo sucesional. Usando datos de dinámica del sotobosque en sitios sucesionales de BTC para un periodo de 15 años con un seguimiento anual de cada parcela, este estudio permitió reconocer algunos patrones de crecimiento de las plantas del sotobosque. En general, los resultados sugieren que a pesar del gran número de factores implicados en el crecimiento de las plantas en condiciones naturales, la edad sucesional parece ejercer un efecto en el crecimiento de las plantas; sin embargo, dicho efecto es tenue a nivel comunitario. Este hallazgo concuerda con la predicción de la hipótesis general del estudio. La tendencia más común, tanto en área basal como en altura, para todas las especies y los grupos funcionales analizados fue de un mayor crecimiento anual promedio al principio de la sucesión con una disminución posterior a medida que el bosque envejece. Este comportamiento contrasta con la hipótesis particular que establece que al comienzo de la sucesión el agua es el recurso más limitante para el crecimiento en el sotobosque y por lo tanto predice que el crecimiento debería estar más limitado al principio de la sucesión. El patrón contrario observado sugiere que las plantas jóvenes del sotobosque de estos bosques sucesionales están afectadas en sus tasas de crecimiento principalmente por la disponibilidad de luz en los primeros años de la sucesión. En los siguientes apartados se discuten con mayor detalle los resultados del estudio.

5.1 Variación del crecimiento y tasas negativas de las plantas jóvenes del sotobosque

Antes de discutir las implicaciones de los resultados, vale la pena hacer una reflexión sobre dos características distintivas de los datos, que son la gran variabilidad en las RGR que observamos independientemente del grupo o especie analizada, y los porcentajes relativamente altos de valores negativos de estas tasas. En última instancia, estas particularidades dificultan llegar a conclusiones contundentes.

Todas las plantas jóvenes de especies leñosas en el sotobosque mostraron una enorme variación en su crecimiento independientemente de la edad sucesional de la parcela en la que fue registrada (Cuadro 2). En realidad, este resultado no es sorprendente, ya que existen reportes de grandes diferencias entre los valores de RGR entre especies de plantas y entre los individuos de una misma especie (Grime y Hunt, 1975; Kik *et al.*, 1991; Biere, 1996; Poorter y Garnier, 1999; Chaturvedi *et al.*, 2011), no solo en condiciones de campo sino también en ambientes controlados. Por ejemplo, Grime y Hunt (1975) calcularon los valores de RGR de más de 100 especies distintas de plantas cultivadas en condiciones óptimas, y observaron que la variación interespecífica era muy elevada, mientras que Poorter y Garnier (1999) reportaron que las RGR de algunas especies variaban en su valor promedio hasta 40 veces. En este estudio, los valores promedio de las RGR de especies individuales difirieron hasta casi seis veces de su valor promedio en altura y más de tres veces su valor promedio en área basal (Cuadro 2).

Aparentemente, una fuente importante de la gran variación observada en las RGR de las plantas del sotobosque fue la pérdida constante de biomasa área a lo largo de la sucesión. Esta afirmación se basa en los porcentajes altos de valores negativos de RGR: 27% para los valores basados en área basal y 29% para los basados en altura (Cuadro 2). Estos porcentajes son similares a los reportados

por Clark y Clark (1999), los cuales varían entre 22 y 29% en plantas estudiadas en condiciones naturales en un bosque tropical húmedo, lo que sugiere que estas aparentes pérdidas de biomasa área son comunes en plantas que están en la fase de regeneración (Clark y Clark, 2001). En condiciones de campo, las pérdidas de biomasa de las plantas jóvenes son consecuencia de diversos factores, incluyendo la depredación por herbívoros, el estrés hídrico, los daños físicos provocados por la caída de ramas e incluso otra explicación para estos valores negativos podría ser el error de medición, ya que las magnitudes a medir en las plantas eran muy pequeñas y en lugares de difícil acceso (Zimmerman, 1983; Clark y Clark, 2001; Davis *et al.*, 2002; Condit *et al.*, 2017). Entre estos factores, podemos suponer que uno de los más importantes para las plantas jóvenes de nuestro estudio fueron las severas condiciones de sequía durante la época de secas. La ausencia prolongada de agua puede causar cavitación en el sistema conductor de las plantas, lo que podría provocar la muerte de partes o del individuo entero (Davis *et al.*, 2002). Para evitar este último escenario, se hipotetiza que las plantas a lo largo de su historia evolutiva han desarrollado estrategias para enfrentar este tipo de percances. Zimmerman (1983) propuso que en situaciones estresantes extremas, la organización modular de las plantas les confiere la capacidad de escindir sus órganos más distales como las hojas, el ápice del tallo o las ramas laterales (estructuras que pueden ser reemplazadas con mayor facilidad). La segmentación de las partes más alejadas y menos importantes favorecen la preservación de partes más vitales de la planta como el tallo principal y las raíces, incrementando la probabilidad de que la planta sobreviva a las condiciones de alto estrés hídrico, a costa de una pérdida de biomasa área (Zimmerman, 1983; Choat *et al.*, 2005; Vilagrosa *et al.*, 2012). Además, como mencionamos anteriormente, el error de medición también podrían explicar parte de los valores negativos (Condit *et al.*, 2017), especialmente en los valores de área basal, ya que su medición presenta mayores dificultades debido al tamaño pequeño de la planta y a la irregularidad del terreno que es mayor en el diámetro, donde fueron medidas las plantas.

5.2 Efectos de los cambios sucesionales en las condiciones microambientales y su impacto en el crecimiento de las plantas jóvenes

En general, las RGR calculadas para las plantas del sotobosque en Nizanda fueron más bajas que las reportadas en otros estudios. Por ejemplo, Daisuke *et al.* (2013) reportan valores de RGR en altura para siete especies de bosque tropical húmedo de entre 0.105 y 0.458 $\text{cm cm}^{-1} \text{ año}^{-1}$, y Aref *et al.* (2003) registraron un intervalo de valores de RGR de entre 0.0947 y 0.349 $\text{cm cm}^{-1} \text{ año}^{-1}$. Esto significa que las plantas con los valores de RGR más altos reportadas en estos estudios crecen casi tres veces más rápido que *Mimosa acantholoba*, la especie con el mayor valor de RGR en altura en el presente estudio, siendo esta especie más parecida en sus tasas de crecimiento a las especies reportadas como de crecimiento lento en los estudios mencionados. Aunque estos resultados contrastan con reportes de que las especies deciduas tienden a tener RGR más altas que las especies perennifolias (Cornelissen *et al.*, 1996; Poorter y Garnier, 1999), coinciden con la conclusión de Tomlinson *et al.* (2014), quienes encontraron el patrón opuesto.

A pesar de la enorme variación observada y de los grandes porcentajes de individuos con RGR negativas, es importante enfatizar que en todos los casos y conjuntos analizados fue posible ajustar los modelos matemáticos a los patrones sucesionales del crecimiento. Además, el hecho de que en la mayoría de los casos el modelo nulo no haya sido seleccionado como el mejor modelo indica que al menos una parte de la variación del crecimiento de la mayoría de los grupos plantas y especies individuales se explica por la edad sucesional en que crecen los individuos, en coincidencia con la hipótesis general del estudio.

No obstante, hay que destacar que en general los resultados no apoyan la hipótesis particular que predecía un mejor crecimiento en etapas avanzadas de la sucesión para plantas jóvenes del BTC

gracias a una reducción del estrés hídrico. En conjunto, las plantas crecieron más rápido en los primeros tres años de la sucesión y subsecuentemente sus RGR promedio disminuyeron notablemente. Esta tendencia en el crecimiento de las plantas jóvenes contrasta con la evidencia disponible de que la disponibilidad de agua en el suelo es menor al inicio de la sucesión (Lebrija-Trejos *et al.*, 2011; Pineda-García *et al.*, 2013), cuando se supone que debería verse más afectado el crecimiento de las plantas jóvenes en los BTC (Markesteyn y Poorter 2009; Lohbeck *et al.*, 2013). Por lo tanto, los resultados sugieren que la respuesta del crecimiento podría estar influenciada mayormente por los cambios sucesionales en la disponibilidad de luz en el ambiente de regeneración (Lebrija-Trejos *et al.*, 2011; Pineda-García *et al.*, 2013) debido al mayor desarrollo del dosel en sitios sucesionalmente avanzados. La reducción sucesional en la velocidad de crecimiento es consistente con la posibilidad de que este proceso responda fundamentalmente a la reducción lumínica que llega al sotobosque, propia de los sitios más avanzados en la sucesión (Veenendaal *et al.*, 1996; Veneklaas y Poorter 1998, Nath *et al.*, 2006). En otros estudios se han registrado respuestas similares de las plantas a los cambios a la disponibilidad de luz. Por ejemplo, en un bosque tropical subcaducifolio en Bolivia, Rozendaal *et al.* (2015) encontraron que la variación en el crecimiento de las plantas juveniles estuvo relacionada principalmente con las diferencias en la cantidad de luz que recibían, con una respuesta positiva en el crecimiento en altura y diámetro con el aumento de este recurso, aunque en este trabajo también consideraron individuos de mayor tamaño que en este estudio (clases de tamaño de 0-1 m hasta 3-4 m de altura). Asimismo, en el bosque subhúmedo de Barro Colorado en Panamá, King (1994) observó que numerosas especies de plantas jóvenes, independientemente de si eran tolerantes a la sombra o no, crecieron mejor en ambientes más luminosos que en los sombreados.

