



**UNIVERSIDAD MICHOACANA DE SAN NICOLÁS DE
HIDALGO
INSTITUTO DE INVESTIGACIONES SOBRE LOS
RECURSOS NATURALES**

Maestría en Ciencia en Ecología Integrativa

**PROPIEDADES FUNCIONALES DE LOS ESTADIOS
TEMPRANOS Y MADUROS DE LA SUCESIÓN EN EL
BOSQUE TROPICAL SECO**

TESIS DE MAESTRÍA

Que para obtener el título de

MAESTRA EN CIENCIAS

P R E S E N T A:

Biol. Marisela Pineda Cortés

ASERORA DE TESIS: **Dra. Ileri Suazo Ortuño**

COASESORA: **Dra. Mariana Yolotl Alvarez Añorve**



Morelia, Mich. Mayo de 2017



Dedicatoria

A las personas que han sido y serán el motor que impulsa este viaje interminable de aprendizaje y tan gratas aventuras:

A mi Patito adorado (mamá), la guerrera incansable, mi mano derecha en todo momento, la que a pesar de mis innumerables viajes y decisiones inesperadas jamás intentó cortar mis alas... TE AMO

A mi Rey (Papá) que con su gran esfuerzo, paciencia y alegría que ha enseñado que la vida es un viaje interminable en que debemos tener siempre una sonrisa para cada día...

Mis hermanos Reyes, Omar y Mayra (cuñis): mis escuderos y mis cómplices de vida, que a cada paso me motivan apoyándome de la manera más incondicional...

A mi abuelo adorado (David) que si bien abandonó este tren a mi lado, siempre ha estado ahí con la mejor sonrisa, el abrazo perfecto y sé que me espera en el siguiente destino donde ya no habrá más despedidas...

ETERNAMENTE GRACIAS...

AGRADECIMIENTOS

A la Dra. Mariana Y. Álvarez Añorve, en primera instancia por confiar en mí y permitirme ser parte de su equipo de trabajo. Por todo el apoyo moral y académico durante todo mi proyecto, pero sobre todo por la gran calidad humana y académica la cual me ha servido de gran ejemplo y por la gran dedicación y aporte en este trabajo. MUCHAS GRACIAS.....

Al Dr. Luis Daniel Ávila por el gran aporte a mi trabajo y por la asesoría constante durante el desarrollo de esta tesis.

A la Dra. Ireri Suazo Ortuño por asesorarme durante el posgrado, por la paciencia y el apoyo prestado durante el desarrollo del proyecto.

Al comité de sinodales Dr. Leonel López Toledo., Dr. Luis Daniel Ávila Cabadilla y al Dr. Eduardo Gonzáles Ramírez por toda la paciencia, las aportaciones a mi trabajo y el apoyo académico durante mi posgrado.

A los proyectos PAPIIT IA203413, CONACYT CB-22202 y CONACYT INFR- 253841 (2015), por el financiamiento necesario para la realización del proyecto.

A la Universidad Michoacana de San Nicolás de Hidalgo por ser mi casa de estudios y por darme la formación profesional y la cual le debo mucho y a la ENES Morelia (UNAM) por ser mi segunda casa y recibirme de la mejor manera dándome la oportunidad de concluir mi formación académica.

A los dueños de los ejidos en los cuales tuve la oportunidad de trabajar (Srs. Lupe y esposa, Jaime, Everardo, Carlos y Angel V., por facilitarnos siempre el acceso a los predios y recibirnos con una gran amabilidad, también por todas aquellas platicas y anécdotas compartidas que nos demuestran que nadie conoce mejor la tierra que aquellos que la trabajan y están día con día ahí.

A la Estación Biológica de Chamela por siempre recibirnos de la mejor manera y de igual modo facilitarnos el acceso a sus instalaciones para poder llevar a cabo el proyecto y sobre todo por los buenos momentos compartidos con el Dr. Jorge Vega y su esposa Maru por ser extraordinarios con nosotros.

A mis amigos y compañeros de campo: Sole, Mayra, Sharon, Sergio, Tony, Joel, Yesenia, por su invaluable apoyo durante el trabajo en campo, por las innumerables aventuras que vivimos esos veranos en Chamela Resort, por todo el apoyo personal para conmigo en momentos difíciles y por todas aquellas anécdotas vividas al compartir tannnnnto tiempo juntos que difícilmente olvidaremos, esos campamentos, playas, charlas, juegos y convivencias que han hecho de ésta tesis toda una aventura extraordinaria. MIL GRACIAS!!

A una pieza importante durante este trabajo, Sole Yered Ruiz no tengo como agradecerle tanto y tanto apoyo en todos y cada uno de los aspectos de este trabajo, sabes que ha sido

enorme lo que has hecho por mí, sobre todo por ser una amiga incondicional con la cual compartí uno de mis mejores años, gracias por enseñarme tanto y por ser tan genial.

A los compañeros del Laboratorio de Ecología: Tony, Sharon, Laura, Israel, Jacky, Ivett y Sergio y Rosalia, por todos los conocimientos compartidos, por las buenas e interesantes charlas durante la comida, por las tardes de compañía durante el trabajo de laboratorio y el buen café. Pero sobre todo por su amistad y apoyo constante.

A las personas que estuvieron apoyándome en campo Zul, Fabiola, Christian y los chicos prestadores de servicio que con su trabajo colaboraron para que esto fuera posible.

A mis compañeros de la Maestría en Ecología del INIRENA por ser parte de esta etapa de formación para todos, por los conocimientos e invaluable buenos momentos compartidos y sobre todo por demostrarme que en el hacer de la ciencia existen miles de opiniones y puntos de preguntas por resolver pero todas con un mismo fin..... Gracias a la bandita de carro rojo jeje (Noé "Jd" y Anlly) por su gran amistad y por toooodo lo que me apoyaron cuando me encontraba de viaje, de verdad que sin ustedes esto no sería posible, que lindo haber compartido la master con ustedes.

A mi familia y a todos los que decidieron formar parte de esta etapa estando siempre para mí antes, durante y después de cada viaje. Por tener siempre las palabras de aliento y apoyo durante toda mi carrera, los quiero mucho y son parte muy muy importante en mi vida (Tia Carmela, Tio Angel, Tia Wera, Tia Chuy, Oscar, Compadres Boyso Pineda, Dayis, Poly, y los que me falten).

A mis primas (bichitas), Yaneth y Nora que han sido un apoyo incondicional en toda mi vida, no solo en lo académico, pero sin duda que siempre han estado recordándome que puedo contar con ellas durante las peores tempestades.

A ti mi viejito lindo, mi abuelito (PAPA-DAVID) por todo el amor que siempre me diste y por todas la palabras de aliento que siempre tenías para mí al saber que me iba de viaje, a ti por ser una persona maravillosa que hasta el último momento, me regaló una sonrisa y el abrazo perfecto, a ti que aunque ya no estás físicamente conmigo siempre vas en cada paso conmigo, SEGURO

Y todas aquellas personas que a pesar de que este viaje no ha sido fácil han decidido quedarse en el barco conmigo y depositar su confianza en mí, a todas aquellas que de manera directa siempre han representado algo muy importante en mi vida, mi formación sobre todo personal y que aún al pasar de los años están ahí, ahí dela mano conmigo, HASTA LA VICTORIA SIEMPRE ...

GRACIAS TOTALES

INDICE

RESUMEN.....	1
ABSTRACT.....	2
CAPÍTULO I.....	3
Introducción General.....	3
Propiedades Funcionales de los Bosques Secundarios del Bosque Tropical Seco.....	3
El Bosque Tropical Seco y el Proceso Sucesional.....	4
Caracteres Funcionales de la Vegetación del BTS.....	6
Papel de la Variación en la Disponibilidad de Nutrientes y Actividad Enzimática del Suelo	8
Caracteres Funcionales Asociados a Servicios Ecosistémicos.....	9
Objetivo general.....	11
Objetivos específicos.....	11
Hipótesis.....	12
CAPITULO II.....	13
Plant Functional Traits and Ecosystem Services in Tropical Secondary Forest: a Lesson from the Most Endangered Major Tropical Ecosystem.....	13
Authors' affiliations.....	13
1. Introduction.....	14
2. Materials and Methods.....	16
2.1. Study region and sampling sites.....	16
2.2. Vegetation sampling and species selection.....	17
2.3. Plant functional attributes selection and measurement.....	18
2.4. Soil sampling and processing.....	19
2.5. Data analysis.....	20
3. Results.....	22
3.1. Trait diversity in secondary and old growth forests.....	22
3.2 Influence of assemblage structure and soil biophysical attributes on functional properties.....	24
3.3. From functional properties to ecosystem services.....	26
4. Discussion.....	29
Acknowledgments.....	31
5. References.....	32

CAPITULO III	35
Discusión General	35
DISCUSIÓN	36
Primeros estadios de la sucesión	36
Disponibilidad de nutrientes y actividad enzimática del suelo	37
Dominancia de Leguminosas en estadios iniciales de la sucesión	39
Servicios ecosistémicos a partir de atributos de la vegetación	40
BIBLIOGRAFIA	41

RESUMEN

Los Bosques Tropicales Secos (BTS) son uno de los ecosistemas tropicales más extensos y amenazados, grandes proporciones de su área de distribución han sido alteradas por acciones humanas originando la pérdida de biodiversidad y de procesos ecosistémicos. La mayor parte del BTS está desapareciendo dejando un paisaje compuesto por parches con diferentes estadios en sucesión. Resulta imprescindible entender cómo la perturbación antropogénica afecta la dinámica de las comunidades y como los caracteres funcionales de la vegetación se traduce a servicios ecosistémicos. Para entender el efecto de la perturbación y los procesos de recuperación que operan en ellos, es necesario evaluar caracteres que brinden información sobre el funcionamiento de la vegetación. En este estudio evaluamos las propiedades funcionales de la vegetación y la disponibilidad de nutrientes del suelo en sitios conservados (BC) contrastándolos con sitios en estadios sucesionales tempranos (BS), estos estadios pueden ser definitorios en dicho proceso. La evaluación se realizó en cinco sitios de BC en Chamela-Cuixmala y cinco sitios de BS donde se incluyeron las especies arbóreas más abundantes. De manera general se midió el potencial hídrico y caracteres foliares. Los resultados obtenidos indican que los sitios de BS, presentan una mayor variabilidad de acuerdo a los caracteres evaluados y reflejan alta tolerancia a la baja disponibilidad de agua así como alta capacidad fotosintética y capacidad de dispersión de calor con respecto al BC. Mediante un modelo de Escalamiento Multidimensional se detectaron diferencias evidentes en la composición de especies con respecto al hábitat, esto apoya la idea de la existencia de filtros ambientales en estadios sucesionales tempranos que determinan el establecimiento de ciertas especies al inicio de la sucesión lo que puede afectar en gran medida la diversidad y el funcionamiento la vegetación del BTS y estar comprometiendo la variedad de servicios ecosistémicos que se obtienen del ecosistema. En cuanto a la diversidad se demostrado que de acuerdo a los índices evaluados si existe una mayor diversidad funcional en sitios conservados, los que pone en evidencia los efectos de las perturbaciones en el funcionamiento de los ecosistemas.

Palabras clave: perturbación, caracteres, servicios ecosistémicos, suelo, ecosistema.

ABSTRACT

Tropical Dry Forests (BTS) are one of the most extensive and threatened tropical ecosystems, large proportions of their range have been altered by human actions leading to the loss of biodiversity and ecosystem processes. Most of the BTS is disappearing leaving a landscape composed of patches with different stages in succession. It is imperative how anthropogenic disturbance affects the dynamics of communities and how the functional characteristics of vegetation translate to ecosystem services. To understand the effect of the disturbance and the recovery processes that operate on them, it is necessary that the characters provide information about the functioning of the vegetation. In this study we evaluated the functional properties of vegetation and the availability of soil nutrients in contaminated sites (BC) in contrast to sites in early successional stages (BS), these stages may be definitive in this process. The evaluation was performed in five BC sites in Chamela-Cuixmala and five BS sites where the most abundant tree species were included. In general, the water potential and leaf characters were measured. The results indicate that the BS sites present a higher variability according to the characters evaluated and reflect high tolerance to low water availability as well as high photosynthetic capacity and heat dispersion capacity with respect to BC. Through a Multidimensional Scaling model, evident differences in the composition of the species with respect to the habitat were detected, this supports the idea of the existence of environmental filters in the early successional stages that determine the origin of the species at the beginning of the sequence, which can greatly affect the diversity and functioning of the BTS vegetation and the commitment of the variety of ecosystem services that they obtained from the ecosystem. In terms of diversity, it was demonstrated that according to the indexes evaluated, if there is a greater functional diversity in conserved sites, those that show the effects of disturbances in the functioning of ecosystems.

