



UNIVERSIDAD MICHOACANA DE SAN NICOLÁS DE HIDALGO  
FACULTAD DE BIOLOGÍA

PROGRAMA INSTITUCIONAL DE MAESTRIA EN CIENCIAS BIOLÓGICAS  
ÁREA ECOLOGÍA Y CONSERVACIÓN

FACULTAD DE BIOLOGÍA

**“ATRIBUTOS FUNCIONALES DE LEÑOSAS A TRAVÉS DE LA SUCESIÓN  
SECUNDARIA DE LA SELVA SECA DEL SUR DE SONORA”**

**TESIS QUE PRESENTA:**

**BIOL. PERLA BEATRIZ GARCÍA RAMÍREZ**

PARA OBTENER EL TÍTULO PROFESIONAL DE  
MAESTRA EN CIENCIAS BIOLÓGICAS

**Director de tesis: Dr. Leonel López Toledo**

**Morelia, Michoacán. Noviembre del 2017**



**FACULTAD  
DE  
BIOLOGÍA**

## DEDICATORIA

### **¡A los motores de mi vida de aquí en la tierra y en el cielo!**

Mi trabajo y esfuerzo es dedicado a cada una de las personas que siempre han sido mi motivación y mi apoyo en cada momento de alegría y tristeza.

- ❖ **A mi madre** por ser el apoyo más grande que puede existir, por su confianza, por su amor y por siempre creer en mí. Te amo mucho eres la persona más importante en mi vida.
- ❖ A mis abuelos **Elisa y Macario**, por enseñarme que a pesar de las dificultades siempre hay que seguir caminando y esforzándose para lograr los sueños. Por ese apoyo durante toda mi vida, esa palabra y ese consuelo en los momentos más oscuros.

Sin duda su partida sigue doliendo en lo más profundo, pero aun así mi amor y mis eternos agradecimientos llegaran hasta el cielo.

**“Nos volveremos a encontrar en esta vida o en otra”**

- ❖ **A mi familia** gracias por existir, gracias por todo lo que me han ayudado y enseñado. ¡Mil bendiciones a cada uno de ustedes!
- ❖ A mi persona favorita **Vanessa Calderón** mil gracias por todo el apoyo que me has brindado, por motivarme y por escucharme. ¡Te quiero mucho!
- ❖ A **Paloma García** por ser mi amiga fiel, confidente y compañera de aventuras de vida. Muchas gracias por todo el apoyo. Juntas por siempre.

**¡Gracias por tanto! Por su amor, comprensión, apoyo en cada etapa y en cada vivencia.**

**“Los amaré eternamente”**

## AGRADECIMIENTOS

- ❖ A mi tutor el **Dr. Leonel López Toledo**, mil gracias por ser un amigo y ayudarme en mi formación profesional. Por enseñarme tantas cosas, gracias por tu apoyo, tus consejos y tu paciencia en la realización de esta tesis. Muchísimas gracias por acompañarme en esta etapa. ¡Mil bendiciones!
- ❖ A el **Dr. Bryan Endress**, Muchas gracias por su tiempo y por abrirme las puertas de su hogar. Por haber facilitado la mejor estancia de investigación en Estados Unidos. Mil gracias.
- ❖ **A Cilla y Kent Coe**, por haber sido los mejores papas adoptivos en mi estancia de investigación. Por llevarme a lugares tan bonitos y cuidarme como si fuera su hija. Mil gracias por abrirme las puertas de su vida, lo agradeceré por siempre.
- ❖ Al laboratorio de **Ecología vegetal**, especialmente a **Nancy** por ayudarme con el montón de muestras en el laboratorio y esas charlas tan conmovedoras. A **Abdiel** por esas tardes de pláticas y aventuras en campo y a **Ángeles** por esas aventuras en Estados Unidos, esas platicas y consejos. Mil gracias por poner un granito de arena en esta tesis y en mi crecimiento personal. Muchas bendiciones para cada uno de ustedes.
- ❖ A **Anel** por su amistad y ayudarme desde la entrevista para entrar al posgrado. Muchísimas gracias por todo, por esas pláticas llenas de motivación durante la mayor parte de la etapa de la maestría. ¡Muchas bendiciones!
- ❖ A mis sinodales, a la Dra. **Susana Maza**, **Dr. Arnulfo Blanco**, **Dr. Horacio Paz** y **Dr. Enrico Yépez** por sus consejos y aportaciones en la presente tesis.
- ❖ Al proyecto Ecology, Conservation and Management of Neotropical Forest apoyado por el Instituto de Investigaciones para la Conservación del Zoológico de San Diego, California. Por el apoyo con el financiamiento para la realización de esta tesis.
- ❖ A la **Reserva Monte Mojino**, por todas las facilidades brindadas en el muestreo en campo y la ayuda de los muchachos del Sabinito Sur, Sonora, México.