Si bien los resultados sugieren que el crecimiento de las plantas del sotobosque responde de manera fundamental a los cambios sucesionales en el ambiente lumínico de los bosques secundarios, este no parece ser el único factor ambiental que afecta el crecimiento. La razón que sustenta esta afirmación es que a pesar de que las plantas del sotobosque reciben prácticamente la misma cantidad de luz a partir de los 20 años de desarrollo sucesional (Lebrija-Trejos *et al.*, 2011), las tasas relativas de crecimiento continúan disminuyendo hacia las etapas más tardías de la sucesión. Por lo tanto, es razonable pensar que en las etapas sucesionales más tardías otros factores acentúan la disminución del crecimiento de las plantas jóvenes del sotobosque sombreado. Uno de ellos puede ser la competencia por el agua y los nutrientes (Riegel *et al.*, 1992), ya que a medida que el bosque secundario se hace más viejo el área basal de las plantas adultas de bosque maduro aumenta, lo cual coincide con un incremento en su mortalidad (Lebrija-Trejos *et al.*, 2010) y posiblemente también en la de las plantas jóvenes (Riegel *et al.*, 1992).

Llama la atención que la disminución en las RGR haya sido más pronunciada en el caso de la altura, ya que los valores predichos por el modelo llegan a ser negativos aproximadamente a partir de los 70 años de abandono, mientras que en área basal se mantienen positivos a lo largo del gradiente sucesional. Este comportamiento contrasta con los hallazgos de otros estudios que muestran que las plantas priorizan el crecimiento en altura sobre el de diámetro en condiciones de luz más pobres (Jaouen *et al.*, 2010; Rozendaal *et al.*, 2015). Sin embargo, cabe resaltar que estos trabajos fueron realizados en bosques con clima menos estacional y en donde la cantidad de luz que llega al sotobosque es mucho menor que en los bosques sucesionales y caducifolios de Nizanda. En contraste, las plantas que forman parte del sotobosque de los bosques secundarios estudiados se ven expuestas a largos períodos de sequía (más de la mitad del año). Por esta razón y como consecuencia del alto estrés hídrico que enfrentan las plantas jóvenes, es probable que en ellas se

favorezca una mayor asignación de recursos al crecimiento en área basal que en altura, ya que de esta manera podrían estar apostando por una mayor seguridad hidráulica, así como una mejor protección mecánica (Cannell y Dewar 1994) sobre un crecimiento vertical que favorecería la captación de luz. Se ha observado que el riesgo de cavitación incrementa conforme las plantas se vuelven más altas, lo cual podría provocar la pérdida de las partes más distales de la plantas y, en consecuencia, resultar en un balance negativo de crecimiento en altura (Zimmerman, 1983; Davis *et al.*, 2002). Asimismo, se ha observado que las plantas priorizan el crecimiento en diámetro sobre el crecimiento en altura en hábitats con poca disponibilidad de agua, ya que en estos ambientes las plantas presentan vasos conductores con paredes celulares más gruesas que les permiten mitigar el riesgo de cavitación (Corcuera *et al.*, 2004; Lines *et al.*, 2012).

Los resultados discutidos en esta sección corresponden a todas las especies del sotobosque, es decir, a más de 100 especies en conjunto. Por lo tanto, es esperable que un análisis que incluye a tantas especies pueda generar una fuente de variación muy grande, lo que en última instancia puede eclipsar algunas respuestas más específicas a los cambios sucesionales a nivel de grupo funcional o de especie, pues estos grupos pueden tener estrategias distintas frente a los cambios microambientales. En los siguientes apartados se discuten los resultados referentes a los comportamientos de los grupos funcionales y de las especies más abundantes analizadas por separado.

5.3 Tendencias en el crecimiento de los grupos funcionales

A pesar de que en las fases tempranas de la sucesión el crecimiento de las especies pioneras tuvo un patrón sucesional similar al de la mayoría de los grupos funcionales, estas especies destacan por dos razones: (1) presentaron el crecimiento más rápido de todos los grupos funcionales, y (2) fueron las únicas que presentaron valores negativos en sus tasas de crecimiento a partir de los 30 años, terminando por desaparecer de la comunidad en regeneración después de esta edad sucesional.

Como en todos los BTC, en los bosques secundarios de Nizanda durante los primeros años de la sucesión operan filtros ambientales muy fuertes, relacionados sobre todo, con la disponibilidad del agua. Las plantas capaces de establecerse en estos sitios y tener un desempeño favorable suelen poseer atributos asociados a la tolerancia o a la evasión de la sequía (Pineda-García *et al.*, 2013). Un atributo funcional frecuentemente asociado a la tolerancia al estrés hídrico es una alta densidad de la madera (Chave *et al.*, 2009) y, en coincidencia, las densidades de las maderas de las especies sucesionalmente tempranas de los BTC son más altas que las de las especies típicas de la sucesión tardía, en contraste con lo que sucede en los BTP, (Pineda-García *et al.*, 2013; Poorter *et al.*, 2019; Romero *et al.*, 2020a), pues este atributo les otorga una ventaja importante a estas especies por permitirles tener una mayor resistencia a la cavitación (Hacke *et al.*, 2001).

Las densidades altas de la madera han sido asociadas a tasas lentas de crecimiento, como resultado de la disyuntiva que hay entre tener una mayor asignación de recursos a estructuras que proveen una mayor seguridad hidráulica y mecánica o a estructuras que promueven una obtención rápida y eficiente de los recursos (Givnish *et al.*, 1995; King *et al.*, 2006; van der Sande *et al.*, 2019). A primera vista, esta disyuntiva parecería estar en contradicción con la estrategia de crecimiento de las plantas pioneras estudiadas aquí, ya que a pesar de que presentan una alta densidad de la madera

y se establecen en condiciones de alto estrés hídrico, fueron las especies con los valores más altos de RGR. No obstante, hay indicios de que algunas leguminosas no se ven constreñidas por esta disyuntiva y por lo tanto pueden presentar ambas características al mismo tiempo; es decir, son especies con densidad de la madera alta y son muy tolerantes al estrés hídrico, y a la vez crecen rápido en estas condiciones (Pineda-García *et al.*, 2015; Powers y Tiffin, 2010). En nuestro estudio, el grupo de especies pioneras está representado en su totalidad por leguminosas, lo que podría explicar parte del éxito de estas especies al principio de la sucesión: son hidráulicamente seguras y al mismo tiempo son capaces de tener un crecimiento rápido (Romero *et al.*, 2020b).

El patrón general de las especies pioneras está determinado en gran medida por el comportamiento de una sola especie muy abundante (*Mimosa acantholoba*). Por lo tanto, el entendimiento de los mecanismos que le permiten establecerse exitosamente y mantener un crecimiento rápido puede dar pistas sobre las estrategias de crecimiento de las otras especies pioneras al principio de la sucesión. Romero *et al.* (2020b) observaron que *M. acantholoba* tiene la flexibilidad de tener ajustes relativamente rápidos a las fluctuaciones en la disponibilidad de agua a lo largo del año. Su madera temprana producida al principio de la época de lluvias le permite usar eficientemente el agua cuando está disponible. Más adelante, la madera tardía producida al final de la época de crecimiento hace que tenga una baja vulnerabilidad al estrés hídrico en ausencia de este recurso.