CAPÍTULO I

Introducción General

Propiedades Funcionales de los Bosques Secundarios del Bosque Tropical Seco.

El Bosque Tropical Seco y el Proceso Sucesional

Los ecosistemas tropicales enfrentan actualmente una grave amenaza debido a que grandes porciones de su área de distribución original han sido alteradas por acciones humanas con la consecuente pérdida de biodiversidad y de procesos ecosistémicos (Bullock et al. 1995, Mass 1995, Trejo y Dirzo 2000, Quesada y Stoner 2004, Balvanera et al. 2006). El estudio ecológico de los sistemas que han sufrido dicha alteración se ha vuelto entonces de suma importancia tanto para conocer su valor como para entender los procesos ecológicos que subyacen a la recuperación de los mismos (Sánchez-Azofeifa et al. 2005, Chazdon et al. 2007).

Los Bosques Tropicales Secos (BTS), en particular, son uno de los ecosistemas mejor representados en el trópico, llegando a cubrir un área de alrededor del 60% del área ocupada por los bosques tropicales en general, siendo también el ecosistema tropical de mayor extensión en México (Trejo y Dirzo 2000, Calderón-Aguilera et al. 2012). Este ecosistema se caracteriza por presentar una marcada estacionalidad y una gran biodiversidad, albergando un elevado número de especies endémicas (Hamrick y Muawski, 1990; Jazen y Vazquez-Yañes, 1990; Trejo y Dirzo, 2000; Noguera *et al.*, 2002; Ruiz y Fandiño, 2009). En la actualidad los BTS se encuentran en un estado crítico de conservación, siendo fuertemente amenazados por fenómenos de carácter social, cultural y económico derivados de la sobreexplotación de los recursos naturales y la expansión de la población y la producción rural (Toledo 1994; Cajas *et al.* 2005). Debido a esto, su área conservada está desapareciendo dejando un paisaje heterogéneo compuesto por parches de vegetación que representan diferentes etapas sucesionales, así como áreas de cultivo y pastizales (Sánchez-Azofeifa *et al.* 2005). En este sentido, tenemos que actualmente las selvas maduras abarcan menos del 50% de su cobertura histórica a escala planetaria (CIFOR 2005) y menos del 25% en México (Challenger y Soberón 2008).

Estudios sobre el BTS han señalado que a pesar de su importancia biológica (alta diversidad de especies y endemismos) y ecológica, este tipo de ecosistema ha sido poco valorado (Mooney *et al.*, 1995). Por ejemplo, entre 1945 y 2004, el 86% de las publicaciones científicas sobre bosques tropicales en el mundo se centraban en bosques tropicales húmedos y sólo un 14% abordaba los bosques tropicales secos (Sánchez-Azofeifa *et al.*, 2005).

Afortunadamente, en la última década, la comunidad científica ha realizado esfuerzos crecientes para entender la regeneración y la sucesión de los bosques tropicales secos.

El futuro de la biodiversidad así como de los servicios que se desprenden de ella, depende en gran medida de la conservación de los remanentes de bosques (Daily y Ehrlich 1995, Daily *et al.* 2001, Guevara *et al.* 2004), para lo cual es necesario entender el proceso sucesional que subyace a la regeneración natural de los mismos (Chazdon *et al.* 2007, 2009, Quesada *et al.* 2009). Especial atención, en este sentido, debe brindarsela a las etapas iniciales de la sucesión, en las cuales se puede determinar en gran medida el curso del proceso sucesional (Egler 1954).

La sucesión ecológica puede definirse como el proceso mediante el cual se producen cambios en el tiempo en cuanto a los atributos de las comunidades (riqueza de especies, composición, diversidad) como consecuencia del recambio de especies y de cambios en las abundancias relativas de las mismas. Cuando los campos del cultivo y ganadería son abandonados pueden desarrollarse los bosques secundarios que poseen parte de los atributos biológicos de los bosques maduros (Brown y Lugo 1990, Martínez-Ramos y García-Orth 2007). Cabe resaltar, que el proceso sucesional no presenta un carácter determinista, ya que no necesariamente ocurre siempre de la misma manera; ya que puede variar considerablemente dependiendo del tipo y la gravedad de la perturbación, así como del tiempo transcurrido desde la ocurrencia de la misma (Slik 2005).

Los estudios sobre la dinámica sucesional del bosque tropical seco son recientes y, en general, se ha reportado que su recuperación estructural es relativamente rápida (Ceccon *et al.*, 2002; Chazdon, 2003; Ruiz *et al.*, 2005; Vieira and Scariot, 2006; Chazdon *et al.*, 2011, Martínez-Ramos 2012, Quesada *et al.* 2013), mientras que parámetros como la riqueza y composición de especies experimentan una recuperación más lenta (Sheil, 2001; Ceccon *et al.*, 2002; Pascarella *et al.*, 2004; Ruiz *et al.*, 2005; Toledo and Salick, 2006; Chazdon *et al.*, 2007; Chazdon, 2008; Quesada *et al.*, 2009). La recuperación en términos funcionales ha sido abordada muy recientemente y tanto ésta como la recuperación integral del sistema, ocurren aún más lentamente que la recuperación en términos florísticos y estructurales (Alvarez-Añorve *et al.* 2012). Es por ello que resulta importante conocer cómo las perturbaciones derivadas de actividades humanas afectan las propiedades funcionales de las

comunidades, las cuales determinan en gran medida los servicios ecosistémicos brindados por los ecosistemas.

Caracteres Funcionales de la Vegetación del BTS

El BTS presenta características estructurales y funcionales únicas que determinan una respuesta también única a los disturbios antropogénicos (Avila-Cabadilla *et al.*, 2009; Markjestein y Poorter, 2009). Esto pone al descubierto la necesidad de evaluar el componente funcional en el estudio de la dinámica de las comunidades del BTS que han sufrido algún tipo de perturbación.

De manera general, la relación de los cambios en características de las plantas (rasgos o caracteres) con respecto al gradiente sucesional ha sido poco estudiada en este sistema. Hasta el momento, se ha documentado que los caracteres funcionales de la vegetación cambian a lo largo del proceso sucesional del BTS, encontrándose, en los estadios sucesionales tempranos, mayores tasas fotosintéticas, mayor capacidad de disipación de calor y mayor capacidad de fotoprotección que en los estadios avanzados de la sucesión (Alvarez-Añorve *et al.* 2012). Los estadios sucesionales tempranos de estos sistemas muestran, sin embargo, una gran heterogeneidad (Martínez-Ramos *et al.* 2012) y dado que las características de estos estadios pueden resultar definitorias para el curso del proceso sucesional, el entendimiento de la dinámica de este ecosistema requiere de caracterizar funcionalmente a los estadios tempranos considerando la heterogeneidad de los mismos (Quesada *et al.* 2013).

Un número creciente de autores considera que la composición funcional de las comunidades biológicas debería informar más sobre sus respuestas al ambiente y sus efectos ecosistémicos que la diversidad de especies (Grime 1998, Díaz y Cabido 2001, Tilman 2001, Hooper *et al.* 2005, Hillebrand y Matthissen 2009). Debido a esto, el interés específico por el estudio de los caracteres funcionales ha aumentado en los últimos años, tanto para comprender las adaptaciones de las plantas al medio, como para entender y predecir la estructura de la comunidad y el funcionamiento del ecosistema (Garnier *et al.*, 2004; Wright *et al.*, 2005). Los caracteres funcionales se definen como las características morfológicas, fisiológicas y/o fenológicas medibles a nivel individual, desde el nivel celular hasta un organismo, que influyen en su crecimiento, reproducción y supervivencia y/o en los efectos

de dicho organismo en el ecosistema (Lavorel y Garnier 2002, Cornelissen et ál. 2003, Violle et ál. 2007).

La marcada estacionalidad del BTS, por ejemplo, determina estrategias funcionales muy particulares en la biota para sobrevivir a los meses de sequía. La estructura de la vegetación y la velocidad de crecimiento de las misma son también muy distintas a las de otros bosques tropicales (Chazdon et al. 2007, Martínez-Ramos et al. 2012). Debido a esto, las plantas pueden presentar una fisiología muy particular que les permita adaptarse al medio y a los cambios ocurridos en el ecosistema donde se encuentran.

Un atributo funcional común a los diferentes grupos de plantas de las selvas secas es el comportamiento de tirar las hojas durante la larga época de sequía. Con esta conducta las plantas evitan la pérdida de agua por transpiración. La producción de hojas y ramas por unidad de superficie aumenta con la cantidad de lluvia que cae por año (Martínez-Yrizar y Sarukhán 1990) y la cantidad de agua disponible en el suelo parece ser un determinante de la riqueza de especies de árboles y de lianas que pueden encontrarse en una selva seca (Trejo y Dirzo 2002).

Además del hábito caducifolio, la disponibilidad estacional del recurso agua ha moldeado de manera importante otros atributos funcionales de las plantas en las selvas secas (Murphy y Lugo 1986; Mooney *et al.* 1995). En Chamela, Jalisco, por ejemplo, varias especies arbóreas florecen hacia el final de la época de sequía (inicio del periodo de lluvia), entre junio y julio (Bullock y Solís-Magallanes 1990), quizá para maximizar la función de los polinizadores nectarívoros. Tal comportamiento sincrónico sugiere que estas plantas poseen mecanismos que les permiten almacenar los recursos y la energía obtenidos durante las épocas de lluvia de años anteriores (Bullock y Solís-Magallanes 1990).

Dichos caracteres de las plantas pueden determinar las respuestas de las comunidades a factores ambientales como variables climáticas y disturbios, así como los servicios ecosistémicos que dichas comunidades pueden brindar en tales circunstancias (Lavorel et al., 2012). Si bien resulta sumamente importante el estudio de sistemas degradados y el proceso de sucesión del bosque tropical seco en términos de propiedades funcionales y servicios ecosistémicos derivados de las mismas, el conocimiento sobre estos temas es aún escaso.

Papel de la Variación en la Disponibilidad de Nutrientes y Actividad Enzimática del Suelo

El proceso de sucesión vegetal en un ecosistema puede llevar un tiempo variable de acuerdo al tipo y la intensidad de la perturbación a la que fue sometido. Sin embargo, restablecer las relaciones naturales entre los recursos y condiciones del suelo y la vegetación pueden llevar un tiempo aún mayor (Tilman, 1988). Una forma de evaluar la funcionalidad del suelo es mediante sus actividades bioquímicas y enzimáticas asociadas, las cuales son mucho más sensibles al estrés medioambiental en general (Nannipieri, 1994). La actividad bioquímica del suelo está muy relacionada con el reciclaje de nutrientes (Nannipieri et al., 1990) y estos indicadores presentan la ventaja de responder más rápido al estrés por contaminantes o disturbios con respecto a otros bioindicadores clásicos. De entre las actividades que llevan a cabo los microorganismos asociados al suelo son las que se encuentran relacionadas con elementos esenciales (C, N, P y S) las cuales resultan ideales para hacer un diagnóstico de desequilibrios funcionales del suelo (Albiach et al., 2006).

Debido a esto la importancia fundamental de la actividad enzimática del suelo se debe en que el funcionamiento de los ecosistemas no se puede entender correctamente sin los procesos enzimáticos que ocurren en él, ya que ellas determinan en gran medida las transformaciones químicas que se producen en el suelo (Overbeck 1991, Stryer, 1995). Así, las enzimas del suelo pueden considerarse útiles para monitorizar los cambios en la actividad microbiana, y a su vez ofrecen información sobre la capacidad potencial del suelo para llevar a cabo ciertas reacciones, las cuales son importantes en el ciclo de nutrientes (García y Hernández, 2000; Ros 2000; Leirós et al., 2000.; Trasar-Cepeda et al., 1999).