**Muchas gracias a todos, esta tesis fue realizada por el apoyo de cada uno de ustedes.**

Tu espíritu sabe cómo realizar tus sueños. Aprende a estar atento a las señales y casualidades. Todo te está indicando que estás en camino a realizar tus sueños anhelados. Huye de los miedos, ellos se apoderan de ti cuando tienes la guardia baja. Te llenan de dudas y te hacen creer que eres débil y cobarde.

Yohana García

**“ATRIBUTOS FUNCIONALES DE LEÑOSAS A TRAVÉS DE LA SUCESIÓN SECUNDARIA DE LA SELVA SECA DEL SUR DE SONORA”**



## ÍNDICE

RESUMEN.....	7
ABSTRACT .....	8
1.- INTRODUCCIÓN .....	9
1.2.- SUCESIÓN SECUNDARIA .....	10
1.3.- REGENERACIÓN Y SUCESIÓN SECUNDARIA DE LAS SELVAS SECAS.....	12
1.4.- CAMBIOS AMBIENTALES EN LA SUCESIÓN SECUNDARIA.....	14
1.5.- FACTORES DE DISTURBIO CRÓNICO .....	15
1.6.- CRONOSECUENCIAS.....	17
1.7.- ATRIBUTOS FUNCIONALES.....	18
1.8.- USO DEL SUELO EN LA SELVA SECA DE ÁLAMOS, SONORA.....	24
2.-JUSTIFICACIÓN.....	25
3.- OBJETIVOS .....	25
3.1.- OBJETIVO GENERAL .....	25
3.2.- OBJETIVO PARTICULAR .....	26
4.-HIPÓTESIS .....	26
5.- MÉTODOS .....	27
5.1 ÁREA DE ESTUDIO .....	27
5.2.- DISEÑO DE ESTUDIO .....	27
5.4 -ANÁLISIS DE DATOS .....	34
6.-RESULTADOS .....	35
6.1.-ATRIBUTOS FOLIARES .....	35
6.2.-ATRIBUTOS REPRODUCTIVOS.....	36
7.- DISCUSIÓN.....	42
7.1.- ATRIBUTOS FUNCIONALES EN LA SUCESION SECUNDARIA.....	42
7.1.1.- ATRIBUTOS FOLIARES .....	42
7.1.2.- ATRIBUTOS REPRODUCTIVOS.....	45
7.2.-ATRIBUTOS FUNCIONALES ANTE EL MANEJO GANADERO .....	48
8.-CONCLUSIÓN .....	49
9.-LITERATURA CITADA.....	50

## RESUMEN

El cambio de uso del suelo en la selva seca ha generado parches de vegetación secundaria con distinta edad sucesional, mientras que la cría de ganado representa un factor de perturbación crónica que retrasa o cambia el proceso sucesional. Estos cambios tienen un efecto directo en la funcionalidad, dinámica y las respuestas de las especies. El objetivo de este trabajo fue conocer la variación de los atributos funcionales de especies leñosas durante el proceso de sucesión secundaria y bajo el efecto de presencia de un factor de disturbio crónico en la selva seca del sur del Estado de Sonora. El estudio se llevó a cabo en el Área de Protección de Flora y Fauna Sierra de Álamos - Río Cuchujaqui (APFF-SARC). Se establecieron dos tipos de cronosecuencias de sucesión: con manejo ganadero crónico y exclusión de manejo ganadero. Se seleccionaron las 5 especies de leñosas más abundantes en cada sitio con edad de abandono que van desde los 2 hasta 40 años y el bosque maduro, se midió la variación de 13 atributos funcionales (foliares y reproducción) en ambas cronosecuencias. Se encontró que estos atributos cambian a lo largo de la sucesión. El peso de las hojas presentó una relación negativa con la edad de abandono con valores de 0.22 g ( $\pm 0,05$ ) en sitios recientes hasta 0.18 g en bosque maduro. El largo de la hoja tuvo un comportamiento similar con tamaños mayores en sitios recientes sin manejo (115 mm) que disminuyen en bosque maduro con manejo (81mm). El grosor de la hoja presentó una disminución hacia estadios más avanzados, con una diferencia significativa en el manejo. El área foliar específica aumentó significativamente en ambas cronosecuencias, con valores mayores en sitios con disturbio crónico. El área foliar se mantuvo a lo largo de la sucesión, pero en los dos tipos de cronosecuencia presento diferencia. En los atributos de reproducción el peso y el largo del fruto, número y tamaño de las semillas tuvieron un incremento a lo largo de la sucesión en los dos tipos de cronosecuencias, principalmente en la cronosecuencia donde no se presenta manejo ganadero. Existen cambios en los atributos funcionales, que influyen sobre procesos ecosistémicos y que pueden ayudar a entender el funcionamiento y la dinámica de la selva seca de Álamos y cómo estos se alteran por la actividad agropecuaria.