En contraste con la mortalidad temprana de las especies pioneras, las especies de bosque maduro estuvieron presentes durante toda la sucesión y tuvieron un crecimiento consistente con el patrón general. Sin embargo, su crecimiento más rápido al principio de la sucesión no se tradujo en su ingreso al dosel (definido como el conjunto de plantas con DAP > 1 cm) en esta fase sucesional, ya que no es sino hasta los 25 años que estas especies empiezan a tener una representación considerable en la comunidad adulta (Lebrija-Trejos *et al.*, 2010). Al igual que en las especies

pioneras, las tasas relativamente más altas registradas en las fases tempranas de la sucesión de las plantas jóvenes de especies de bosque maduro sugieren que su crecimiento también se beneficia por la mayor disponibilidad de luz (King, 1994). Sin embargo, a pesar de registrar un crecimiento más rápido temprano en la sucesión, sus RGR promedio fueron considerablemente menores que los de las especies pioneras. Este resultado, aunado a su baja abundancia en el dosel durante las etapas tempranas de la sucesión (Lebrija-Trejos *et al.*, 2010), sugieren que su desempeño no es óptimo en las severas condiciones que prevalecen en fases sucesionales tempranas.

En general, en los BTC las especies típicas de bosque maduro suelen tener valores relativamente bajos de densidad de la madera en relación con las especies sucesionalmente tempranas (Pineda *et al.*, 2013; Poorter *et al.*, 2019; Romero *et al.*, 2020a) y además carecen de mecanismos de tolerancia al estrés hídrico tan eficientes como los de las especies pioneras (Lohbeck *et al.*, 2013; Romero *et al.*, 2020a), lo que podría explicar la baja representación de este gremio en el dosel de los primeros años (Lebrija-Trejos *et al.*, 2011). No obstante, a diferencia de la mayoría de los grupos funcionales analizados, llama la atención que las especies clasificadas aquí como de baja densidad de la madera, tuvieron sus máximos de crecimiento en las edades intermedias de la sucesión, aunque sólo en altura y no en área basal. El pico de crecimiento de las especies con baja densidad de la madera coincide con un punto de transición importante en la comunidad, ubicado alrededor de los 30 años de la sucesión, cuando las especies pioneras del dosel pierden dominancia (Lebrija-Trejos *et al.*, 2010). En esa etapa también ocurre que numerosos individuos adultos de *Mimosa acantholoba*, que forman parte del dosel, sufren un colapso estructural y comienzan a morir (Úrsula Revilla, en preparación). Aparentemente, la muerte de estos árboles produce cambios importantes en el microambiente del sotobosque, siendo uno de los más importantes la generación de un ambiente lumínico heterogéneo (Lebrija-Trejos *et al.*, 2010). Además, en este momento sucesional se

presenta la mayor diversidad florística en la comunidad de regeneración (Moisés Enríquez, en preparación), quizá debido a un aumento en las oportunidades de establecimiento para más especies con distintos requerimientos ecológicos y, quizá en menor medida, a una reducción en la dominancia de las especies pioneras en el sotobosque. Por lo tanto, la aceleración del crecimiento de las especies con madera de baja densidad parece responder a la confluencia de una mayor disponibilidad de agua y un microambiente lumínico más heterogéneo ocasionado por la muerte de algunos árboles del dosel secundario. Las especies de madera poco densa se asocian con un mayor almacenamiento de agua y una conducción hidráulica más eficiente, dos atributos que resultan en una estrategia ecológica que les permite maximizar la ganancia de carbono y el crecimiento en altura (Santiago *et al.*, 2004; Poorter *et al.*, 2010). Sin embargo, el hecho de que el pico de crecimiento de estas plantas fuera sólo en altura, pero no en área basal, sugiere una prioridad en la asignación de recursos hacia un aumento vertical, lo que permitiría aprovechar los pulsos de luz que se dan en estos años.

El patrón sucesional de las RGR de las especies arbóreas contrastó con el de las especies arbustivas. Mientras que la tendencia de los árboles fue hacia un mayor crecimiento en los primeros años de la sucesión, la de los arbustos sugiere que el crecimiento de este grupo no cambia a lo largo de toda la sucesión, es decir, este grupo parece tener menor sensibilidad a los cambios sucesionales, lo cual es consecuente, con su restricción en su ciclo de vida limitado al sotobosque, y su consecuente tolerancia mayor a la sombra (Denslow *et al.*, 1990; Kanno *et al.*, 2001). En contraste, los resultados sugieren que los árboles responden de forma positiva a la mayor disponibilidad de luz en el sotobosque durante la primera década de la sucesión (Lebrija-Trejos *et al.*, 2011; Rozendaal *et al.*, 2015). En cualquier caso, los resultados de este estudio indican que los factores relevantes

para el desempeño ecológico óptimo de las especies arbustivas difieren de los de los árboles (Kanno *et al.*, 2001).

5.4 Tendencias del crecimiento de especies individuales

Al igual que los patrones observados en los grupos funcionales analizados, el crecimiento de las especies individuales más abundantes mostró respuestas heterogéneas al gradiente sucesional; no obstante, la mayoría de ellas siguió el patrón general caracterizado por la concentración de valores máximos de RGR en las fases tempranas del proceso.

La leguminosa *Senna holwayana* mostró un patrón similar al de la pionera leguminosa *Mimosa acantholoba*, es decir, tuvo un crecimiento rápido en los primeros años de la sucesión pero en edades intermedias sus valores de RGR decrecieron hasta llegar a ser negativos, lo cual se ha considerado como un indicador de alta mortalidad (Pommerening y Muszta, 2010). Otras especies del género *Senna* tienen comportamientos similares en los trópicos; tienden a establecerse en sitios muy perturbados, donde su crecimiento rápido en la fase juvenil les permite llegar a ser dominantes (Parolin, 2001). Aunque en este estudio *S. holwayana* no fue clasificada como especie pionera, este comportamiento en sus RGR sugiere que esta decisión debería reconsiderarse en el futuro.

A pesar de que las tendencias sucesionales en el crecimiento de *Euphorbia schlechtendalii* y *Croton niveus* también reflejaron el patrón general, estas especies difieren grandemente en la edad sucesional en la que las que fueron registradas en el sotobosque según nuestros criterios (i.e., independientemente del momento sucesional que se establecieron como plántulas); mientras que *C. niveus* fue registrada desde el inicio de la sucesión, *E. schlechtendalii* no fue detectada antes de los seis años de abandono, a pesar de haber sido reportada como especie pionera dominante en la

sucesión temprana por Trejo-Vázquez (1998). La ausencia de individuos registrados de esta especie en las etapas tempranas la sucesión, aunado a su poca abundancia, podría sugerir que ésta es incapaz de sobrevivir en condiciones de estrés hídrico muy alto (Romero *et al.* 2020b) a pesar de tener un crecimiento rápido en condiciones de mayor disponibilidad de luz; aunque otras posibles explicaciones podrían ser o que los propágulos de esta especie no son dispersados a estos sitios o que esta planta sí se establece, pero dados nuestros criterios de muestreo no fue incluida en nuestro estudio. No obstante, su comportamiento contrasta con la aparente estrategia de *C. niveus*, que sí fue registrada desde el principio y mantuvo un crecimiento rápido a lo largo de la sucesión, lo que podría sugerir que posee mecanismos de tolerancia al estrés hídrico.

Entre las especies cuyo crecimiento fue analizado en este estudio, el resultados de *Aeschynomene compacta* fue sorpresivo, ya que esta leguminosa, que cuando es adulta forma parte del subdosel, presentó el valor promedio más alto de RGR en área basal que cualquier otra especie y grupo funcional examinado, y algo semejante ocurrió con su RGR promedio basada en altura. Esta especie parece ser incapaz de establecerse en la sucesión temprana, ya que no se registró en la primera década de la sucesión, pero una vez que fue incluida en el estudio, su crecimiento en altura y en área basal se mantuvo constante durante toda la sucesión. Este comportamiento sugiere que no tolera bien el estrés hídrico, lo que le impide tener un buen desempeño en los primeros años de la sucesión; y, además, no muestra sensibilidad al gradiente sucesional.

El conjunto de especies analizadas individualmente incluyó dos (*Coccoloba liebmanni* y *Bonellia macrocarpa*) que tienen fenología foliar inversa (Janzen, 1970). En ellas, la acumulación de biomasa se concentra en la época seca del año, cuando el grueso de las especies en la comunidad carece de follaje. En general, estas dos especies crecieron lentamente en los distintos momentos sucesionales y no mostraron sensibilidad a este gradiente. Esto puede deberse a que los cambios

microambientales a lo largo de la sucesión se manifiestan claramente en la época de lluvias, cuando la mayoría de las especies de la comunidad tienen hojas y están activas, mientras que en la época de secas los cambios sucesionales son poco marcados o prácticamente inexistentes (Lebrija-Trejos *et al.*, 2011; Pineda-García *et al.*, 2013). Por lo tanto, no es sorprendente que estas especies no parezcan percibir diferencias en las condiciones de crecimiento durante la sucesión.