De manera particular en este estudio se aborda la evaluación de parámetros bioquímicos que nos permitan evaluar la actividad de tres enzimas: **AP: monoesterasa**, la cual es considerada una de las enzimas más comunes en todos los tejidos del cuerpo de los animales y su mayor actividad la realiza en medios de pH alcalino, **BG: betaglucosidasa**, que se encuentra asociada al ciclo del Carbono y desempeña un papel muy importante en la degradación de biomasa, celulosa, hemicelulosa y se encuentra muy relacionada en el proceso de adquisición de nutrientes y **NAG: N-acetilglucosaminidasa**, la cual es un derivado nitrogenado de la glucosa – compuesto orgánico más abundante de la naturaleza –, y fuente primaria de energía para los procesos de síntesis en las células, el cual es sintetizado por las plantas durante el proceso de fotosíntesis (Devlin 2004).

Caracteres Funcionales Asociados a Servicios Ecosistémicos

Los servicios ecosistémicos (SE) son considerados como los beneficios que brindan los ecosistemas a las sociedades humanas, los cuales son definidos en gran medida por las propiedades y procesos en los que están involucrados las comunidades y ecosistemas naturales, que pueden ser afectados por actividades antrópicas como la ganadería y agricultura y variar a lo largo del proceso sucesional (MEA 2005, Casanoves et al. 2011). A pesar del gran esfuerzo realizado en las últimas décadas por tratar de entender el funcionamiento de los ecosistemas y los SEs que prestan, la información generada hasta el momento sigue siendo insuficiente (Kremen 2005, Barnaud 2014). En general, los conocimientos acerca de los SE se encuentra fragmentados entre el componente biológico y económico, por lo que es difícil sintetizarlo (Raudsepp et al. 2010). Asimismo, la gran mayoría de las publicaciones sobre los SE hablan de manera conceptual sin tomar en cuenta la parte empírica o solo cubren un único aspecto de la interacción entre los ecosistemas y las personas (Carpenter et al. 2009). Sin embargo, existe vasta literatura basada en evidencia, que demuestra que cuanto mayor es la riqueza de especies en el ecosistema, también se incrementan los procesos ecosistémicos y por ende mayor será la capacidad de proveer servicios ecosistémicos (Cardinale et al. 2011, Balvanera et al. 2006; Quijas et al. 2010).

Lavorel & Garnier (2002) y Flynn et ál. (2009), afirman que los rasgos funcionales otorgan información acerca de la función que las especies desempeñan en el ecosistema y de su respuesta ante un determinado factor ambiental, así como de los impactos ecológicos de su pérdida. Dado que existe evidencia de que la diversidad funcional está estrechamente relacionada a la prestación de servicios claves por parte de los ecosistemas, la evaluación de estos servicios puede progresar rápidamente basándose en los rasgos o caracteres funcionales (Lavorel 2012).

Ante los frecuentes cambios en los ecosistemas inducidos por la actividad humana, surge la necesidad de realizar acciones de conservación y manejo que permitan preservar los sistemas naturales y con ello los SE, identificando para ello actividades sustentables que no generen un impacto considerable en los ecosistemas (Seppelt et al., 2014). Sin embargo, cada vez que un ecosistema pasa por un proceso de degradación o perturbación ya sea natural o antropico, existen cambios en las características funcionales de las plantas, que de manera

general, pueden estar modificando el funcionamiento del ecosistema. A la fecha, son aún escasos los estudios que han evaluados los cambios funcionales de las comunidades de plantas a lo largo del proceso sucesional del bosque tropical seco (Lebrija-Trejos *et al.* 2010, Alvarez- Añorve *et al.* 2012). Conocer estos cambios nos permitirá conocer la respuesta de las comunidades tropicales a la perturbación, describir íntegramente el proceso sucesional y caracterizar los diferentes estadios sucesionales del BTS. Adicionalmente, las propiedades funcionales de los bosques secundarios nos brindan información sobre los servicios ecosistémicos que estos bosques pueden brindar a las comunidades humanas (Lavorel et al. 2012).

Objetivo general

Contrastar la vegetación secundaria y conservada del BTS en relación a la diversidad funcional de las comunidades de plantas y los SE que brindan, evaluando como la variación en las condiciones edáficas, en la disponibilidad de recursos y en la composición y estructura de las comunidades puede definir los SE que brindan.

Objetivos específicos

- Caracterizar los atributos funcionales de las comunidades vegetales en la vegetación secundaria y conservada del BTS.
- Evaluar la relación entre la variación en la disponibilidad de nutrientes y la actividad enzimática del suelo y los SE.
- Evaluar la relación entre la composición y estructura de las comunidades de plantas y los SE.
- Evaluar cómo las propiedades funcionales de la vegetación secundaria y conservada determinan los SE que brindan.

Hipótesis

- De manera general, la baja disponibilidad de agua juega un papel crítico en la dinámica de la sucesión secundaria de la selva seca (Borchert 1994, Maza-Villalobos et al. 2011a), pero en los estadios sucesionales tempranos, la alta temperatura también puede actuar como un fuerte filtro ambiental para el establecimiento de las plantas (Lebrija-Trejos et al. 2010, Alvarez-Añorve et al. 2012), por lo que se espera encontrar principalmente comunidades de plantas dominadas por especies con altas capacidades de disipación de calor, tolerancia a las altas temperaturas y a la alta radiación.
- En este ecosistema, las parcelas agropecuarias son abandonadas con frecuencia debido a problemas de degradación y compactación del suelo (Uhl 1987, Turner y Corlett 1996), por lo que se espera encontrar diferencias en la diversidad funcional del suelo de acuerdo a los nutrientes disponibles, y que esto mismo puede reflejarse en la actividad enzimática. Esto puede inclusive limitar el proceso de regeneración natural en los estadios tempranos sucesionales del BTS (Trilleras 2008).
- Los bosques tropicales albergan la mayor biodiversidad del planeta (Wilson 1988) ya que aportan funciones (Jordan 1985, Laurance et al. 2004) y servicios ecosistémicos de gran relevancia para las sociedades humanas (Peters et al. 1989, Godoy et al. 2000, Bawa et al. 2004). Los servicios ecosistémicos asociados a los estadios sucesionales tempranos estarán en estrecha correlación con las propiedades funcionales de la vegetación, los nutrientes disponibles y su actividad enzimática. Las altas tasas fotosintéticas y de crecimiento de la vegetación asociadas a estos estadios, por ejemplo, favorecerían altas tasas de secuestro de carbono en este tipo de bosques, así mismo, la actividad enzimática de la microbiota estará estrechamente relacionada con la fertilidad del suelo.

CAPITULO II

Plant Functional Traits and Ecosystem Services in Tropical Secondary Forest: a Lesson from the Most Endangered Major Tropical Ecosystem

Marisela Pineda-Cortes^{1,2}, Mariana Y. Alvarez-Añorve^{2,*}, Luis Daniel Avila-Cabadilla², & Ileri Suazo-Ortuño¹

Authors' affiliations

¹Instituto de Investigaciones sobre los Recursos Naturales (INIRENA), Universidad Michoacana de San Nicolás de Hidalgo (UMSNH). Av. San Juanito Itzicuaró s/n, Col. Nueva Esperanza, Morelia, Michoacán, México.

²Escuela Nacional de Estudios Superiores, Unidad Morelia (ENES, Morelia), Universidad Nacional Autónoma de México (UNAM). Antigua Carretera a Pátzcuaro No. 8701, Expropiación Petrolera INDECO, Morelia, Michoacán de Ocampo, México. C.P. 58190.

***Corresponding author**

mariana_alvarez@enesmorelia.unam.mx; +52 (443) 6893500 ext. 80563

1. Introduction

Tropical ecosystems are highly endangered as most of their original distribution area has been altered by human actions provoking the loss of biodiversity and ecosystem services (MEA 2005, Challenger & Soberon 2008). These ecosystems are currently constituted by a mixed matrix of secondary forests under different successional stages. The ecological study of these complex landscapes has become increasingly important to understand their regeneration process as well as their role in the provision of ecosystem services (Sánchez-Azofeifa et al. 2005, Chazdon et al. 2007). In this sense, the functional characterization of vegetation of secondary and preserved forests will allow us to know (and compare) the functional properties of both habitats and their potential ecosystem services (Lavorel & Garnier 2002, Lebrija-Trejos *et al.* 2010, Alvarez- Añorve *et al.* 2012). Moreover, as the characteristics of plant species influence the structure of soil microbial communities and, at the same time, the activity of these communities greatly influence the course (v.gr. plant community structure) and velocity of succession (Bonanomi et al. 2005, Kardol et al. 2006), the functional characterization of soil becomes relevant for the study of the functional properties and ecosystem services of tropical forests.

One of the most extended and most endangered tropical systems in the world is the Tropical dry forest (Janzen 1988, Bullock et al. 1995, Mass 1995, Trejo & Dirzo 2000). In Mexico, the tropical dry forest (TDF) is the most extended tropical system and harbor high levels of taxonomic and functional biodiversity and a high number of endemic species (Trejo & Dirzo, 2000; Noguera et al., 2002). Most of its original area has been transformed by human activities as this ecosystem has historically been preferred for human settlements (Sánchez-Azofeifa et al. 2005). However, the consequent transformation of the functional properties of soil and vegetation and how this transformation impacts the TDF potential ecosystem services, has been scarcely documented until now.

The main objective of this study was to elucidate how the anthropogenic disturbance of primary forest in tropical landscapes can alter the functional properties of soil and plant assemblages (in terms of the leaf economic spectrum traits, *sensu* Lavorel & Grigulis 2012) and, consequently, the ecosystem services they could provide. Obviously we focused on

ecosystem services highly dependent on plant functional attributes (Díaz et al. 2007, 2010). We specifically addressed the following questions: 1) How different are secondary and old growth forests in the type and diversity of plant functional traits? 2) Are the variations in vegetation functional properties associated to plant species composition and/or soil biophysical attributes? 3) How changes on functional properties could determine significant changes in ecosystem services?

As strong environmental filters (v.gr. high temperature and radiation) act on plant assemblages during early succession of TDF (Lebrija-Trejos et al. 2010, Alvarez-Añorve et al. 2012), we expect to find lower functional diversity in our secondary forests as well as plant assemblages dominated by species with heat dissipation capabilities and tolerance for high temperature and radiation. Besides, as TDF conversion to pasture results in extremely high rates of loss of soil organic matter (even higher than rates reported for many tropical forests) and soil compaction (Garcia-Oliva et al. 1994, Turner y Corlett 1996), and soil biophysical properties influence plant species composition, we expect to find an association between soil properties, plant species composition and plant functional traits/properties. Finally, the changes in plant species composition and functional diversity could determine changes in key ecosystem services of TDF such as soil fertility, forage production and carbon sequestration among others.

2. Materials and Methods

2.1. Study region and sampling sites

The study was carried out in the tropical dry forest located along the coastal region of the Jalisco state, Mexico. This region is characterized by a seasonal precipitation regime and warm temperature (24.6 °C mean annual temperature). Here, most of the precipitation occurs during June-October, reaching an annual average of 763 ± 258 (SD) mm (<http://www.ibiologia.unam.mx/ebchamela/index.html>).



Figure 1. Study region in Pacific Coast of Jalisco, México. The ten study sites are old growth forests (TEJ1, TEJ2, UNAM, UDG, LIM2) and the secondary forests (JMM, LFH, NAC2, LIM, HN2).

We established ten sampling vegetation plots (Fig. 1) with a standardized dimension of 50*20 m (0.1 ha), in and surrounding the Chamela-Cuixmala Biosphere Reserve (19°22' - 19°35'N, 104°56' -105°03'W) . This set of plots – distributed around the reserve to generate a research

design reasonably balanced – was then used to characterize the variation in the dry forest vegetation associated to early secondary forest (five plots) and to old growth forests (five plots). In general, the land use history of the secondary forests secondary in the study sites is as follows: 1) most of the original vegetation was removed through slash and burn; 2) lands were used for agriculture during 2-5 years and then converted to cattle ranching by burning the vegetation periodically; and 3) secondary succession occurred because of the land abandonment by farmers.

2.2. Vegetation sampling and species selection

We carried out a vegetation census in all sampling sites, considering all woody individuals with a diameter at the breast height (DBH) equal or higher than 2.5 cm. The census was carried out along the rainy season (in 2015), when leaves are present in most plants allowing the species identification. As a result, we censused more than 4000 individuals representing 659 species (more than 50% of the reported plant species for the region). The most abundant and speciose family was Leguminosae.