Palabras clave: sucesión, atributos funcionales, ganadería, cronosecuencias y disturbio

## ABSTRACT

The change of land use in the dry forest has generated patches of secondary vegetation with different successional ages, while livestock rearing represents a chronic disturbance factor that delays or changes the successional process. These changes have a direct effect on the functionality, dynamics and species responses. The objective of this work was to know the variation of the functional attributes of woody species during the secondary succession process and under the effect of presence of a chronic disturbance factor in the dry forest of the south of the State of Sonora. The study was carried out in the Sierra de Álamos Reserve, Sonora. Two types of chronosequences of succession were established: with and without livestock management. The 5 most abundant woody species were selected in successional sites with age of abandonment from 2 years to 40 years and the mature forest, the variation of 13 functional attributes (foliar and reproduction) was measured in both chronosequences. It was found that these attributes change throughout the succession, and also by the cattle management. The leaf weight showed a decrease from 0.22 g ( $\pm$  0.05) in recent sites to 0.18 g in mature forest. The leaf length had a similar behavior with larger sizes in recent sites with no management (115 mm) that decrease in mature forest with management (81 mm). The thickness presented a decrease towards more advanced stages, with a significant difference in the handling. The specific leaf area increased significantly in both chronosequences, with higher values in sites with chronic disturbance. The leaf area was maintained throughout the succession, but in the two types of chronosequence present difference. In the reproduction attributes, the weight and length of the fruit, number and size of the seeds had an increase along the succession in the two types of chronosequences, mainly in the chronosequence where there is no cattle management. There are changes in the functional attributes that influence ecosystem processes and can help to understand the functioning and dynamics of the dry forest of Alamos and how they are altered by agricultural activity



## 1.- INTRODUCCIÓN

México es uno de los países más diversos en el planeta en flora y fauna, esto debido a su topografía, clima y a la gran cantidad de ecosistemas (Flores y Gerez, 1994). Uno de los ecosistemas más importantes en México es la selva seca (sensu Miranda y Hernández, 1963), dado que presenta una riqueza y endemismo de especies muy alto y cubre alrededor del 14% del territorio mexicano (Trejo y Dirzo, 2002), distribuyéndose ampliamente desde el sur de Sonora, suroeste de Chihuahua hasta Chiapas. La selva seca cuenta con características notables como la pérdida total de sus hojas en una temporada del año durante un periodo de cinco a ocho meses, una marcada estacionalidad (secas y lluvias) y presenta solo un estrato arbóreo el cual tiene una altura promedio de 12m ramificándose a baja altura (Houghton et al., 1991; Trejo y Dirzo, 2000). A nivel local de manera muy importante este ecosistema provee a las localidades aledañas de servicios ecosistémicos alimentarios, de energía, medicinales, obtención de materiales de construcción y agua (Maass et al., 2005). Por otra parte, en una escala regional-global, la selva seca al tener una gran extensión en el territorio mexicano, provee una importante función en la regulación del clima, inundaciones, filtración del aire, almacenamiento de carbono y regulación de los ciclos biogeoquímicos de nitrógeno y fósforo (Jaramillo et al., 2003).