El hecho de que puedan estar activas en la época de secas sugiere que poseen atributos que les permiten tolerar o resistir el estrés hídrico. Algunas especies con fenología inversa, así como la especie cogenérica *Bonellia nervosa*, tienen raíces profundas que les dan acceso a fuentes de agua subterráneas durante todo el año (Janzen, 1970; Sánchez *et al.*, 2019), y presenta adaptaciones que le permiten explotar la alta disponibilidad de luz en el sotobosque en la época de secas (Chaves y Avalos, 2008). Si estas características implicaran que el componente subterráneo del crecimiento es mayor que el aéreo, se podrían explicar los valores tan bajos de RGR registrados para estas especies.

6 Conclusiones

En términos generales, este estudio demuestra que el crecimiento de las plantas jóvenes de especies leñosas que crecen en el sotobosque de parcelas sucesionales de BTC varía a lo largo de la sucesión. Sin embargo, también se hizo evidente que estos cambios son mayores en las fases tempranas de la sucesión. Los resultados sugieren que dichos cambios pueden ser consecuencia de los cambios en las condiciones microambientales del sotobosque. A diferencia de las expectativas iniciales, parece ser que la luz puede ser un factor más limitante que el agua en la determinación de los patrones de crecimiento de las plantas de la comunidad de regeneración a lo largo de la sucesión.

Por lo tanto, se puede afirmar que existe una interacción continua entre el sotobosque y el dosel que influye en el crecimiento de las plantas que representan el bosque del futuro.

Este trabajo se enfocó únicamente en el monitoreo y análisis de los cambios en el crecimiento a lo largo de la sucesión con base en un enfoque de monitoreo longitudinal de los individuos. A pesar de que el crecimiento es un proceso vital para la supervivencia de los individuos y por lo tanto de su permanencia en la comunidad, el estudio de este proceso de forma aislada sólo proporciona una idea aproximada del proceso de regeneración de la vegetación en este BTC, con toda su complejidad. Es probable que las diferentes especies y grupos funcionales estén divirgiendo en otros aspectos ecológicos, por ejemplo, en sus estrategias de supervivencia a largo plazo, el reclutamiento, los mecanismos de defensa y las interacciones con otras plantas, con herbívoros y con el ambiente, entre otros. Por esta razón, es necesario que en estudios futuros ahonden en el estudio de la dinámica del sotobosque para complementar los estudios a nivel de dosel y tener así un panorama integral de la sucesión en los bosques tropicales estacionalmente secos.

Referencias

- Alonso Fernández, C. (2015). *Dinámica de la Ganadería en una Localidad del Trópico Seco del Sur de México*. Tesis (Licenciatura en Biología), Universidad Nacional Autónoma de México, México, D.F.
- Aref, I. M., El-Juhany, L. I., y Hegazy, S. S. (2003). Comparison of the growth and biomass production of six acacia species in Riyadh, Saudi Arabia after 4 years of irrigated cultivation. *Journal of Arid Environments*, 54(4), 783-792.
- Bates, D., Mächler, M., Bolker, B. y Walker, S. (2014). Fitting linear mixed-effects models using lme4. *arXiv preprint arXiv:1406.5823*.
- Becknell, J. M., Kucek, L. K., y Powers, J. S. (2012). Aboveground biomass in mature and secondary seasonally dry tropical forests: A literature review and global synthesis. *Forest Ecology and Management*, 276, 88-95.
- Begon, M., Townsend, C. R., y Harper, J. L. (2005). *From Individuals to Ecosystems*. Wiley. Blackwell Publishers. Malden, EUA.
- Biere, A. (1996). Intra-specific variation in relative growth rate: impact on competitive ability and performance of *Lychnis flos-cuculi* in habitats differing in soil fertility. *Plant and Soil*, 182(2), 313-327.
- Brienen, R. J., Lebrija-Trejos, E., Van Breugel, M., Pérez-García, E. A., Bongers, F., Meave, J. A. y Martínez-Ramos, M. (2009). The potential of tree rings for the study of forest succession in southern Mexico. *Biotropica*, 41(2), 186-195.

- Briggs, G. E., Kidd, F., y West, C. (1920). A quantitative analysis of plant growth: part II. *Annals of applied Biology*, 7(2-3), 202-223.
- Brukhin, V., y Morozova, N. (2011). Plant growth and development-basic knowledge and current views. *Mathematical Modelling of Natural Phenomena*, 6(2), 1-53.
- Calzada, L., Meave, J. A., Bonfil, C. y Figueroa, F. Lands at risk: Land use/land cover change in two contrasting tropical dry regions of Mexico. *Applied Geography*, 99, 22-33.
- Cannell, M. R., y Dewar, R. C. (1994). Carbon allocation in trees: a review of concepts for modelling. *Advances in Ecological Research*, 25, 59-104.
- Cervantes Jiménez, L. G. (2015). *Caracterización y Patrones Morfológicos de las Diásporas de una Flora Tropical Estacional en el Istmo de Tehuantepec, México*. Tesis (Licenciatura en Biología), Universidad Nacional Autónoma de México, México D.F.
- Chaturvedi, R. K., Raghubanshi, A. S., y Singh, J. S. (2011). Leaf attributes and tree growth in a tropical dry forest. *Journal of Vegetation Science*, 22(5), 917-931.
- Chave, J., Coomes, D., Jansen, S., Lewis, S. L., Swenson, N. G., y Zanne, A. E. (2009). Towards a worldwide wood economics spectrum. *Ecology Letters*, 12(4), 351-366.
- Chaves, O. M., y Avalos, G. (2008). Do seasonal changes in light availability influence the inverse leafing phenology of the neotropical dry forest understory shrub *Bonellia nervosa* (Theophrastaceae)? *Revista de Biología Tropical*, 56(1), 257-268.
- Chazdon, R. L. (2008). Chance and determinism in tropical forest succession. *Tropical Forest Community Ecology*, 10(32), 384-408.

- Chazdon, R. L. (2014). *Second Growth: the Promise of Tropical Forest Regeneration in an Age of Deforestation*. University of Chicago Press, Chicago.
- Chazdon, R. L., Letcher, S. G., Van Breugel, M., Martínez-Ramos, M., Bongers, F., y Finegan, B. (2007). Rates of change in tree communities of secondary Neotropical forests following major disturbances. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 362(1478), 273-289.
- Choat, B., Ball, M. C., Luy, J. G., y Holtum, J. A. (2005). Hydraulic architecture of deciduous and evergreen dry rainforest tree species from north-eastern Australia. *Trees*, 19(3), 305-311.
- Clark, D. A., y Clark, D. B. (1999). Assessing the growth of tropical rain forest trees: issues for forest modeling and management. *Ecological Applications*, 9(3), 981-997.
- Clark, D. A., y Clark, D. B. (2001). Getting to the canopy: tree height growth in a neotropical rain forest. *Ecology*, 82(5), 1460-1472.
- Clements, F. (1916). Plant succession: an analysis of the development of vegetation. *Carnegie Institution of Washington Publication.*, 242, 1-512.
- Condit, R., Pérez, R., Lao, S., Aguilar, S., y Hubbell, S. P. (2017). Demographic trends and climate over 35 years in the Barro Colorado 50 ha plot. *Forest Ecosystems*, 4(1), 1-13.
- Connell, J. H., y Slatyer, R. O. (1977). Mechanisms of succession in natural communities and their role in community stability and organization. *The American Naturalist*, 111(982), 1119-1144.
- Corcuera, L., Camarero, J. J., y Gil-Pelegrín, E. (2004). Effects of a severe drought on *Quercus ilex* radial growth and xylem anatomy. *Trees*, 18(1), 83-92.