This census allowed us to identify the most abundant species on each sampling site – those representing at least the 70% of the species – which were considered for the evaluation of the functional diversity. We focused on these species because they provide enough information to scale-up the values of traits to the community level and they have the highest impact on the ecosystem processes (Cornelissen et al. 2003). In total, we analyzed 45 species, among which 16 (35.5%) species occurred only in old growth forest, 14 (31.1%) species occurred only in secondary forest and 15 (33.3%) species were found in both types of forest (table 1).

2.3. Plant functional attributes selection and measurement

SPECIES	FAMILY	SUBFAMILY	HABITAT TYPE
<i>Acacia cochliacanta</i>	Leguminosae	Fabaceae	SF
<i>Acacia farnesiana</i>	Leguminosae	Fabaceae	SF
<i>Achatocarpus gracilis</i>	Achatocarpacea		OGF-SF
<i>Achatocarpus sp.</i>	Achatocarpacea		SF
<i>Aeschynomene</i>	Leguminosae	Fabaceae	SF
<i>Appoplanesia paniculata</i>	Leguminosae	Fabaceae	OGF
<i>Bursera heterestes</i>	Burseraceae		OGF
<i>Bursera instabilis</i>	Burseraceae		OGF
<i>Bursera sp.</i>	Burseraceae		OGF
<i>Caesalpinia coriaria</i>	Leguminosae	Fabaceae	SF
<i>Caesalpinia eriostachys</i>	Leguminosae	Fabaceae	OGF-SF
<i>Caesalpinia platiloba</i>	Leguminosae	Fabaceae	OGF
<i>Caesalpinia pulcherrima</i>	Leguminosae	Fabaceae	OGF
<i>Caesalpinia sclerocarpa</i>	Leguminosae	Fabaceae	OGF
<i>Cynophalla flexuosa</i>	Capparaceae		OGF-SF
<i>Casearia corimbosa</i>	Salicaceae		OGF-SF
<i>Casearia tremula</i>	Salicaceae		OGF
<i>Coccoloba liebmanni</i>	Polygonaceae		SF
<i>Cordia alliodora</i>	Boraginaceae		OGF-SF
<i>Cordia eleagnoides</i>	Boraginaceae		OGF
<i>Croton niveus</i>			SF
<i>Croton pseudoniveus</i>	Euphorbiaceae Euphorbiaceae		SF
<i>Croton roxanae</i>			OGF-SF
<i>Croton suberosus</i>	Euphorbiaceae		OGF-SF
<i>Guapira petenensis</i>	Euphorbiaceae Nyctaginaceae		OGF-SF
<i>Guazuma ulmifolia</i>	Malvaceae		SF
<i>Haematoxylum brasiletto</i>	Leguminosae	Fabaceae	SF
<i>Heliocarpus pallidus</i>	Malvaceae		OGF
<i>Hintonia lattiflora</i>	Rubiaceae		OGF
<i>Bonellia nervosa</i>	Theophrastaceae		OGF-SF
<i>Celosia monosperma</i>	Amaranthaceae		OGF
<i>Lonchocarpus peninsularis</i>	Leguminosae	Fabaceae	OGF-SF
<i>Lonchocarpus constrictus</i>	Leguminosae	Fabaceae	OGF-SF
<i>Lonchocarpus eriocarinalis</i>	Leguminosae	Fabaceae	SF
<i>Lonchocarpus lanceolatus</i>	Leguminosae	Fabaceae	OGF
<i>Mimosa acantholoba</i>	Leguminosae	Mimosoideae	SF
<i>Pipitadenia obliqua</i>	Leguminosae	Fabaceae	OGF-SF
<i>Randia aculeata</i>	Rubiaceae		SF
<i>Randia malacocarpa</i>	Rubiaceae		OGF-SF

We evaluated the following plant functional attributes (leaf trait/processes) tightly related to ecosystem properties and ecosystem services: 1) leaf chlorophyll content (CC), specific leaf area (SLA, leaf area per dry mass), and leaf density (LD, leaf dry mass/leaf area*leaf thickness), related to light and CO₂ acquisition and use; 2) leaf water content (LWC, leaf fresh mass-leaf dry mass/leaf area), and water potential (WP), related to water use and conservation; and

<i>Randia tetracantha</i>	Rubiaceae	SF	3) leaf thickness
<i>Ruprectia fusca</i>	Poligonáceae	OGF	(LT), and leaf dry
<i>Spondia purpurea</i>	Anacardiáceae	OGF	matter content
<i>Tabernaemontana grandiflora</i>	Apocynaceae	OGF-SF	(LDMC, 100*leaf
<i>Thouinia paucidentata</i>	Sapindaceae	OGF	dry mass/leaf
<i>Trichilia trifolia</i>	Meliaceae	OGF-SF	

fresh mass), related to nutrient conservation and use. On the one hand, leaf measurements were conducted following standardized methods (Cornelissen et al. 2003, Pérez-Harguindeguy et al. 2013). We sampled at least three individuals per plot and ten fully expanded, sun exposed, mature leaves per individual. After collected, leaves were immediately placed in sealed plastic bags containing moistened paper towels and transported to the laboratory in a cooler. In total, we analyzed 2490 leaves from 249 individuals. On the other hand, the WP was estimated directly in the field on three terminal thin branches with the help of a plant water status console. In total, we analyzed the water potential of 237 individuals.

2.4. Soil sampling and processing

Fifteen soil samples (0-10 cm depth) were randomly collected from each study plot (with the help of a bucket auger) and mixed into a single soil sample. This sample was divided in three subsamples that were used for different measurements: 1) Total C, N and P, 2) soil humidity, pH, inorganic N and P, and 3) enzymatic activity of three enzymes, phosphatase, beta-glucosidase and N-acetilglucosaminidase. Before soil collection, all the above ground materials were carefully removed. All soil samples were stored in sealed plastic bags and transported to the laboratory in a cooler.

For soil moisture determination (H), a subsample (100 g) was oven-dried at 75°C to constant weight, using the gravimetric method to adjust for water content when expressing nutrient concentration on the basis of dry soil mass. All C forms analyzed in all samples were determined in a total carbon analyzer (UIC model CM5012, Chicago, USA), while the N and P forms analyzed were determined colorimetrically in a Bran-Luebbe Auto analyzer 3 (Norderstedt, Germany). Prior to the total soil nutrient analyses, soil samples were dried and ground with a pestle and mortar. Total carbon (Ct) was determined by combustion and colorimetric detection (Huffman, 1977). Total organic carbon (XX) was calculated as the difference between TC and inorganic carbon. For total N (Nt) and total P (Pt) determination,

samples were acid digested at 360°C. Soil N (N) was determined by the macro-Kjeldahl method (Bremner, 1996), while soil P (P) was determined by the molybdate colorimetric method following ascorbic acid reduction (Murphy & Riley, 1962).

Available, dissolved and microbial nutrient forms were extracted from field moist soil samples. Available inorganic N (NH_4^+ and NO_3^-) was extracted from 10 g of fresh soil samples with 2M KCl, followed by filtration through a Whatman No. 1 paper filter and determined colorimetrically by the phenol-hypochlorite method. The PO_4 content was determined by extraction with 0.5M NaHCO_3 at pH 8.5 according to Hedley sequential P fractionation (Tiessen & Moir, 1993). Enzymes activity was analyzed colorimetrically. Exoenzyme activities were expressed as micromoles of product formed per gram dry weight of soil per hour.

2.5. Data analysis

We evaluated for potential differences between secondary and old growth forest in terms of both plant functional composition and diversity. On one hand, we quantified the variation in plant functional composition by using the community-weighted mean value (CWM) for each trait in every study plot (Garnier et al. 2004, Violle et al. 2007). This index was calculated by considering the mean trait value and species abundance in terms of individual's numbers: $\text{CWM} = \sum_{i=1}^S (P_i \times \text{trait}_i)$, where S is species richness, P_i is the proportional abundance of species i, and trait_i is the trait value of species i. On the other hand, we quantified the variation in plant functional diversity by using a set of four indices representing independent components of functional diversity: functional richness (FRic) and functional dispersion (FDis), quantifying the species dispersion in a multivariate functional trait space; and functional evenness (FEve) and functional divergence (FDiv), quantifying the species distribution in such multivariate space (Villéger et al. 2008, Laliberté and Legendre 2010). Every trait was standardized before the indices calculation to ensure equal contribution from each trait. The combination of these indices allowed us to examine how different components of functional diversity responded to different habitat types. We then used one-way analysis of variance (ANOVA) to test the effect of different habitat types on plant functional composition and diversity.

We also used ordinations to map sites' dissimilarities in term of species composition,

plant functional attributes, and soil properties. Non-metric multidimensional scaling (NMDS) ordination based on Bray-Curtis dissimilarity matrices was used to analyze species composition, while Principal Component Analysis (PCA) was used to analyze the variation in plant's attributes and soil properties. We then used the “envfit” function from the vegan R package to test for the effect of habitat type on species composition, plant functional attributes and soil properties. This function allowed us to estimate the centroids corresponding to each habitat type in the ordination space and to evaluate if the observed distance among centroids is greater than expected by chance. Significance separation ($\alpha = 0.05$) was evaluated through a randomization test (10 000 permutations).

In order to evaluate the association between vegetation functional properties, species composition and soil biophysical attributes among the study sites, we used the “Procrustes” and “Protest” functions available in the vegan package for comparing the results obtained from the three ordinations. These functions allowed us to rotate the configuration resulting from these ordinations to reach their maximum similarity and then test for the significance association between such configurations with a correlation like statistic. The significance ($\alpha = 0.05$) of the statistic was evaluated also through a randomization test (10 000 permutations). We then used the ANOVA to test for the effect of different habitat types on soil properties and the Pearson's correlation coefficients, to test for correlations between CWM traits and soil properties. All the analyses were performed in R (R Development Core Team 2010).

Finally, to evaluate how changes on functional properties could determine significant changes in ecosystem services, we first determined the association between the functional traits measured and ecosystem services based on literature (table 2). Second, we calculated the mean value of every functional trait as well as the standard deviation in order to detect communities with high trait values (greater than the mean plus one standard deviation), low trait values (lower than the mean minus one standard deviation) and medium trait values. These categories were used to infer the ecosystem services of the forests evaluated.

3. Results

3.1. Trait diversity in secondary and old growth forests

On one hand, we didn't find significant differences on the community-weighted mean values of each single trait when they were separately analyzed: $F_{(1,8)} = 2.261$, $P = 0.171$ for CC; $F_{(1,8)} = 0.789$, $P = 0.4$ for SLA; $F_{(1,8)} = 1.935$, $P = 0.202$ for LD; $F_{(1,8)} = 0.941$, $P = 0.361$ for LWC; $F_{(1,8)} = 0.021$, $P = 0.89$ for WP; $F_{(1,8)} = 0.427$, $P = 0.532$ for LT; and $F_{(1,8)} = 0.035$, $P = 0.857$ for LDMC. The same result was also observed when assemblage dissimilarities regarding functional composition, were mapped in the ordination space considering all functional traits altogether ($r^2 = 0.174$, $P = 0.184$) (fig 2a). Nevertheless, we figure out that when we removed the JMM site, corresponding to secondary forests, the significant differences among habitats emerged ($r^2 = 0.373$, $P = 0.024$) (fig 2b). On the other hand, we did find differences between habitats in terms of functional diversity, mostly related to the species dispersion in the functional space, being higher in OGF: $F_{(1,8)} = 6.074$, $P = 0.039$ for FDiv and $F_{(1,8)} = 4.37$, $P = 0.07$ for FRic (fig. 3 and 4). Regarding the species distribution of species in the functional space, we only found marginally significant differences in term of FDis ($F_{(1,8)} = 3.766$, $P = 0.088$), being also higher in OGF, but not regarding FEve ($F_{(1,8)} = 2.144$, $P = 0.181$) (fig. 3 and 4).