En los últimos años se han presentado grandes problemáticas relacionadas con la destrucción y deterioro de la selva seca ocasionado por el aumento del cambio del uso del suelo, la ganadería extensiva, agricultura, deforestación, incendios forestales, contaminación, entre otros (Ceballos, 1992; Ceballos y García, 1997). Esto puede ocasionar extinción de especies a escala local y/o regional, pérdida en la funcionalidad y conectividad del ecosistema y en los diversos servicios ecosistémicos (Balvanera et al., 2011). Además existe una reducción del almacenamiento de CO<sub>2</sub> y una baja capacidad de absorción, por lo que se liberan altas cantidades a la atmósfera (Masera et al., 1997). Esta serie de problemas ocasionados por la diversas actividades humanas trae consigo un

efecto en cascada de deterioro ambiental, obteniendo problemas irreversibles en una escala global.

El cambio de uso de suelo ocasionado por el avance de la frontera agrícola y ganadera en la selva seca ha ocasionado una fragmentación en el paisaje. Estos nuevos paisajes, están formados por parches de selva madura, áreas agrícolas, pastizales ganaderos y vegetación secundaria. Estos paisajes fragmentados tienen una reducción progresiva de tamaño y un aumento de distancia entre ellos perdiendo continuidad y afectando la supervivencia de las especies (Santos y Tellería, 2006).

## **1.2.- SUCESIÓN SECUNDARIA**

La sucesión es uno de los conceptos más antiguos de la ecología (Johnson, 1979) que ha dado valiosa información para conocer cómo los sitios perturbados cambian a través del tiempo y pueden llegar a tener un estado similar a la pre-disturbio (Walker, 2005). Existen dos tipos sucesión, la primera es la sucesión primaria la cual es considerada como la colonización y establecimiento de especies pioneras en un área desprovista de cubierta vegetal o de cualquier otro organismo (e.g. suelo desnudo y roca volcánica). El segundo es la sucesión secundaria, esta inicia después de un disturbio natural o antropogénico importante, (e.g. deforestación, incendios forestales etc.) es decir es el establecimiento y recambio de nuevas especies en una comunidad ya existente que fue eliminada por las diferentes actividades humanas o eventos naturales catastróficos (Begon et al., 2006).

La sucesión secundaria es la más estudiada en los diversos ecosistemas, desde dunas, bosques tropicales, pequeños estanques de agua dulce que son ejemplos clásicos en los libros de texto en ecología (Johnson y Miyanishi, 2008). Clements (1916) menciona que los cambios en el proceso sucesional son direccionales y predecibles, los cuales están en función de la temperatura de los sitios hasta llegar a un punto llamado clímax. En contraste a lo que menciona Gleason, (1926) la sucesión es impredecible ya que esta depende de la interacción de cada una de las especies, fenómenos estocásticos y el entorno abiótico y biótico esto desde un punto de vista individualista.

Se han propuesto mecanismos para explicar la dinámica en el establecimiento de las especies en la sucesión secundaria; dentro de estos mecanismos están los propuestos por Connell y Slatyer (1977), quienes proponen tres mecanismos que describen la interacción de las especies en las etapas sucesionales:

- i) El mecanismo de **facilitación** consiste en la llegada de especies al proceso sucesional que facilitan la supervivencia y establecimiento de otra especie (Clements, 1916; Morin, 2011). Esta interacción interespecifica generada positivamente entre especies pre- establecidas y la colonización de propágulos en el proceso sucesional, favorece la supervivencia hacia estadios más maduros teniendo tasas altas de crecimiento, germinación, y dispersión (Valladares, et al 2004).
- ii) El mecanismo de **tolerancia** menciona que las especies son tolerantes a las condiciones existentes en los sitios por más arduas que estas sean. Esta capacidad tolerante de las especies hacia los diferentes cambios ambientales, son adaptaciones para resistir, evitar o escapar de un factor ambiental negativo sin modificar su fenotipo de manera extremadamente drástica (Benavides, 2002).
- iii) El último mecanismo llamado **inhibición** plantea que en el proceso sucesional una especie inhibe el crecimiento masivo de otra (Odum y Elizondo Mata, 1985). Estos modelos no son empleados de una forma particular al proceso sucesional, si no también ayudan a explicar como es la dinámica regenerativa de claros naturales en los bosques maduros (Villagran y Arroyo, 1996 y Begon, 2006).