- Cornelissen, J. H. C., Diez, P. C., y Hunt, R. (1996). Seedling growth, allocation and leaf attributes in a wide range of woody plant species and types. *Journal of Ecology*, 755-765.
- Daisuke, H., Tanaka, K., Joseph Jawa, K., Ikuo, N., y Katsutoshi, S. (2013). Rehabilitation of degraded tropical rainforest using dipterocarp trees in Sarawak, Malaysia. *International Journal of Forestry Research*, 2013, 1-11.
- Dalling, W. J. (2008). En: Jørgensen, S. E., y Fath, D. B (Eds.). *Encyclopedia of Ecology* (pp. 2779-2782). Academic Press.
- Davis, S. D., Ewers, F. W., Sperry, J. S., Portwood, K. A., Crocker, M. C., y Adams, G. C. (2002). Shoot dieback during prolonged drought in *Ceanothus* (Rhamnaceae) chaparral of California: a possible case of hydraulic failure. *American Journal of Botany*, 89(5), 820-828.
- Dechnik-Vázquez, Y. A., Meave, J. A., Pérez-García, E. A., Gallardo-Cruz, J. A., y Romero-Romero, M. A. (2016). The effect of treefall gaps on the understory structure and composition of the tropical dry forest of Nizanda, Oaxaca, Mexico: implications for forest regeneration. *Journal of Tropical Ecology*, 32(2), 89.
- Denslow, J. S., Schultz, J. C., Vitousek, P. M., y Strain, B. R. (1990). Growth responses of tropical shrubs to treefall gap environments. *Ecology*, 71(1), 165-179.
- Dent, D. H., DeWalt, S. J., y Denslow, J. S. (2013). Secondary forests of central Panama increase in similarity to old-growth forest over time in shade tolerance but not species composition. *Journal of Vegetation Science*, 24(3), 530-542.
- Derroire, G., Balvanera, P., Castellanos-Castro, C., Decocq, G., Kennard, D. K., Lebrija-Trejos, E., y Tigabu, M. (2016). Resilience of tropical dry forests a meta-analysis of changes in species diversity and composition during secondary succession. *Oikos*, 125(10), 1386-1397.

- Finegan, B. (1984). Forest succession. *Nature*, 312(5990), 109-114.
- Finegan, B. (1996). Pattern and process in neotropical secondary rain forests: the first 100 years of succession. *Trends in ecology and evolution*, 11(3), 119-124.
- Gallardo-Cruz, J. A., Meave, J. A., y Pérez-García, E. A. (2005). Estructura, composición y diversidad de la selva baja caducifolia del Cerro Verde, Nizanda (Oaxaca), México. *Boletín de la Sociedad Botánica de México*, 76, 19-35.
- Gallardo-Cruz, J. A., Meave, J. A., Pérez-García, E. A., y Hernández-Stefanoni, J. L. (2010). Spatial structure of plant communities in a complex tropical landscape: implications for β -diversity. *Community Ecology*, 11(2), 202-210.
- Gallardo-Cruz, J. A., Meave, J. A., González, E. J., Lebrija-Trejos, E. E., Romero-Romero, M. A., Pérez-García, E. A., ... y Martorell, C. (2012). Predicting Tropical Dry Forest Successional Attributes from Space: Is the Key Hidden in Image Texture? *Plos One*, 7(2), 1-12.
- García, E. (2004). *Modificaciones al Sistema de Clasificación Climática de Köppen*. Universidad, Universidad Nacional Autónoma de México, México, D.F.
- Garnier, E., y Freijsen, A. H. J. (1994). On ecological inference from laboratory experiments conducted under optimum conditions. En: Roy, J. y Garnier, E. (Eds.), *A whole plant perspective on carbon-nitrogen interactions* (pp. 267-292). SPB Academic Publishing. La Haya, Países Bajos.
- Givnish, T. J. (1995). Plant stems: biomechanical adaptation for energy capture and influence on species distributions. En: Gartner, B (Ed.) *Plant Stems: Physiology and Functional Morphology* (pp 3-49). Academic Press. San Diego.

- Gleeson, S. K., y Tilman, D. (1994). Plant allocation, growth rate and successional status. *Functional Ecology*, 8(4), 543-550.
- Grime, J. P. (1977). Evidence for the existence of three primary strategies in plants and its relevance to ecological and evolutionary theory. *The American Naturalist*, 111(982), 1169-1194.
- Grime, J. P., y Hunt, R. (1975). Relative growth-rate: its range and adaptive significance in a local flora. *Journal of Ecology*, 63(2), 393-422.
- Grime, J.P. (2001) *Plant Strategies, Vegetation Processes, and Ecosystem Properties*, John Wiley & Sons, Chichester.
- Grubb, P. J. (1977). The maintenance of species-richness in plant communities: the importance of the regeneration niche. *Biological Reviews*, 52(1), 107-145.
- Gurevitch, J., Scheiner, S. M., y Fox, G. A. (2002). *The Ecology of Plants*. Sinauer Associates. Sunderland, Massachusetts
- Hacke, U. G., Sperry, J. S., Pockman, W. T., Davis, S. D., y McCulloh, K. A. (2001). Trends in wood density and structure are linked to prevention of xylem implosion by negative pressure. *Oecologia*, 126(4), 457-461.
- Horn, H. S. (1974). The ecology of secondary succession. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 5(1), 25-37.
- Huante, P., Rincón, E., y Acosta, I. (1995). Nutrient availability and growth rate of 34 woody species from a tropical deciduous forest in Mexico. *Functional Ecology*, 9(6), 849-858.
- Hunt, R. (1982). *Plant Growth Curves. The Functional Approach to Plant Growth Analysis*. Edward Arnold Ltd, Londres.

- Hunt, R. (1990). *Basic Growth Analysis*. Unwin Hyman Ltd, Londres.
- Hunt, R., Causton, D. R., Shipley, B., y Askew, A. P. (2002). A modern tool for classical plant growth analysis. *Annals of Botany*, 90(4), 485-488.
- Janzen, D. H. (1970). *Jacquinia pungens*, a heliophile from the understory of tropical deciduous forest. *Biotropica*, 2(2), 112-119.
- Janzen, D.H. (1988). Tropical dry forests: the most endangered major tropical ecosystem. En: Wilson, E.O. y Peter, F.M. (Eds.). *Biodiversity* (pp. 130-137), National Academy Press, Washington.
- Jaouen, G., Fournier, M., y Almeras, T. (2010). Thigmomorphogenesis versus light in biomechanical growth strategies of saplings of two tropical rain forest tree species. *Annals of Forest Science*, 67(2), 211.
- Kanno, H., Hara, M., Hirabuki, Y., Takehara, A., y Seiwa, K. (2001). Population dynamics of four understorey shrub species during a 7-yr period in a primary beech forest. *Journal of Vegetation Science*, 12(3), 391-400.
- Kennedy, D. N., y Swaine, M. D. (1992). Germination and growth of colonizing species in artificial gaps of different sizes in dipterocarp rain forest. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences*, 335(1275), 357-367.
- Kik, C., Jongman, M., y Van Andel, J. (1991). Variation of relative growth rate and survival in ecologically contrasting populations of *Agrostis stolonifera*. *Plant Species Biology*, 6(1), 47-54.

- King, D. A. (1994). Influence of light level on the growth and morphology of saplings in a Panamanian forest. *American Journal of Botany*, 81(8), 948-957.
- King, D. A., Davies, S. J., Tan, S., y Noor, N. S. M. (2006). The role of wood density and stem support costs in the growth and mortality of tropical trees. *Journal of Ecology*, 94(3), 670-680.
- Kobe, R. K. (1999). Light gradient partitioning among tropical tree species through differential seedling mortality and growth. *Ecology*, 80(1), 187-201.
- Kottek, M., Grieser, J., Beck, C., Rudolf, B., y Rubel, F. (2006). World map of the Köppen-Geiger climate classification updated. *Meteorologische Zeitschrift* 15(3), 259-263.
- Kupers, E. (2013). *The Effect of Climate Variability on Secondary Succession of a Tropical Dry Forest in Nizanda, Southern Mexico*. Internship Project Report, Wageningen University, Wageningen, Holanda, y Universidad Nacional Autónoma de México, México, D.F., México.
- Lebrija-Trejos, E., Bongers, F., Pérez-García, E. A., y Meave, J. A. (2008). Successional change and resilience of a very dry tropical deciduous forest following shifting agriculture. *Biotropica*, 40(4), 422-431.
- Lebrija-Trejos, E., Meave, J. A., Poorter, L., Pérez-García, E. A., y Bongers, F. (2010). Pathways, mechanisms and predictability of vegetation change during tropical dry forest succession. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics*, 12(4), 267-275.
- Lebrija-Trejos, E., Pérez-García, E. A., Meave, J. A., Poorter, L., y Bongers, F. (2011). Environmental changes during secondary succession in a tropical dry forest in Mexico. *Journal of Tropical Ecology*, 27(5), 477-489.