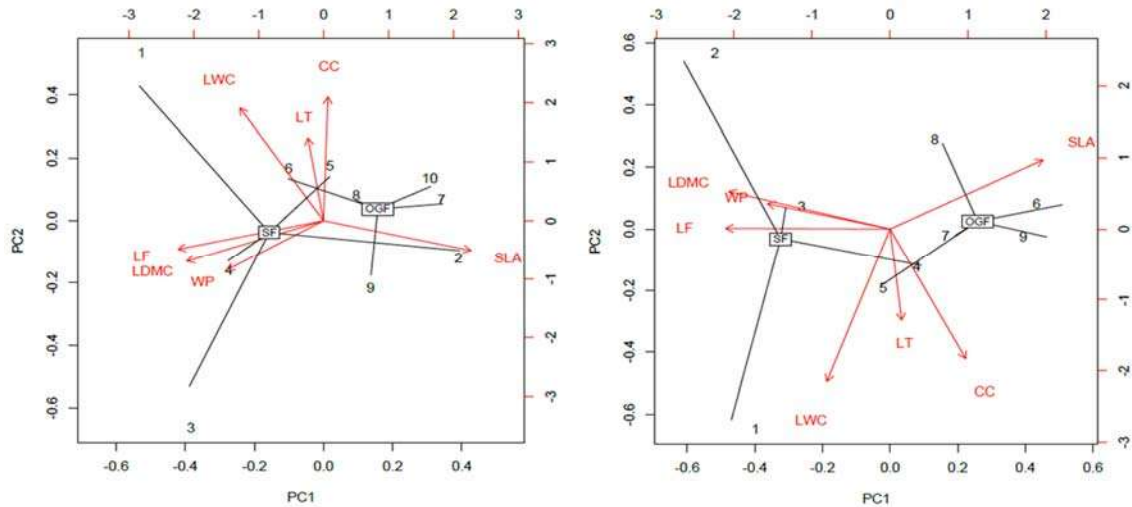


Figure 2. A) PCA of plant functional characters (**WP**: Water potential **CC**: Chlorophyll content **LT**: Leaf thickness **SLA**: Specific Leaf area, **LDMC**: Content of dry leaf mass, **LF**: Leaf density **LWC**: leaf water content with respect to the habitat with the ten study sites **SF**: Early successional forests (1,2,3,4,5), **OGF**: Old growth forests (6,7,8,9,10). B) Ordering discarding the site JMM (SF).

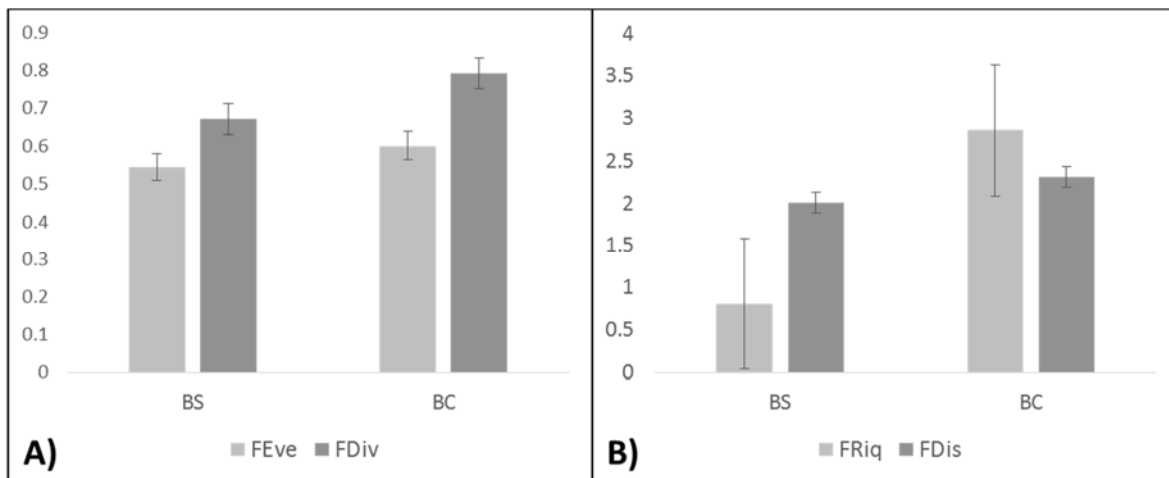


Figure.3 A) Comparison of functional evenness (**FEve**) and functional divergence (**FDiv**) between habitats. B) **Figure 4.** Comparison of functional richness (**FRiq**) and functional dispersion (**FDis**) among habitats.

3.2 Influence of assemblage structure and soil biophysical attributes on functional properties

The old growth forest and secondary forest sites significantly differed in terms of assemblage species composition and structure ($r^2 = 0.614$, $P = 0.010$) (fig. 5), but not in terms of soil properties ($r^2 = 0.142$, $P = 0.289$) (fig. 6). In addition, when each soil property was separately analyzed the only one showing significant differences between habitats was NH_4 ($F_{(1,8)} = 3.388$, $P = 0.016$) being higher in OGF. The high degree of variation found in soil properties may preclude finding significant differences.

The overall variation observed among assemblages in terms of species composition and structure was marginally associated to the variation among assemblages in functional composition (t (Procrustes correlation) = 0.59, $P = 0.08$) – ordination considering the CWM value of each trait altogether – (fig. 7), but not to the variation observed among sites in terms of soil properties ($t = 0.32$, $P = 0.51$) (fig. 8). The relationship between the assemblage variation on species composition and structure and soil properties of sampling sites was also non-significant ($t = 0.41$, $P = 0.78$).

Nevertheless, simple correlations among CWM values of traits and soil properties revealed that the plant functional attributes most sensible to the variation in soil properties were WP and LDMC; which were negatively correlated to the amount of nutrients, such as Ct, Nt, and Pt and positively related to C:N, C:P, and N:P stoichiometry (appendix 1). In addition, WP and LDMC were positively related to the amount of NH_4 . The LDMC was negatively related to the amount of NO_3 . Moreover, we found that LT was sensible to the variation in soil humidity and matter content, being positively related to soil humidity and negatively related to soil dry mass content. Finally, we found that SLA was negatively related to C:P stoichiometry and the amount of NH_4 , whereas CC was positively related to the variation in PO_4 .

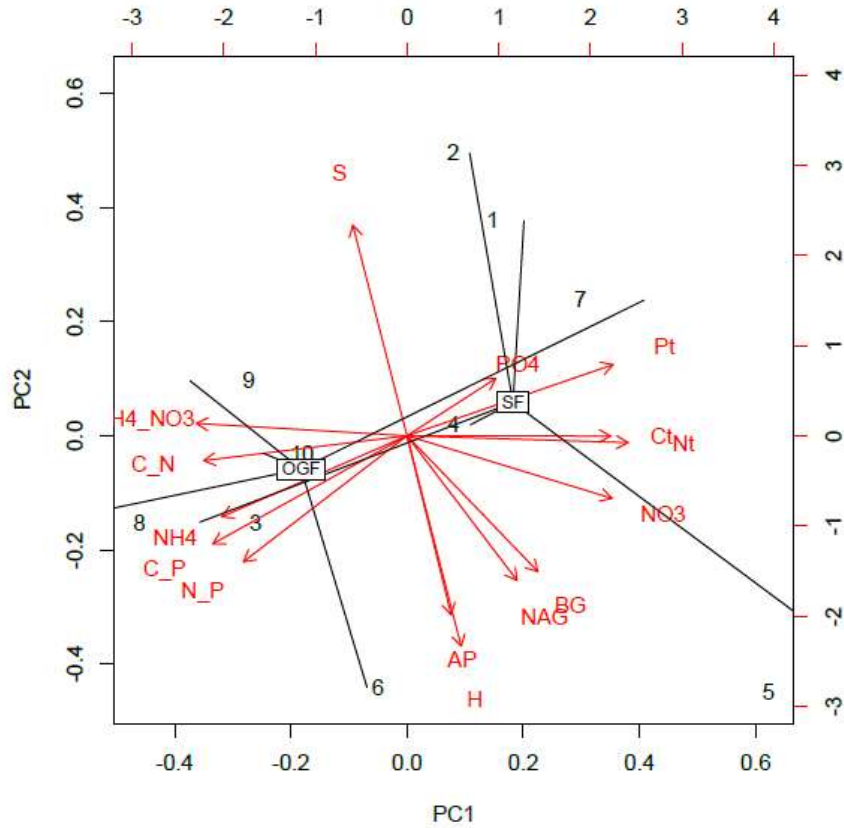


Figure 6. Principal component analysis of soil functional properties. **AP:** Monoesterase (phosphatase), **BG:** Betaglucosidase, **NAG:** N-acetylglucosaminidase, **H:** humidity, **S:** Dry soil, **Ct:** Total carbon, **Nt:** Total nitrogen, **Pt:** Total phosphorus, **C:P** Carbon by phosphorus, **C:N** Carbon by nitrogen, **N:P** nitrogen by phosphorus, **NH4** ammonium, **NO3** nitrate, **PO4:** phosphate, **NH4/NO3:** Ammonium per unit of nitrate. **SF:** (Early successional forests (1,2,3,4,5) and **OGF:** Old growth forests (6,7,8,9,10).

3.3. From functional properties to ecosystem services

By using the information presented on table 2, we identified the ecosystems services more relevant to TDFs and evaluated the availability of such services, at the level of study site and habitat type, based on their plant functional trait values. Results are presented in table 3. In general, we found intermediate availability values in most cases and some extreme values mostly in the secondary forests. One secondary forest site (HN2), for example, showed higher potential for carbon capture and control of erosion. A second secondary forest (LFH), showed higher potential for soil fertility, food production and timber, but lower potential for carbon capture, climate regulation and forage production. Another secondary forest (NAC2), showed lower potential for soil fertility but higher potential for climate regulation. Regarding the conserved forests, in contrast, we only found two sites with non intermediate values: TEJ2 (higher potential for soil fertility) and LIM2 (lower potential for forage production). Conserved forests were more homogeneous than secondary forests in their availability of ecosystem services.

Table 2. Relation between the functional traits evaluated and ecosystem properties and services. The interpretation of L and H values of these traits are also included.

Functional traits	Ecosystem properties	Ecosystem Services	L trait values	H trait values
Water potential (WP)	Water retention in plant tissues; evapotranspiration; growth and wood density.	Soil fertility for the establishment of crops; food for livestock; timber species and economic welfare.	Plants lack of soil solution so they are not able to absorb nutrients.	Favor the production of biomass, facilitating the transport of nutrients and benefiting the growth of plants as well as the maintenance of other organisms.
Chlorophyll content (CC)	Carbon sequestration; primary productivity; plant growth	Production of oxygen; reduction of the emission of greenhouse gases	Reduction in photosynthetic efficiency; indicator of L concentrations of nitrogen or some pathogen in the leaves.	Good photosynthetic efficiency; H nitrogen concentrations that reflect H primary productivity
Leaf thickness (LD)	Longevity and protection against herbivory; evapotranspiration; leaf longevity	Regulation of the climate through heat exchanges with the atmosphere; retention of water in litter.	Ler tolerance to dehydration; less dense tissues do not present large reserve structures.	Sclerophyllous leaves all plants to survive long periods of drought as foliar tissues can store nutrients or water.
Leaf dry matter content (LDMC)	Primary productivity; carbon accumulation in plants and soil; recycling of nutrients.	Transference of energy from primary producers to herbivores; maintenance of faunal species.	Her decomposition rates and therefore less resistance to physical damage such as herbivory, wind etc.	SLer decomposition rate of the leaf litter (harder and longer leaf life spans).
Leaf Density (DF)	Protection against herbivory or pathogens; storage of nutrients	Resistance of foliage to abiotic factors such as herbivores, hurricanes and pathogens; commercial importance (wood density).	Species less resistant to herbivory, wind, pests, etc; fast growing plants but not good competitors with other species.	Assign a large amount of resources to ensure solid structures and often have H nutrients content.
Specific leaf area (SLA)	Related to photosynthetic efficiency and carbon sequestration; litter production; nutrient cycling	Climate regulation through carbon sequestration; protection against soil erosion by litter; forage production for herbivores.	Species with harder and denser leaves; Her leaf life spans.	Species with larger and thinner leaves; less allocation of plant resources to physical defenses.
Water content (CA)	Storage of water and nutrients in plant tissues; primary and net productivity.	Food production; habitat maintenance for various species.	Imbalance between water absorption and loss into the atmosphere during photosynthesis causing water deficit.	Alls rigidity in the cell wall, cell elongation, stomatal opening and phloem transport.

Based on Casanoves et al. 2009 and Balvanera et al. 2011

Table 3. Availability of key ecosystem services in tropical dry forest provided by the studied plant assemblages (sites) and habitats, secondary forest (SF) and old growth forest (OGF), as inferred from their functional attributes. Categories are: high (H), medium (M) and low (L).