Tomando en cuenta las teorías existentes, podemos decir que las etapas sucesionales están representadas por diferentes especies vegetales, las cuales conforman diversos grupos ecológicos. Los primeros estadios están constituidos principalmente y de manera general por grupos de especies llamadas pioneras, estas tienen estrategias para hacer frente a condiciones climáticas extremas como la sequía y tener un mejor uso del recurso limitante que es el agua (Lebrija – Trejos et al., 2010). Estas especies son tolerantes a altos niveles de radiación solar, tasa de reproducción rápida y un alto número de semillas producidas por individuo. En contraste, con especies tardías o de lento crecimiento

suelen ser más grandes, tener menos semillas por fruto, una menor capacidad para adaptarse a condiciones extremas (Kriher, 2010).

Existen diferentes clasificaciones de estos grupos ecológicos en la literatura; Budowki, (1965) menciona una distinción de especies pioneras, secundarias tempranas, secundarias avanzadas y climáticas mientras Martinez-Ramos, (1985) para selvas tropicales húmedas, separa especies pioneras tempranas y tardías, nómadas y tolerantes. Hasta el momento no existe un consenso de clasificación de grupos ecológicos pero Finegan, (1992) en el trópico hace una distinción entre heliófilas efímeras o pioneras, heliófilas durables o secundarias tardías y especies esciófitas, la cual es la actualización más reciente de la clasificación de grupos ecológicos (Plana Bach, 2000).

Después de una perturbación los ecosistemas tienden a recuperar su funcionalidad y estabilidad (Peña - Becerril et al., 2005). El proceso de sucesional consiste en recuperar los factores perdidos (funcionalidad, composición y dinámica) que mantienen el ecosistema en un estado óptimo, este proceso no es unidireccional, ya que existe un remplazamiento de las especies con el paso del tiempo o etapas serales (Begon et al., 1996). Este depende en gran parte del sitio en donde se encuentra el proceso sucesional, intensidad del disturbio, condiciones climáticas, edáficas, hídricas, atmosféricas, topográficas y la disponibilidad de propágulos necesarios para la regeneración. Por lo tanto, la sucesión ecológica no es un proceso ordenado y predecible (Odum y Elizondo-Mata, 1985). Se menciona que generalmente en lugares húmedos y cálidos este proceso es más acelerado (e. g. selvas altas) gracias a las condiciones que presenta este ecosistema (Odum y Elizondo - Mata, 1985).

### **1.3.- REGENERACIÓN Y SUCESIÓN SECUNDARIA DE LAS SELVAS SECAS**

La selva seca es uno de los ecosistemas más afectados por las diferentes actividades antropogénicas (Ceballos, 1992; Toledo, 1994; Ceballos y García, 1997; Chazdon et al., 2007) ocasionando fragmentación del hábitat, pérdida de su funcionalidad y los diversos servicios ecosistémicos (Bustamante y Grez, 1995). Este ecosistema es considerado como

uno de los más frágiles debido a que el crecimiento de la vegetación es muy lento (Cascante et al., 2002).

La regeneración natural de una comunidad vegetal consiste en la recuperación de biomasa y características que componen a las comunidades de la selva seca (Chazdon et al., 2010); esta depende de disponibilidad de recursos, propagulos, interacciones y de condiciones físico-químicas del sitio. La regeneración natural no necesariamente debe presentar un disturbio para la existencia de una dinámica regenerativa, pero para el inicio de un proceso sucesional es sumamente necesario. Cabe mencionar que la regeneración natural no involucra necesariamente un proceso sucesional, pero si de manera inversa (Pickett y McDonnell, 1989). La sucesión ecológica es un proceso lento y su rapidez principalmente depende de las características del disturbio (e.g historia del uso del suelo), isla de parches de vegetación, fuente de propágulos, interacciones bióticas, condiciones ambientales y principalmente los diversos mecanismos de dispersión (Pickett y McDonnell, 1989).