- Letcher, S. G., Lasky, J. R., Chazdon, R. L., Norden, N., Wright, S. J., Meave, J. A., y Andrade, J. L. (2015). Environmental gradients and the evolution of successional habitat specialization: a test case with 14 Neotropical forest sites. *Journal of Ecology*, *103*(5), 1276-1290.
- Lines, E. R., Zavala, M. A., Purves, D. W., y Coomes, D. A. (2012). Predictable changes in aboveground allometry of trees along gradients of temperature, aridity and competition. *Global Ecology and Biogeography*, *21*(10), 1017-1028.
- Lohbeck, M., Lebrija-Trejos, E., Martínez-Ramos, M., Meave, J. A., Poorter, L., y Bongers, F. (2015). Functional trait strategies of trees in dry and wet tropical forests are similar but differ in their consequences for succession. *Plos One*, *10*(4), 1-15.
- Lohbeck, M., Poorter, L., Lebrija-Trejos, E., Martínez-Ramos, M., Meave, J.A., Paz, H., Pérez-García, E.A., Romero-Pérez, I.E., y Bongers, F. (2013). Successional changes in functional composition contrast for dry and wet tropical forest. *Ecology*, *94*(6), 1211-1216.
- Loveys, B. R., Scheurwater, I., Pons, T. L., Fitter, A. H., y Atkin, O. K. (2002). Growth temperature influences the underlying components of relative growth rate: an investigation using inherently fast-and slow-growing plant species. *Plant, Cell & Environment*, *25*(8), 975-988.
- Markesteyn, L., y Poorter, L. (2009). Seedling root morphology and biomass allocation of 62 tropical tree species in relation to drought-and shade-tolerance. *Journal of Ecology*, *97*(2), 311-325.
- Martínez-Ramos, M., Balvanera, P., Villa, F. A., Mora, F., Maass, J. M., y Méndez, S. M. V. (2018). Effects of long-term inter-annual rainfall variation on the dynamics of regenerative communities during the old-field succession of a neotropical dry forest. *Forest Ecology and Management*, *426*, 91-100.

- Mazerolle, M.J. (2017). AICcmodavg-model selection and multimodel inference based on (q) aic (c), R package.
- McCook, L. J. (1994). Understanding ecological community succession: causal models and theories, a review. *Vegetation*, *110*(2), 115-147.
- McGraw, J. B., y Wulff, R. D. (1983). The study of plant growth: a link between the physiological ecology and population biology of plants. *Journal of Theoretical Biology*, *103*(1), 21-28.
- Mitchard, E. T., Feldpausch, T. R., Brienen, R. J., Lopez-Gonzalez, G., Monteagudo, A., Baker, T. R., ... Phillips, O. L. (2014). Markedly divergent estimates of Amazon forest carbon density from ground plots and satellites. *Global Ecology and Biogeography*, *23*(8), 935-946.
- Mooney H.A., Bullock, S.H. y Medina E. (1995) Introduction. En: Bullock, S.H., Mooney, S.H. y Medina, E. (Eds.). *Seasonally Dry Tropical Forests* (pp. 146–194). Cambridge University Press, Cambridge.
- Muñoz Avilés, R. (2015). *Dinámica de la Estructura y la Diversidad de un Bosque Tropical Caducifolio del Istmo de Tehuantepec, Oaxaca, México*. Tesis (Licenciatura en Biología), Universidad Nacional Autónoma de México, México D.F.
- Murphy P.G. y Lugo, A.E. (1986). Ecology of tropical dry forest. *Annual Review of Ecology and Systematics*, *17*(1), 67–88.
- Nath, C. D., Dattaraja, H. S., Suresh, H. S., Joshi, N. V., y Sukumar, R. (2006). Patterns of tree growth in relation to environmental variability in the tropical dry deciduous forest at Mudumalai, southern India. *Journal of Biosciences*, *31*(5), 651-669.

- Parolin, P. (2001). *Senna reticulata*, a pioneer tree from Amazonian várzea floodplains. *The Botanical Review*, 67(2), 239-254.
- Peña-Claros, M. (2003). Changes in forest structure and species composition during secondary forest succession in the Bolivian Amazon. *Biotropica*, 35(4), 450-461.
- Pérez-García, E. A., Meave, J. A., Villaseñor, J. L., Gallardo-Cruz, J. A., y Lebrija-Trejos, E. E. 2010. Vegetation heterogeneity and life-strategy diversity in the flora of the heterogeneous landscape of Nizanda, Oaxaca, Mexico. *Folia Geobotanica*, 45(2), 143-161.
- Pérez-García, E.A., Meave, J., y Gallardo, C. (2001). Vegetación y flora de la región de Nizanda, Istmo de Tehuantepec, Oaxaca, México. *Acta Botanica Mexicana*, 56, 19–88.
- Pineda- García, F., Paz, H., y Meinzer, F. C. (2013). Drought resistance in early and late secondary successional species from a tropical dry forest: the interplay between xylem resistance to embolism, sapwood water storage and leaf shedding. *Plant, Cell & Environment*, 36(2), 405-418.
- Pineda-García, F., Paz, H., Meinzer, F. C., y Angeles, G. (2015). Exploiting water versus tolerating drought: water-use strategies of trees in a secondary successional tropical dry forest. *Tree Physiology*, 36(2), 208-217.
- Pommerening, A., y Muszta, A. (2015). Relative plant growth revisited: Towards a mathematical standardisation of separate approaches. *Ecological Modelling*, 320, 383-392.
- Poorter, H., y Garnier, E. (1999). Ecological significance of inherent variation in relative growth rate and its components. *Handbook of Functional Plant Ecology*, 20, 81-120.

- Poorter, L., McDonald, I., Alarcón, A., Fichtler, E., Licona, J. C., Peña-Claros, M., Sterck, F., Villegas, Z., y Sass-Klaassen, U. (2010). The importance of wood traits and hydraulic conductance for the performance and life history strategies of 42 rainforest tree species. *New Phytologist*, 185(2), 481-492.
- Poorter, L., Rozendaal, D. M., Bongers, F., de Almeida-Cortez, J. S., Zambrano, A. M. A., Álvarez, F. S., ... Westoby, M. (2019). Wet and dry tropical forests show opposite successional pathways in wood density but converge over time. *Nature Ecology & Evolution*, 3(6), 928-934.
- Portillo-Quintero, C. A., y Sánchez-Azofeifa, G. A. (2010). Extent and conservation of tropical dry forests in the Americas. *Biological Conservation*, 143(1), 144-155.
- Potvin, C., y Dutilleul, P. (2009). Neighborhood effects and size-asymmetric competition in a tree plantation varying in diversity. *Ecology*, 90(2), 321-327.
- Powers, J. S., y Tiffin, P. (2010). Plant functional type classifications in tropical dry forests in Costa Rica: leaf habit versus taxonomic approaches. *Functional Ecology*, 24(4), 927-936.
- Reich, P. B. (2014). The world-wide 'fast-slow' plant economics spectrum: a traits manifesto. *Journal of Ecology*, 102(2), 275-301.
- Reich, P. B., Wright, I. J., Cavender-Bares, J., Craine, J. M., Oleksyn, J., Westoby, M., y Walters, M. B. (2003). The evolution of plant functional variation: traits, spectra, and strategies. *International Journal of Plant Sciences*, 164(S3), S143-S164.
- Revilla-González, U. (en preparación). The role of pioneer Mimoso species in secondary succession in Mexican tropical dry forest. Tesis doctoral, Wageningen University and Research. Wageningen, Holanda.

- Riegel, G. M., Miller, R. F., y Krueger, W. C. (1992). Competition for resources between understory vegetation and overstory *Pinus ponderosa* in northeastern Oregon. *Ecological Applications*, 2(1), 71-85.
- Romero-Pérez, I. E. (2014). *Atributos Funcionales y Desempeño de Especies Arbóreas Durante la Sucesión Secundaria de un Bosque Tropical Caducifolio*. Tesis (Maestría en Ciencias), Universidad Nacional Autónoma de México, México D. F.
- Romero, E., Dávalos-Sotelo, R., Meave, J. A., y Terrazas, T. (2020a). Wood density, deposits and mineral inclusions of successional tropical dry forest species. *European Journal of Forest Research*, 139,1-13.
- Romero, E., González, E. J., Meave, J. A., y Terrazas, T. (2020b). Wood anatomy of dominant species with contrasting ecological performance in tropical dry forest succession. *Plant Biosystems-An International Journal Dealing with all Aspects of Plant Biology*, 154(4), 524-534.
- Romero-Duque, L. P., Jaramillo, V. J., y Pérez-Jiménez, A. (2007). Structure and diversity of secondary tropical dry forests in Mexico, differing in their prior land-use history. *Forest Ecology and Management*, 253(1-3), 38-47.
- Rozendaal, D. M., During, H. J., Sterck, F. J., Asscheman, D., Wiegerraad, J., y Zuidema, P. A. (2015). Long-term growth patterns of juvenile trees from a Bolivian tropical moist forest: shifting investments in diameter growth and height growth. *Journal of Tropical Ecology*, 31(6), 519-529.
- Rzedowski, J. (1978). *Vegetación de México*. LIMUSA; México, D.F.