SITES	HABITAT	Soil fertility	Carbon capture	Climate regulation	Wood density	Forage production	Erosion control	Food production
HN2	SF	M	H	M	M	M	H	M
JMM	SF	M	M	M	M	M	M	M
LFH	SF	H	L	L	H	L	M	H
LIM	SF	M	M	M	M	M	M	M
NAC2	SF	L	M	H	M	M	M	M
LIM2	OGF	M	M	M	M	L	M	M
TEJ1	OGF	M	M	M	M	M	M	M
TEJ2	OGF	H	M	M	M	M	M	M
UNAM	OGF	M	M	M	M	M	M	M
UDG	OGF	M	M	M	M	M	M	M

H= the value is greater than the trait mean value plus one standard deviation; L= the value is lower than the trait mean value minus one standard deviation; M= the value is within the standard deviation of the trait mean value.

4. Discussion

We did not find differences among functional traits, analyzed separately or altogether, between secondary and conserved forests. However, due to the high variability detected on secondary forest, this finding suggest a high stochasticity in successional forest in terms of plant taxonomic and functional composition, instead of a high degree of homogeneity between both types of forest. A high stochasticity for the early successional stages of TDF has already been reported by other authors (v.gr. Alvarez-Añorve et al. 2012, Quesada et al. 2013).

The differences between habitats in terms of functional diversity and functional richness, indeed reinforce the idea that both types of forest differ in their functional performance as has been reported in previous studies (Alvarez-Añorve et al. 2012, Lebrija-Trejos et al. 2010). A higher functional diversity and richness in old growth forest, is expected as typically these forests are more taxonomically diverse and rich than disturbed forests (Quesada et al. 2009). Moreover, in early successional communities the environmental filtering predominates, restricting the range of functional trait values which determine that the entire community occupies a smaller volume in the functional space (lower functional richness) than expected by chance. These communities also showed a higher proportion of abundance concentrated within a narrow part of the functional traits space (lower functional evenness, fig. 3) indicating high dominance of certain taxa.

In contrast, the advanced communities, not dominated by environmental filtering processes, tended to occupy a greater volume in the functional space (higher functional richness). They showed slightly lower dominance than younger communities. However, their functional evenness values are not different than disturbed forests indicating that in conserved forests still prevails high dominance of certain taxa. These taxa can be the few capable of dealing with the harsh environmental conditions (i.e. strong seasonality in precipitation, productivity and resources availability) that could act as a regional environmental filter in this ecosystem. This filtering could partially explain the lower diversity of TDF in comparison to wetter forests.

These results show the importance of analyzing the functional trait diversity at different levels - considering both one and N trait dimensions - when evaluating complex biotic communities such as tropical vegetation.

On the other hand, in accordance to the functional differences encountered in both types of forest, they also differed in terms of species composition and this parameter was associated to the functional variation among assemblages. Different species composition between preserved and conserved forest has been previously reported in several studies (v.gr. Chazdon et al. 2007, Quesada et al. 2009), but the simultaneous influence of this parameter and of the soil biophysical properties in plant functional traits has not been documented previously. In this sense, it is interesting to find a clearer relationship of vegetation functional properties with species composition than with the soil biophysical properties. However, we must note that soil properties analyzed altogether showed high variation, specially in the secondary forests, and this could have precluded the detection of differences between habitats.

The results of simple correlations among functional traits and soil properties, revealed that the last ones did influence plant functional traits, specially those related to the use of nutrients and water (WP, LDMC, LT, SLA). These resources, water and nutrients, tend to be in low availability in secondary forests and in the whole TDF during the dry season (Borchert 1994). Therefore, the correlations between soil properties and the mentioned plant functional traits, evidence that soil functional properties do influence the water and nutrients cycle and consequently the use of both resources by plants in TDF.

Finally, the ecosystem services analysis reflected the variability on vegetation and soil functional properties, as their availability was more heterogeneous in secondary forests. Nevertheless, the differences between secondary and conserved TDF in the provision of key ecosystem services, were small suggesting that secondary forests, although taxonomically and functionally are different from conserved forests, do not experiment a dramatic decrease in the availability of ecosystem services, perhaps because they are still immersed in a matrix with a high proportion of conserved TDF. In this case, this matrix should be preserved for avoiding a rapid loss of biodiversity and ecosystem services.

Acknowledgments

Financial support was provided by the “Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología” (CONACyT, CB-222202), and the “Programa de Apoyo a Proyectos de Investigación e Innovación Tecnológica” of the “Universidad Nacional Autónoma de México” (PAPIIT, UNAM: IA-203413 and IA-204014). Logistical support was provided by the “Escuela Nacional de Estudios Superiores, Unidad Morelia” (ENES-Morelia), and the “Estación de Biología Chamela”, from the “Universidad Nacional Autónoma de México” (UNAM). Technical assistance was provided by the Engs. P. García, F. Hernandez, J. Huerta and S. Tinoco, of the ENES-Morelia, UNAM. Fieldwork and sample processing were largely performed thank to the help of KI. Torres, S. Amador, S. Ruiz, A. Lopez, L.E. Azcoytia, R. Cortes, and J. Ruiz. The results of this study are part of the thesis of the principal author, under the direction of Dr. Mariana Yolotl Alvarez Añorve and Dr. Ileri Suazo-Ortuño.

5. References

- Alvarez-Añorve, M., Quesada, M., Sanchez-Azofeifa, G.A., Avila-Cabadilla, L.D. & Gamon, J. 2012. Functional regeneration and spectral reflectance of trees during succession in a highly diverse tropical dry forest ecosystem. *American Journal of Botany* 99(5): 816–826.
- Balvanera, P., H. Cotler et al. 2009. Estado y tendencias de los servicios ecosistémicos, en Capital natural de México, vol. II: Estado de conservación y tendencias de cambio. Conabio, México, pp. 185-245.
- Bonanomi et al. 2005. Autoinhibition of germination and seedling establishment by leachate of *Calluna vulgaris* leaves and litter, *Community Ecology* 6 (2):203-208.
- Bremmer JM. 1996. Nitrogen-Total. In: Spark DL, Page AL, Summer ME, Tabatabai MA, Helmke PA, eds. *Methods of soil analyses part 3: chemical analyses, soil science*. Madison: Society of America, 1085–1121.
- Bullock, S.H., Mooney, H.A. & Medina, E. 1995. *Seasonally dry tropical forests*. Cambridge University Press, Cambridge, UK.
- Casanoves F., Pla L. & Di Rienzo J. A. Valoración y análisis de la diversidad funcional y su relación con los servicios ecosistémicos. 1 ed.- Turrialba, CR; CATIE, 2011. 84 p: il (serie técnica, informe técnico/ CATIE; no. 384).
- Cornelissen, J.H.C., Lavorel, S., Garnier, E., Diaz, S., Buchmann, N., Gurvich, D.E., Reich, P.B., ter Steege, H., Morgan, H.D., (...) & Poorter, H. 2003. A handbook of protocols for standardized and easy measurement of plant functional traits worldwide. *Australian Journal of Botany* 51: 335–380.
- Challenger, A. y J. Soberón. 2008. Los ecosistemas terrestres. En: *Capital Natural de México*, vol. I: *Conocimiento Actual de la Biodiversidad*. Pp. 87-108. CONABIO, México.
- Chazdon, R. L., S. G. Leteher, M. Van Breugel, M. Martinez-Ramos. F. Bongers y B. Finegan. 2007. Rates of change in tree communities of secondary Neotropical forest following major disturbances. *Phil. Trans. R. Soc. B.* 362:273-289.
- Díaz, S., Lavorel, S., Chapin III, F.S., Tecco, P.A., Gurvich, D.E. & Grigulis, K. 2007. Functional diversity - at the crossroads between ecosystem functioning and environmental filters. In: Canadell, J.G., Pataki, D.E., Pitelka, L.F., Díaz, S., Lavorel, S., Chapin, F.S., Tecco, P.A., Gurvich, D.E. & Grigulis, K. (eds.) *Terrestrial ecosystems in a changing world*, pp. 81–91. Springer, Heidelberg, Berlin, Germany.

- Díaz et al. 2010, Functional traits, the phylogeny of function, and ecosystem service vulnerability, *Ecology and Evolution*, Sep; 3(9): 2958–2975.
- García-Oliva, F., Casar, I., Morales, P. et al. 1994. Forest-to-pasture conversion influences on soil organic carbon dynamics in a tropical deciduous forest. *Ecology* (1994) 99: 392.
- Garnier, E.; Cortez, J.; Billes, G.; Navas, M.L.; Roumet, C.; Debussche, M.; Laurent, G.; Blanchard, A.; Aubry, D.; Bellmann, A.; Neill, C.; Toussaint, J.P.; 2004. Plant functional markers capture ecosystem properties during secondary succession. *Ecology* 85(4), 2630-2637
- Huffman EN. 1977. Performance of a new automatic carbon dioxide coulometer. *Microchemical Journal* 2:567–573.
- Janzen, D.H. 1988. Management of habitat fragments in a tropical dry forest : growth. *Ann. Missouri Botanical Garden*, 75 : 105-116.
- Kardol, P., Bezemer, T.M. & Van der Putten, W.H. (2006) Temporal variation in plant–soil feedbacks controls succession. *Ecology Letters*, 9, 1080–1088.
- Laliberté, E; Legendre, P. 2010. A distance-based framework for measuring functional diversity from multiple traits. *Ecology* 91(1): 299-305
- Lavorel S, Garnier E. Predicting changes in community composition and ecosystem functioning from plant traits: revisiting the Holy Grail. *Functional Ecology*. 2002; 16:545–556.
- Lavorel S, Grigulis K. How fundamental plant functional trait relationships scale-up to trade-offs and synergies in ecosystem services. *Journal Ecology* 2012;100:128–140.
- Lebrija Trejos E., Perez García E. A., Meave J. A., Bongers F. & Poorter L., 2010 Functional traits and environmental filtering drive community assembly in a species-rich tropical system, *Ecological Society of America* 91: 386-398.
- Maass, J. M., Balvanera, P., Castillo, A., Daily, G. C., Mooney, H. A., Ehrlich, P., Quesada, M., Miranda, A., Jaramillo, V. J., et al. 2005. Ecosystem services of tropical dry forests: insights from long-term ecological and social research on the Pacific Coast of Mexico. *Ecology and Society* 10(1):17 [online] URL: <http://www.ecologyandsociety.org/vol10/iss1/art17/>
- Millennium Ecosystem Assessment (MEA). 2005. *Ecosystems and well-being*. Island Press, Washington DC, USA.
- Murphy J, Riley JP. 1962. A modified single solution method for the determination of phosphate in natural waters. *Analytica Chemical Acta* 27:31–36

- Noguera, F. A., S. Zaragoza-Caballero J. A. Chemsak, A. RodríguezPalafox, E. Ramírez, E. González-Soriano & R. Ayala. 2002. Diversity of the family Cerambycidae of the tropical dry forest of Mexico, I. Sierra de Huatla, Morelos. *Annals of the Entomological Society of America* 95: 617–627.
- Pérez-Harguindeguy N, Díaz S, Garnier E, et al. New handbook for standardised measurement of plant functional traits worldwide. *Australian Journal of Botany*. 2013;61:137–234
- Quesada, M., Sanchez-Azofeifa, G.A., Alvarez-Añorve, M., Stoner K, Avila-Cabadilla, L.D., Calvo-Alvarado, J., Castillo, A., Espírito-Santo, M.M., Fagundes, M., Fernandes, G.W., Gamon, J., (...) & Sanchez-Montoya. G. 2009. Succession and management of tropical dry forests in the Americas: review and new perspectives. *Forest Ecology and Management* 258: 1014–1024.
- R Development Core Team. 2010. R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austría, website <http://www.R-project.org>.
- Sánchez-Azofeifa AG, Quesada M, Rodríguez JP, Nassar JM, Stoner KE, Castillo A, Garvin T, Zent EL, Calvo J, Kalacska M, Fajardo L, Gamón J, Cuevas-Reyes P (2005) Research Priorities for Neotropical Dry Forests. *Biotropica* 37: 477-485.
- Tiessen H, Moir JO. 1993. Characterization of available P by sequential extraction. In: Carter MR, Gregorich EG, eds. Soil sampling and methods of analysis. New York: CRC Press, 75–85.
- Trejo, R. I, & Dirzo, R. 2000. Deforestation of seasonally dry tropical forest towards its northern distribution: a national and local analysis in Mexico. *Biological Conservation* 94: 133-142.
- Turner y Corlett 1996. The conservation value of small, isolated fragments of lowland tropical rain forest. *Trens in Ecology & Evolution* 11(8):330-3.
- Villéger, S; Mason, NWH; Mouillot, D. 2008. New multidimensional functional diversity indices for a multifaceted framework in functional ecology. *Ecology* 89(8): 2290-2301.
- Violle, C; Navas, M; Vile, D; Kazakou, E; Fortunel, C; Hummel, I; Garnier, E. 2007. Let the concept of trait be functional. *Oikos* 116: 882-892.