Después del abandono de los sitios y de cualquier tipo de actividad agropecuaria puede comenzar un proceso de sucesión secundaria; la cual depende de las diferentes fuentes de propágulos que contribuyen a la regeneración natural. Existen diferentes fuentes de propágulos en la regeneración natural de los bosques secos las cuales principalmente son lluvia de semillas, banco de semillas, plántulas y rebrotes (Simpson y Parker, 1989). Estos de manera individual y dependiendo de las condiciones e intensidades de perturbación, ejercerán un efecto en la regeneración de la selva seca. La lluvia de semillas es la incorporación de semillas locales o foráneas provenientes de un evento reproductivo en tiempo cercano (Penhalver y Matovani, 1997). La incorporación de la lluvia de semillas es gracias a la dispersión por los diferentes vectores bióticos y abióticos. Mientras que el banco de semillas es el almacenamiento en el suelo de los propágulos latentes producto de una dispersión (Simpson y Parker, 1989). Maza-Villalobos et al., (2011) establece que la contribución del banco de semillas en la regeneración natural y sucesión secundaria de las selvas secas es limitada, apuntando que es la lluvia de semillas la fuente regenerativa más importante que da pie a la formación de plántulas en estos ecosistemas. Lebrija- Trejos

et al., (2011) hace referencia que la formación de rebrotes son los más importantes en sitios perturbados, esto gracias a que estos presentan recursos almacenados en sus raíces y tallos proveniente de la planta madre y pueden tener un mejor desarrollo independientemente de las condiciones adversas (Knox y Clarke, 2005). Las diversas investigaciones en la selva seca sugieren que la fuente regenerativa por rebrotes es el mecanismo principal de este ecosistema (Ceccon et al., 2002); pero también existe evidencia de que las plántulas juegan un papel importante en la regeneración de la selva seca (Vieira, 2006). Maza-Villalobos y cols. (2011), mostraron que la contribución de plántulas en la dinámica regenerativa y sucesión secundaria es mayor que la de los rebrotes; sin embargo, debido a la resiliencia de los rebrotes a los disturbios, éstos son considerados como clave para el mantenimiento de las comunidades de la selva seca.

#### **1.4.- CAMBIOS AMBIENTALES EN LA SUCESIÓN SECUNDARIA**

Durante la sucesión secundaria se producen cambios en la estructura y composición de la vegetación, densidad del dosel y estratificación vertical de luz (Chazdon, 2014); con ello se presentan cambios ambientales como en la temperatura del aire, déficit de presión de vapor, temperatura del suelo, humedad relativa y radiación fotosintéticamente activa (Lebrija-Trejos et al., 2011). De primera instancia, la selva seca al tener una marcada estacionalidad de temporada de secas y de lluvias, sufre una limitada disponibilidad de agua y aún mayor en sitios jóvenes de la sucesión secundaria (Pineda-García, 2013). Lebrija-Trejos et al., (2011) realizó una caracterización de las condiciones ambientales en la sucesión secundaria; donde los sitios jóvenes de la sucesión presentan una mayor temperatura del aire, radiación fotosintéticamente activa, temperatura del suelo, déficit de presión de vapor y una menor humedad relativa y potencial hídrico del suelo, presentándose en forma contraria en estadios maduros de la sucesión (Figura 1). Este gradiente ambiental en la sucesión cambia de soleado a sombreado, caliente a frío y seco a húmedo; esto causado por el recambio de especies pioneras a especies tolerantes a la sombra y el desarrollo de la selva a lo largo del tiempo (Alvarez-Añorve et al., 2012).

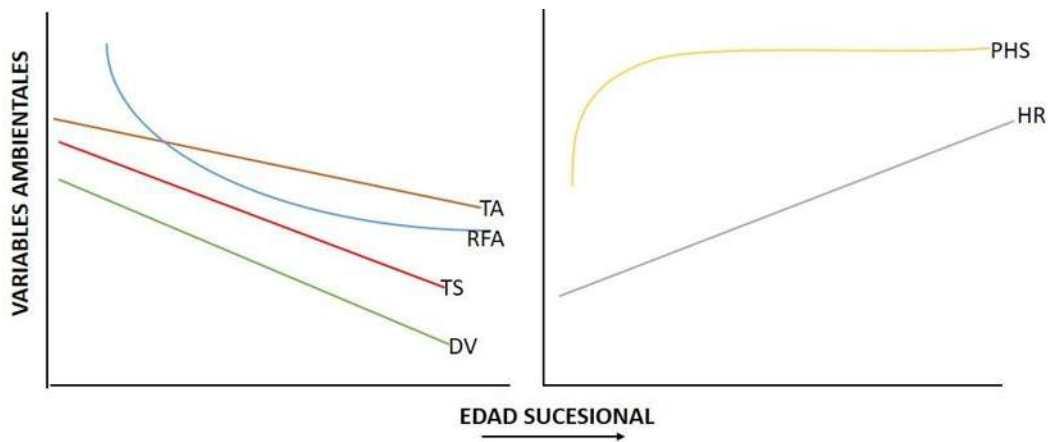


Figura 1. Cambios ambientales en la sucesión secundaria (Lebrija-Trejos et al., 2011). TA= Temperatura del aire, RFA= Radiación fotosintéticamente activa, TS= Temperatura del suelo, DV= Déficit de presión de vapor, PHS= Potencial hídrico del suelo y HR= Humedad relativa.