- Saenz-Pedroza, I., Feldman, R., Reyes-García, C., Meave, J. A., Calvo-Irabien, L. M., May-Pat, F., y Dupuy, J. M. (2020). Seasonal and successional dynamics of size-dependent plant demographic rates in a tropical dry forest. *Peer J*, 8,1-27.
- Sánchez-Azofeifa, G. A., Quesada, M., Rodríguez, J. P., Nassar, J. M., Stoner, K. E., Castillo, A., Zent, E. L., Calvo-Alvarado, C. J., Kalacska, E. R. M., Fajardo, L., Gamon, A. J. y Cuevas-Reyes, P. (2005). Research priorities for Neotropical dry forests. *Biotropica*, 37(4), 477-485.
- Sánchez, O., Quesada, M., Dirzo, R., y Schlichting, C. D. (2019). A field experiment to determine the effect of dry-season irrigation on vegetative and reproductive traits in the wet-deciduous tree *Bonellia nervosa*. *Journal of Tropical Ecology*, 36(1), 29-35.
- Santiago, L. S., Goldstein, G., Meinzer, F. C., Fisher, J. B., Machado, K., Woodruff, D., y Jones, T. (2004). Leaf photosynthetic traits scale with hydraulic conductivity and wood density in Panamanian forest canopy trees. *Oecologia*, 140(4), 543-550.
- Shiple, B. (2002). Trade-offs between net assimilation rate and specific leaf area in determining relative growth rate: relationship with daily irradiance. *Functional Ecology*, 16(5), 682-689.
- Srivastava, L. M. (2002). *Plant Growth and Development: Hormones and Environment*. Academic Press, San Diego.
- Stearns, S.C. (1999). *The Evolution of Life Histories*. Oxford University Press, New York
- Steward, F. C. (ed.). (2012). *Plant Physiology 10: a Treatise: Growth and Development*. Academic Press, San Diego.
- Swaine, M. D., y Whitmore, T. C. (1988). On the definition of ecological species groups in tropical rain forests. *Vegetatio*, 75(1), 81-86.

- Taiz, L., Zeiger, E., Møller, I. M., y Murphy, A. (2011). *Plant Physiology and Development*. Sinauer Associates Incorporated.
- Tilman, D., y Cowan, M. L. (1989). Growth of old field herbs on a nitrogen gradient. *Functional Ecology*, 3(4), 425-438.
- Tomlinson, K. W., Poorter, L., Bongers, F., Borghetti, F., Jacobs, L., y van Langevelde, F. (2014). Relative growth rate variation of evergreen and deciduous savanna tree species is driven by different traits. *Annals of Botany*, 114(2), 315-324.
- Trejo, I. y Dirzo, R. (2000). Deforestation of seasonally dry tropical forest: a national and local analysis in Mexico. *Biological Conservation*, 94(2), 133-142.
- Trejo-Vázquez, R. I. (1998). *Distribución y Diversidad de Selvas Bajas de México: Relaciones con el Clima y el Suelo*. Tesis (Doctorado en Ciencias), Universidad Nacional Autónoma de México, México, D. F.
- Turner, I. M. (2001). *The Ecology of Trees in the Tropical Rain Forest*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Van Breugel, M., Martínez-Ramos, M., y Bongers, F. (2006). Community dynamics during early secondary succession in Mexican tropical rain forests. *Journal of Tropical Ecology*, 22(6), 663-674.
- van der Sande, M. T., Poorter, L., Schnitzer, S. A., Engelbrecht, B. M., y Markesteijn, L. (2019). The hydraulic efficiency–safety trade-off differs between lianas and trees. *Ecology*, 100(5), 1-15.

- Veenendaal, E. M., Swaine, M. D., Lecha, R. T., Walsh, M. F., Abebrese, I. K., y Owusu-Afriyie, K. (1996). Responses of West African forest tree seedlings to irradiance and soil fertility. *Functional Ecology*, 10(4), 501-511.
- Veneklaas, E. J., y Poorter, L. (1998). Growth and carbon partitioning of tropical tree seedlings in contrasting light environments. En: Lambers, H., Poorter, H y Van Vuuren, M.M. (Eds.). *Inherent Variation in Plant Growth: Physiological Mechanisms and Ecological Consequences* (pp. 337-362). Backhuys Publishers, Leiden, Países Bajos.
- Vilagrosa, A., Chirino, E., Peguero-Pina, J. J., Barigah, T. S., Cochard, H., y Gil-Pelegrin, E. (2012). Xylem cavitation and embolism in plants living in water-limited ecosystems. En: Aroca, R. (Ed.). *Plant Responses to Drought Stress: From Morphological to Molecular Features* (pp. 63-109). Springer, Berlin.
- Villar, R., Lopez-Iglesias, B., Ruiz-Benito, P., Zavala, M. A., y De la Riva, E. G. (2014). Crecimiento de plántulas y árboles de seis especies de *Quercus*. *Revista Ecosistemas*, 23(2), 64-72.
- Villar, R., Maranon, T., Quero, J. L., Panadero, P., Arenas, F., y Lambers, H. (2005). Variation in relative growth rate of 20 *Aegilops* species (Poaceae) in the field: the importance of net assimilation rate or specific leaf area depends on the time scale. *Plant and Soil*, 272(1), 11-27.
- Villar, R., Ruiz-Robledo, J., Quero, J. L., Poorter, H., Valladares, F., y Marañón, T. (2004). Tasas de crecimiento en especies leñosas: aspectos funcionales e implicaciones ecológicas. En: Valladares, F. (ed.) *Ecología del Bosque Mediterráneo en un Mundo Cambiante* (pp. 191-227). Ministerio de Medio Ambiente, Madrid.

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(5), 882-892.

Weiner, J. (1990). Asymmetric competition in plant populations. *Trends in Ecology & Evolution*,

5(11), 360-364.

Whittaker, R. H. (1970). *Communities and ecosystems*. Macmillan, New York.

Wright, I. J., Reich, P. B., Westoby, M., Ackerly, D. D., Baruch, Z., Bongers, F., ... y Villar, R.

(2004). The worldwide leaf economics spectrum. *Nature*, 428(6985), 821-827.

Wuyts, N., Dhondt, S., y Inzé, D. (2015). Measurement of plant growth in view of an integrative

analysis of regulatory networks. *Current Opinion in Plant Biology*, 25, 90-97.

Zanne, A.E., Lopez-Gonzalez, G., Coomes, D.A., Ilic, J., Jansen, S., Lewis, S.L., Miller, R.B.,

Swenson, N.G., Wiemann, M.C., Chave, J. y Lopez-Gonzalez, G. (2009). Datos de: Towards

a worldwide wood economics spectrum. *Dryad Digit. Repos.*

Zimmermann, M.H. (1983). *Xylem Structure and the Ascent of Sap*. Springer, Berlín,.

Anexos

Anexo I, Cuadro 1. Tabla con la información de las 17 parcelas (16 de bosques secundarios y una de bosque maduro) utilizadas para el monitoreo de todas las especies del sotobosque de un BTC en Nizanda, Oaxaca. Todas las coordenadas UTM corresponden a la zona 15 Q.

Nombre del sitio	Edad sucesional de la parcela en 2003	Año de abandono	UTM longitud (m E)	UTM latitud (m N)	Altitud (m s.n.m)	Número de individuos	Número de especies
Ricardo	30	1973	285538.05	1841499.99	119	172	52
Isaías Plano	23	1980	285529.95	1841033.96	85	383	51
Severino I	40	1963	286172.97	1841416.9	137	182	47
Abel	10	1993	285769.01	1842757.98	110	92	36
Severino madura	Maduro	Maduro	286310.81	1841414.42	115	130	31
Isaías carretera	18	1985	285723.02	1841122.45	112	319	65
Bernardo	11	1992	285919.37	1842610.91	132	95	33
Toño de León 0	0	2003	285626.22	1841906.33	120	385	34
Malaquías	36	1967	286271.03	1842437.92	140	114	38
Hilario	5	1998	286300	1842836.99	138	100	26
Marciano	3	2000	286950.96	1842707.94	99	153	20
Wilfrido	9	1994	286510.02	1840324.79	74	181	26
Escolar Secundario	16	1987	287390.99	1842428.93	101	234	40
Toño de León 1	1	2002	285654.01	1841889.78	120	474	32
Dino agua caliente	7	1996	285583.03	1841569.93	119	219	37
Julián	60	1945	284067.98	1841482.95	126	101	29
Dino válvula	56	1949	286345.98	1840578.25	76	87	30

Anexo II. Listado de todas las especies de plantas utilizadas para el análisis del crecimiento a lo largo de un gradiente sucesional en el sotobosque de un BTC en Nizanda, Oaxaca.