CAPITULO III

Discusión General

DISCUSIÓN

Los resultados obtenidos muestran que en los bosques secundarios del Bosque Tropical Seco, el grado de variación en los atributos funcionales de la vegetación, así como en las propiedades edáficas, es tal que no permiten detectar diferencias con otros tipos de vegetación como los bosques conservados. Debido a que los procesos de colonización de la vegetación en los sitios perturbados, han mostrado ser altamente estocásticos (Alvarez-Añorve et al. 2012, Quesada et al. 2013) y ello puede derivar en una gran heterogeneidad en la composición específica de dichos sitios, una alta heterogeneidad o variabilidad en los caracteres funcionales de las plantas y el suelo es explicable. En este sentido, cada uno de los sitios de estudio, especialmente en el caso de los bosques secundarios, muestra características propias que dificultan la detección de patrones a nivel de estadio sucesional en cuanto estos parámetros. No obstante, esta misma heterogeneidad puede ser vista como un patrón o como un distintivo de los bosques perturbados de este ecosistema.

Primeros estadios de la sucesión

A lo largo de este estudio vimos la importancia de evaluar sitios de vegetación secundaria, los cuales presentan historias diferentes en cuanto al tipo de uso de suelo, siendo el uso como áreas de cultivo y como zonas de pastoreo el que predomina en la región (Avila-Cabadilla et al. 2009). Tanto la historia de cada sitio, como la intensidad de las perturbaciones antrópicas a las que se han visto expuestos (ejem. sobrepastoreo, quema de áreas agrícolas y tala desmedida), pueden determinar la identidad y diversidad de especies vegetales que se establecen durante los primeros estadios de la sucesión secundaria (Connell, 1978; Foster, 1990; Sabogal, 1992; Maass, 1995).

Por otra parte, nuestros resultados detectaron diferencias en la riqueza de especies con respecto al bosque conservado, ya que los sitios de vegetación secundaria presentaron una menor riqueza de especies. Esto puede deberse a la menor disponibilidad de propagulos y a la acción de filtros ambientales, que pueden estar limitando el establecimiento de las especies y con ello determinando la estructura de las comunidades vegetales. Se ha reportado que en los sitios de vegetación secundaria predominan las especies que pueden tolerar las altas temperaturas, la alta radiación solar y la poca disponibilidad de agua que caracterizan a los bosques secundarios, sobre todo durante las primeras etapas (Alvarez-Añorve et al 2012). En

este sentido, ciertas características funcionales de dichas especies son fundamentales para su sobrevivencia (Connell (1978), Louks (1970). Las diferencias en riqueza y diversidad de especies entre los bosques recientemente perturbados y los bosques conservados ha sido reportada en diversos estudios para este y otros bosques tropicales (Quesada et al. 2009), siendo los bosques conservados los que presentan una mayor riqueza y diversidad. Esto puede deberse a que la intensidad de los filtros ambientales disminuye conforme la sucesión avanza y las condiciones microclimáticas cambian, además de que las especies colonizadoras transforman las condiciones edáficas y microclimáticas facilitando la introducción de más especies. El papel de las Leguminosas es sobresaliente en este sentido, ya que al tener la capacidad de fijar N atmosférico y presentar caracteres morfofuncionales que les permiten lidiar con las condiciones ambientales de los bosques perturbados, son las colonizadoras por excelencia en los bosques tropicales secos.

Disponibilidad de nutrientes y actividad enzimática del suelo

Estudios sobre los cambios originados durante el proceso sucesional tanto en las comunidades vegetales como en el suelo (v.gr. Ayala-Orozco et al. 2006), han incluido solamente la riqueza y características estructurales de las especies como su área basal, cobertura o productividad para describir el proceso de regeneración del BTS. Durante este estudio sin embargo, evaluamos dichos cambios desde el componente funcional y los mecanismos de respuesta de los mismos, sin embargo, al igual que en los estudios previos, las diferencias entre estadios tempranos y avanzados de la sucesión no resultaron significativas para la mayoría de las variables. Así, aunque las variables funcionales del suelo mostraron la heterogeneidad mencionada anteriormente, algunos de nuestros resultados coinciden con los antecedentes que se tienen sobre los suelos de esta región.

Con frecuencia las tierras destinadas al pastoreo presentan problemas de compactación o degradación del suelo, lo que puede reducir de manera considerable la diversidad de las plantas (Gerhardt 1961, Hytteborn, 1992). Dicha compactación ocasionada por el sobrepastoreo, puede reducir la infiltración del agua y del aire y estar determinando la estructura de las comunidades vegetales al ser un almacén improductivo de propágulos (Mass,

1995). En este estudio, se observó también que en aquellos sitios en los que se realizaron actividades agropecuarias o de quema, los suelos colectados fueron mucho más compactos con respecto a los sitios en buen estado de conservación y que esto coincide con el número de especies presentes en ellos. A esto contribuye también la apertura de claros ocasionada por los desmontes para el establecimiento de cultivos, ya que el suelo queda expuesto y por ende las altas temperaturas favorecen la poca retención de la humedad (García-Oliva et al 2006; Sandoval-Pérez et al 2009). La pérdida de cobertura vegetal con fines agropecuarios ocasionan también una disminución en la agregación del suelo y en el aporte de materia orgánica proveniente de las plantas. Todo ello conduce a generar condiciones no adecuadas para la germinación y establecimiento de especies vegetales nativas que pueden encontrarse en los grandes bancos de semillas del suelo (Burgos y Mass 2004).

En cuanto a la disponibilidad de nutrientes, nuestros sitios conservados presentaron valores mucho más altos de NH_4 , el cual resulta ser una fuente importante de nitrógeno en el suelo e importante en el crecimiento vegetal. Asimismo, como parte del metabolismo del NH_4 , este es transportado hasta las partes aéreas de las plantas (hojas, tallos) donde se reduce hasta NO_3 (otra forma disponible de nitrógeno en el ambiente) para ahí reaccionar con los azúcares disponibles. Sin embargo, cuando se presentan altas temperaturas ambientales, la respiración de las plantas se incrementa reduciendo los azúcares y estos se hacen menos disponibles para el metabolismo del NO_3 en las raíces y por ende menos disponible en el suelo. Esto podría explicar porque en los sitios secundarios, donde se presentan temperaturas más altas, hay menos NO_3 disponible.

En el sitio HN2 en particular, uno de los nutrientes que presentó grandes cantidades fue el PO_4 . Aunque las diferencias entre hábitats o tipos de bosque no fueron estadísticamente significativas, sí podemos inferir que las altas cantidades del mismo en este sitio pueden deberse a la cercanía con cultivos y huertos (mangos, palmares), donde se vierten altas cantidades de fertilizantes ricos en dicho nutriente.

En cuanto a las proporciones de carbono con respecto a los otros nutrientes se observaron las mismas tendencias ya que existe gran variación en los sitios y no se detectan diferencias significativas entre los hábitats. Sin embargo, se mostraron mayores proporciones de dicho carbono con respecto al nitrógeno y al fósforo en los sitios conservados. Dichos resultados hablan de la importancia del aporte de materia orgánica

en sitios en los que se presenta una mayor cobertura vegetal y por ende grandes cantidades de hojarasca en descomposición que aportan grandes cantidades de nutrientes. Estos resultados también concuerdan con estudios que reportan procesos biogeoquímicos en el suelo del BTS que permiten la recuperación de sitios que han pasado por alguna perturbación (Gavito et al. 2014).

Dominancia de Leguminosas en estadios iniciales de la sucesión

La familia Fabaceae (Leguminosas) fue la más representada en nuestros sitios de estudio con el 35.5% del total de las especies evaluadas. Sin embargo, la dominancia de esta familia fue mayor en los bosques secundarios representando el 68.7 % del total de la comunidad vegetal. Esto concuerda con nuestra hipótesis, en la que se sugiere que en estadios tempranos predominan especies tolerantes a condiciones adversas (altas temperaturas, radiación). De manera general, las leguminosas presentan testas duras que les permiten ser más resistentes a algunas perturbaciones (e.g. fuego), son tolerantes a condiciones de sequía, mismas que son determinantes en la región de Chamela, y tienen una gran capacidad de fijación de nitrógeno, así como para formar grandes bancos de semillas (Martín et al., 1975, Trabaud et al., 1997, González-Iturbe et al., 2002). De hecho, estas especies son reconocidas como especies pioneras que facilitan el establecimiento de especies conforma avanza el proceso sucesional.

En el caso de los bosques conservados, aunque en menor proporción, las leguminosas representaron el 31.2% de la comunidad, siendo *Apoplanesia paniculata* la especie más abundante. La dominancia de leguminosas en general, ha sido reportada para otros bosques tropicales caducifolios en México (Miranda, 1958; Lott et al. 1987; Marín, 1997), así como la alta abundancia de *A. paniculata* en bosques conservados (González-Iturbe et al. 2002). La presencia de leguminosas en los bosques conservados habla también de su alta capacidad competitiva.

Servicios ecosistémicos a partir de atributos de la vegetación

Algunos de los servicios más importantes del BTS (Balvanera 2012) que han permitido el establecimiento de los ejidos aledaños a la reserva de Chamela-Cuixmala, son la presencia de suelos fértiles para el establecimiento de cultivos, la disponibilidad de recursos maderables, la disponibilidad de agua dulce y la regulación del clima a través de la cobertura vegetal presente (Maass et al. 2002, 2005; Cotler et al. 2002). Estos ecosistemas tropicales han sido reconocidos ampliamente por los servicios ecosistémicos que proporcionan, tanto en el ámbito forestal (madera) como en el no forestal (alimentos, especies medicinales y atractivos culturales).

A pesar de la gran gama de servicios que aporta el BTS a las comunidades humanas estos se encuentran fuertemente amenazados sobre todo por la conversión a campos agrícolas, establecimientos de huertos, y pastizales ganaderos, sin embargo aún existe un gran desconocimiento sobre la capacidad de estos bosques para resistir dichas presiones y como se pueden ver modificados los SE por las frecuentes perturbaciones (Aide et al. 2013).

La recuperación de los bosques perturbados en esta región se relaciona a una baja intensidad en el manejo agropecuario o a la existencia de zonas aledañas con remanentes de vegetación original, así como a la cercanía del área conservada de la Reserva Chamela-Cuixmala, la cual representa una gran fuente de biodiversidad (Miles et al. 2008, Stork et al. 2009). El hecho de que nuestros bosques secundarios estén inmersos en esta matriz, podría explicar el porqué no se observa un cambio drástico, en términos de servicios ecosistémicos, cuando se degrada el bosque. De este modo, serían las características del paisaje, con una abundante presencia de remanentes de la vegetación original, las que estarían permitiendo la subsistencia de importantes servicios ecosistémicos en los parajes antropogénicos del BTS. En este sentido, la conservación de la biodiversidad y los servicios asociados a este ecosistema, dependerían de la protección de dichos remanentes.

BIBLIOGRAFIA

- Alvarez-Añorve, M., Quesada, M., De la Barrera, E., 2008. Remote sensing and plant functional groups detection: physiology, ecology and spectroscopy in tropical systems. In: Kalacska, M., Sanchez-Azofeifa, G.A. (Eds.), *Hyperspectral Remote Sensing of Tropical and Sub-Tropical Forests*. CRC Press, pp. 27-45.
- Alvarez-Añorve, M.Y. 2012. "Identificación de grupos funcionales de plantas en diferentes estados sucesionales del bosque tropical caducifolio: una herramienta en el estudio de bosques secundarios." Tesis de Doctor en Ciencias. Posgrado en Ciencias Biológicas, Universidad Nacional Autónoma de México, México.
- Avila-Cabadilla L.D et al. 2009. *Forest Ecology and Management* 258: 986–996.
- Avila-Cabadilla L.D. 2011. *Diversidad de Murciélagos Filostómidos en Estadio Sucesionales de Bosques Neotropicales Secos*. Tesis doctoral. Centro de Investigaciones en Ecosistemas, Universidad Nacional Autónoma de México.
- Balvanera, P., Pfisterer, A. B., Buchmann, N., He, J. S., Nakashizuka, T., Raffaelli, D., Schmid, B. 2006. Quantifying the evidence for biodiversity effects on ecosystem functioning and services. *Ecology Letters* 9:1146-1156.
- Barnaud C, Antona M: Deconstructing ecosystem services: uncertainties and controversies around a socially constructed concept. *Geoforum* 2014, 56:113-123.
- Borchert, R. 1994. Soil and stem water storage determine phenology and distribution of tropical dry forest trees. *Ecology* 75: 1437-1449.
- Cardinale, B. J., Matulich, K. L., Hooper, D. U., Byrnes, J. E., Duffy, E., Gamfeldt, L., Balvanera, P., O'Connor, M. I., Gonzalez, A. 2011. The functional role of producer diversity in ecosystems. *American Journal of Botany* 98:572-592.
- Carpenter SR, Mooney HA, Agard J, Capistrano D, De Fries R, Díaz S, Dietz T, Duraiappah AK, Oteng-Yeboah A, Pereira HM et al.: Science for managing ecosystem services: beyond the Millennium Ecosystem Assessment. *Proc Natl Acad Sci USA* 2009, 106:1305-1312.
- Cátedra de Fisiología Vegetal, FAUBA. 2004. *Las Plantas y el Agua*. CEABA
- Challenger, A. y J. Soberón. 2008. Los ecosistemas terrestres. En: *Capital Natural de México*, vol. I: Conocimiento Actual de la Biodiversidad. Pp. 87-108. CONABIO, México.
- Chazdon, R. L., S. G. Leteher, M. Van Breugel, M. Martinez-Ramos. F. Bongers y B. Finegan. 2007. Rates of change in tree communities of secondary Neotropical forest following major disturbances. *Phil. Trans. R. Soc. B.* 362:273-289.
- CIFOR. 2005. *State of the World's Forests*. FAO.
- Daily, G.C. y P.R. Ehrlich. 1995. Preservation of biodiversity in small rainforest patches: rapid evaluation using butterfly trapping. *Biodiversity and Conservation* 4: 35-55.
- Devlin, T. M. 2004. *Bioquímica*, 4ª edición. Reverté, Barcelona. ISBN 84-291-7208-4
- Domínguez, M.T.; Aponte, C.; Pérez-Ramos, I.M.; Garcia, L.V.; Villar, R.; Marañón, T.; 2012. Relationships between leaf morphological traits, nutrient concentrations and isotopic signatures for Mediterranean woody plant species and communities. *Plant Soil* 57, 407-424.
- FAO. 2016. *El Estado de los bosques del mundo 2016*. Los bosques y la agricultura: desafíos y oportunidades en relación con el uso de la tierra. Roma
- García Orth, X. 2008. "Ecología de la regeneración natural en campos abandonados: fronteras de colonización en la vecindad de árboles aislados." Tesis de Doctorado en

- Ciencias. Posgrado en Ciencias Biológicas, Universidad Nacional Autónoma de México, México.
- García Petillo, M, 2002. Respuesta a diferentes manejos del riego y balance hídrico de un huerto de cítricos. Tesis Doctoral. Universidad Politécnica de Valencia, Escuela Técnica Superior de Ingenieros Agrónomos. 194 p.
- García Petillo, M, Castel, JR, 2004. The response of Valencia orange trees to irrigation in Uruguay. *Spanish Journal of Agricultural Research*. Vol. 2(3)429-443.
- García, C., Gil, F., Hernández, T., Trasar, C. 2003. Técnicas de Análisis de Parámetros Bioquímicos en suelos. Medida de Actividades Enzimáticas y Biomasa Microbiana. Editorial Mundi-Prensa. España.
- Garnier E, Laurent G, Bellmann A, Debain S, Berthelie P, Ducout B, Roumet C, Navas ML (2001a) Consistency of species ranking based on functional leaf traits. *New Phytologist* 152: 69-83.
- Garnier E, Shipley B, Roumet C, Laurent G (2001b) A standardized protocol for the determination of specific leaf area and leaf dry matter content. *Functional Ecology* 15, 688-69
- Garnier, E.; Cortez, J.; Billes, G.; Navas, M.L.; Roumet, C.; Debussche, M.; Laurent, G.; Blanchard, A.; Aubry, D.; Bellmann, A.; Neill, C.; Toussaint, J.P.; 2004. Plant functional markers capture ecosystem properties during secondary succession. *Ecology* 85(4), 2630-2637
- Gillespie T. 1999. *Journal of Tropical Ecology* 15:637-649.
- Hillebrand, H; Matthiessen, B. 2009. Biodiversity in a complex world: consolidation and progress in functional diversity research. *Ecology letters* 12: 1405-1419.
- Kruk, R., y R. A. A. Oldeman. 1998. The tropical rain forest. A first encounter. SpringerVerlag, Berlín.
- Laurance, W.F. et al. 2012. Averting biodiversity collapse in tropical forest protected areas. *Nature* doi:10.1038/nature11318.
- Lavorel S, Grigulis K. 2012. *Journal of Ecology* 100: 128-140.
- Lebrija Trejos E., Perez García E. A., Meave J. A., Bongers F. & Poorter L., 2010 Functional traits and environmental filtering drive community assembly in a species-rich tropical system, *Ecological Society of America* 91: 386-398.
- Maass, J. M., Balvanera, P., Castillo, A., Daily, G. C., Mooney, H. A., Ehrlich, P., Quesada, M., Miranda, A., Jaramillo, V. J., et al. 2005. Ecosystem services of tropical dry forests: insights from long-term ecological and social research on the Pacific Coast of Mexico. *Ecology and Society* 10(1):17 [online] URL: <http://www.ecologyandsociety.org/vol10/iss1/art17/>
- Maass, J. M., Jaramillo, V., Martínez-Yrizar, A., García-Oliva, F., Pérez-Jiménez, L. A., Sarukhán, J. 2002. Aspectos funcionales del ecosistema de selva baja caducifolia en Chamela, Jalisco En: Noguera, F.A. Vega, J.H. García-Aldrete, A.N., Quesada, M. (eds.). *Historia Natural de Chamela*, pp. 525-542, Instituto de Biología, UNAM, México, D.F., México.
- Markesteyn L., Poorter L. 2009. *Journal of Ecology*, 97: 311-325.
- Martínez Ramos, M. 2008. Grupos funcionales, en *Capital natural de México*, vol. I: *Conocimiento actual de la biodiversidad*. Conabio, México, pp. 365-412.
- Martínez-Ramos M., P. Balvanera, J. Benítez-Malvido et al., 2012. Manejo de Bosques Tropicales, bases científicas para la conservación, restauración y aprovechamiento de

- ecosistemas en paisajes rurales. Investigación Ambiental Ciencia y Política pública. Instituto Nacional de Ecología-SEMARNAT, Vol. 4 (2) pp 1-17.
- Martínez-Ramos, M. y X. García-Orth. 2007. Sucesión ecológica y restauración: el caso de selvas húmedas. Boletín de la Sociedad Botánica de México 80 (supl.): 69-84.
- Maza-Villalobos S., P. Balvanera y M. Martínez-Ramos. 2011a. Successional dynamics of regenerating tropical dry forest communities in abandoned pastures. *Biotropica*. 43: 666-675.
- MEA 2003. *Ecosystems and Human Well-being: a Framework for Assessment. Millennium Ecosystem Assessment*. Island Press, Washington, D.C., USA.
- Millennium Ecosystem Assessment (MEA). 2005. *Ecosystems and well-being*. Island Press, Washington DC, USA.
- Mooney H A, Bullock SH, Medina E (1995) Introduction. En Bullock SH, Mooney HA Medina E (Eds.) *Seasonally Dry Tropical Forests*. Cambridge University Press, Cambridge, RU. pp 1-8.
- Nannipieri P (1994) The potential use of soil enzymes as indicators of productivity, sustainability and pollution. In: Pankhurst CE, Doube BM, Gupta VVSR, Grace PR (eds) *soil biota: management in sustainable farming systems*. CSIRO, East Melbourne, pp 238–244.
- Olvera-García S.R 2010, “Caracteres morfológicos y espectrales en el estudio de especies arbóreas asociadas a diferentes estadios sucesionales de un bosque tropical seco”. Tesis de Licenciatura. Universidad Michoacana de San Nicolás de Hidalgo. México.
- Opler P. et al. 1980. *Biotropica* 12(Supplement):40–46.
- Overbeck, J., (1991). Early studies on ecto- and extracellular enzymes in aquatic environments. En: Chróst, R.J. (Ed.), *Microbial enzymes in aquatic environments*. Springer, New York, pp. 1-5.
- Pimm, S.L. & P. Raven. 2000. Extinction by numbers. *Nature* 403: 843-845.
- Pimm, S.L., G.J. Russell, J.L. Gittleman & T.M. Brooks. 1995. The future of biodiversity. *Science* 269: 347-350.
- Quesada, M. G., M. Alvarez Añorve, L. Avila Cabadilla et al., 2013 Tropical Dry Forest Ecological Succession in México Synthesis of Long-Term Study in *Tropical Dry Forest* eds. A. Sanchez Asofeifa & J. S. Powers. Cap. 2 pp 17.
- Quesada, M. G. et al. 2009. Succession and management of tropical dry forests in the Americas: review and new perspectives. *Forest Ecology and Management* 258: 1014-1024.
- Quijas, S., Schmid, B., Balvanera, P. 2010. Plant diversity enhances provision of ecosystem services: a new synthesis. *Basic and Applied Ecology* 11:582–593.
- Quintal-Ortiz W.C, Perez G. A., Latournerie M. L, May-Lara C., Ruiz S. E. & Martinez C. A.J (2012) Water use, water potential and yield of habanero pepper (*Capsicum chinense* Jacq.) Rev. Fitotec. Mex. Vol. 35 (2): 155 –160.
- R Development Core Team. 2010. R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria, website <http://www.R-project.org>.
- Raudsepp-Hearne C, Peterson GD, Bennett EM: Ecosystem service bundles for analyzing tradeoffs in diverse landscapes. *Proc Natl Acad Sci USA* 2010, 107:5242-5247.
- Sánchez-Asofeifa A, Quesada M, Cuevas-Reyes P, Castillo A, Sánchez G (2009) Land cover and conservation in the area of influence of the Chamela-Cuixmala Biosphere Reserve, Mexico. *Forest Ecol. Manag.* 258: 907-912.

- Sánchez-Azofeifa AG, Quesada M, Rodríguez JP, Nassar JM, Stoner KE, Castillo A, Garvin T, Zent EL, Calvo J, Kalacska M, Fajardo L, Gamón J, Cuevas-Reyes P (2005) Research Priorities for Neotropical Dry Forests. *Biotropica* 37: 477-485.
- Seppelt R, Manceur AM, Liu J, Fenichel EP, Klotz S: Synchronized peak rate years of global resources use. *Ecol Soc* 2014, 19:50. A synthesis of time series on human appropriation of renewable and nonrenewable resources, showing that a peak rate year of resource use has passed already and further development requires coping with limited options on substitution.
- Slik J.W.F. 2005. Assessing Tropical Lowland Forest Disturbance Using Plant Morphological and Ecological Attributes. *Forest Ecology and management*: 241-250.
- Toledo V. M. 1994. La diversidad biológica en México. Nuevos retos para la investigación en los noventa. *Ciencias* 34:43-57.
- Trejo, R. I. & Dirzo, R. 2000. Deforestation of seasonally dry tropical forest towards its northern distribution: a national and local analysis in Mexico. *Biological Conservation* 94: 133-142.
- Wright, S.J. 2005. Tropical forests in a changing environment. *Trends In Ecology & Evolution* 10: 553-560.
- Wright, I.J.; Reich, P.B.; Cornelissen, J.H.C.; Falster, D.S.; Groom, P.K.; Hikosaka, K.; Lee, W.; Lusk, C.H.; Niinemets, U.; Oleksin, J.; Osada, N.; Poorter, H.; Warton, D.I.; Westoby, M.; 2005. Modulation of leaf economic traits and trait relationships by climate. *Glob. Ecol. Biogeogr.* 14, 411-42