Cuadro A2, Anexo II. Lista que incluye a todas las especies leñosas del sotobosque y su agrupación por su estadio sucesional, forma de crecimiento, rasgos funcionales, familia taxonómica y tipo de fenología, que fueron utilizadas para el análisis del crecimiento a lo largo de un gradiente sucesional.

Especie	Estadio sucesional		Forma de crecimiento			Densidad de la madera		Tamaño de la semilla		Leguminosa	Fenología inversa
	Pioneras	Maduras	Árboles	Arbustos	Lianas	Alta	Baja	Grande	Pequeña		
<i>Acacia cochliacantha</i>	X		X			X				X	
<i>Acacia farnesiana</i>	X		X			X			X	X	
<i>Acacia picachensis</i>	X					X			X	X	
<i>Achatocarpus nigricans</i>				X			X	X			
<i>Aeschynomene compacta</i>		X		X					X	X	
<i>Amphipterygium adstringens</i>			X				X	X			
<i>Annona squamosa</i>							X	X			
<i>Apoplesia paniculata</i>						X			X	X	
<i>Arrabidaea costaricensis</i>					X	X		X			
<i>Arrabidaea floribunda</i>					X	X		X			
<i>Astronium graveolens</i>				X		X					

<i>Bonellia macrocarpa</i>	X		X		X		X		X
<i>Bourreria andrieuxii</i>		X			X		X		
<i>Bursera arborea</i>		X				X	X		
<i>Bursera excelsa</i>		X				X	X		
<i>Bursera simaruba</i>		X				X	X		
<i>Caesalpinia exostemma</i>		X			X		X		X
<i>Caesalpinia sclerocarpa</i>		X			X				X
<i>Capsicum annuum</i>			X						
<i>Cascabela ovata</i>	X	X				X	X		
<i>Casearia tremula</i>	X	X			X			X	
<i>Ceiba aesculifolia</i>	X	X				X	X		
<i>Celtis iguanaea</i>				X		X		X	
<i>Chaetocalyx scandens</i>				X		X	X		X
<i>Chamissoa acuminata var. Swansonii</i>			X					X	
<i>Chloroleucon mangense</i>	X	X			X			X	X
<i>Cissus verticillata</i>				X		X		X	
<i>Cnidocolus megacanthus</i>	X	X				X			
<i>Coccoloba liebmannii</i>	X		X		X				X
<i>Combretum fruticosum</i>				X		X			
<i>Cordia curassavica</i>	X		X		X			X	
<i>Cordia dentata</i>	X	X			X				
<i>Cordia gerascanthus</i>		X			X				
<i>Cordia oaxacana</i>			X		X			X	
<i>Crossopetalum uragoga</i>			X		X			X	
<i>Croton fragilis</i>	X		X		X				

<i>Croton niveus</i>	X		X		X			X	
<i>Croton pseudoniveus</i>	X		X		X			X	
<i>Cynanchum racemosum</i>			X			X			
<i>Dalea carthagenensis</i>			X			X		X	X
<i>Erythroxylum havanense</i>			X		X			X	
<i>Esenbeckia berlandieri</i>				X			X		
<i>Esenbeckia collina</i>	X	X			X				
<i>Eugenia aff salamencis</i>	X	X			X				
<i>Euphorbia schlechtendalii</i>	X		X			X		X	
<i>Exostema caribaeum</i>	X	X			X			X	X
<i>Forchhammeria pallida</i>	X	X			X		X		X
<i>Galactia striata</i>				X		X		X	X
<i>Gouania lupuloides</i>				X				X	
<i>Guazuma ulmifolia</i>		X				X		X	
<i>Gyrocarpus mocinoi</i>	X	X				X	X		
<i>Havardia campylacantha</i>	X	X			X		X		X
<i>Heliocarpus pallidus</i>		X				X		X	
<i>Hemiangium excelsum</i>				X		X	X		
<i>Heteropterys cotinifolia</i>				X	X		X		
<i>Hibiscus kochii</i>			X			X		X	
<i>Hintonia latiflora</i>	X	X			X			X	
<i>Ibervillea hypoleuca</i>				X		X		X	
<i>Indigofera jamaicensis</i>		X			X				X

<i>Indigofera</i>		X			X				X
<i>lespedezioides</i>									
<i>Indigofera</i>			X		X			X	X
<i>thibaudiana</i>									
<i>Iresine calea</i>						X	X		
<i>Iresine interrupta</i>	X		X			X	X		
<i>Jacquemontia</i>	X			X		X		X	
<i>mexicana</i>									
<i>Jatropha alamanii</i>	X	X				X	X		
<i>Justicia candidans</i>			X			X		X	
<i>Krugiodendron</i>	X	X			X			X	
<i>ferreum</i>									
<i>Lasiocarpus</i>	X		X		X			X	
<i>salicifolius</i>									
<i>Leucaena lanceolata</i>		X			X				X
<i>Lonchocarpus</i>	X	X			X		X		X
<i>emarginatus</i>									
<i>Lonchocarpus</i>	X	X			X			X	X
<i>lanceolatus</i>									
<i>Lonchocarpus</i>	X	X			X		X		X
<i>torresiorum</i>									
<i>Lysiloma divaricatum</i>	X	X			X		X		X
<i>Macroscepis</i>						X			
<i>diademata</i>									
<i>Malpighia</i>	X		X		X			X	
<i>emarginata</i>									
<i>Malpighia glabra</i>			X		X			X	
<i>Manihot oaxacana</i>	X	X				X	X		
<i>Marsdenia coulteri</i>						X	X		
<i>Marsdenia</i>						X	X		
<i>gallardoae</i>									
<i>Melochia tomentosa</i>			X			X		X	
<i>Mimosa acantholoba</i>	X		X		X			X	X
<i>Mimosa goldmanii</i>		X	X		X			X	X

<i>Mimosa tenuiflora</i>	X		X			X		X	X
<i>Mirabilis violacea</i>								X	
<i>Myrospermum frutescens</i>		X	X			X		X	X
<i>Nissolia fruticosa</i>							X	X	X
<i>Nissolia microptera</i>							X	X	X
<i>Nopalea karwinskiana</i>			X				X		
<i>Opuntia decumbens</i>				X			X	X	
<i>Pachycereus pecten-aboriginum</i>									
<i>Pereskia lychnidiflora</i>			X				X	X	
<i>Phyllostylon rhamnoides</i>			X			X		X	
<i>Physalis arborescens</i>		X		X		X		X	
<i>Pilosocereus collinsii</i>				X		X		X	
<i>Piptadenia flava</i>					X	X			X
<i>Plumeria rubra</i>			X			X	X		
<i>Pseudabutilon ellipticum</i>				X		X		X	
<i>Quadrella incana</i>		X	X			X		X	
<i>Randia thurberi</i>		X	X			X	X		
<i>Rauwolfia tetraphylla</i>				X		X		X	
<i>Ruprechtia pallida</i>		X		X		X			
<i>Sabal mexicana</i>			X			X	X		
<i>Schoepfia schreberi</i>			X			X		X	
<i>Senna atomaria</i>		X				X		X	X
<i>Senna holwayana</i>				X	X				X
<i>Serjania triquetra</i>					X				
<i>Sida acuta</i>				X				X	
<i>Sideroxylon obtusifolium</i>		X	X				X		
<i>Solanum glaucescens</i>						X			
<i>Solanum wendlandii</i>					X	X	X		

<i>Stemadenia obovata</i>	X	X			X	X	
<i>Tabebuia</i>	X	X			X	X	
<i>impetiginosa</i>							
<i>Tecoma stans</i>	X		X		X	X	
<i>Terminalia</i>		X			X		X
<i>macrostachya</i>							
<i>Thouinia villosa</i>	X	X			X		X
<i>Thounidium</i>	X	X			X	X	
<i>decandrum</i>							
<i>Tournefortia volubilis</i>				X	X		X
<i>Trixis inula</i>			X			X	
<i>Turnera ulmifolia</i>			X		X		X
<i>Waltheria indica</i>			X				X
<i>Zanthoxylum</i>	X	X			X		X
<i>caribaeum</i>							
<i>Zanthoxylum fagara</i>	X	X			X		X
Zapoteca Formosa			X		X		X
<i>Ziziphus amole</i>	X	X			X		