### 1.5.- FACTORES DE DISTURBIO CRÓNICO

Además de los diversos disturbios mencionados pueden existir disturbios crónicos provocados por el hombre que afectan la recuperación de la biomasa, estructura y composición en el proceso sucesional. Un disturbio crónico es una alteración de forma frecuente en un sitio en específico, ocasionado por la presencia de un factor fijo. Los disturbios crónicos como la ganadería extensiva tienen ciertos efectos en las comunidades vegetales y también en el proceso sucesional.

Estos efectos sobre la vegetación de forma individual (planta) y sobre la comunidad a causa de la presencia de pastoreo, son principalmente ocasionados por: 1-defoliación, 2-deposición de heces y orina y 3-pisoteo:

1.- La defoliación es una de las consecuencias principales a causa del ramoneo del herbívoro produciendo daño en el tejido fotosintético. Las plantas como una respuesta a este daño buscan evitar y tolerar al minimizar la palatabilidad y acceso a la planta (Anderson et al., 1995). Estas respuestas son características principales de los atributos foliares de las plantas que suelen ser hojas cortas, pequeñas con crecimiento en roseta y con características químicas tóxicas. También, las plantas que toleran este tipo de estrés principalmente se asocian con tasas de crecimiento altas y con ello áreas foliares

específicas altas (Westoby, 1999; Díaz et al., 1992; Díaz et al., 2001 y Dobarro et al., 2013). También, Westoby, (1999) menciona que el AFE y la altura de la planta son una respuesta clave ante este tipo de disturbio. Menciona que especies de plantas con AFE alta normalmente se presentan en sitios con pastoreo intensivo en comparación a especies que presentan AFE baja; las cuales predominan en sitios con pastoreo ligero.

2.-La deposición de heces y orina promueven un aumento en la fertilidad de los suelos, beneficiando la abundancia de las especies de plantas; un aumento en la fertilidad favorece al incremento de nutrientes en las hojas y se asocia con rápida absorción de los nutrientes lo cual se relaciona con área foliar específica alta (Dai, 2000).

3.- El pisoteo del ganado produce compactación del suelo, reducción de tamaño de los poros ocasionando menor infiltración y erosión. También ocasiona daño físico en las plantas y limita el establecimiento de individuos nuevos (Geenwood y Mckenzie, 2001). Estas respuestas a nivel individual de las especies vegetales ya se han reportado en varios estudios con la finalidad de observar los cambios en los atributos funcionales ante la presencia de pastoreo (Díaz et al., 2001; Sternberg et al., 2000; Díaz et al., 2007).

De la misma manera se ha documentado los efectos deteriorantes que ocasiona esta actividad antropogénica a nivel comunidad, por ejemplo; como la presencia de ganado puede retardar el crecimiento de unas especies cambiando la abundancia y composición de los sitios (Fleischner's, 1994). Se ha mencionado que el pastoreo de ganado tiene un fuerte impacto sobre la vegetación al reducir la abundancia relativa y la densidad de individuos de especie de árboles, cambiando de manera drástica la composición y estructura de las comunidades (Stern et al., 2002). También se ha encontrado, que la ganadería afecta de manera directa en la estructura del suelo (física y química) perjudicando a la supervivencia de las especies (Geenwood y Mckenzie, 2001). Sin embargo, también se ha demostrado que la ganadería extensiva tiene impactos positivos en las comunidades naturales, desde beneficiar a ciertas especies para su establecimiento. En algunos estudios se ha encontrado que en sitios que tienen presencia de ganado tienen una mayor cubierta vegetal, con un mayor número de especies registradas (Brotherson y Brotherson, 1981), también se ha documentado una respuesta positiva de



la riqueza de especies con el aumento en la intensidad de pastoreo (Proulx y Mazumder, 1998). Este debate en la literatura sobre el verdadero efecto que tiene el pastoreo, hace hincapié a que el pastoreo afecta de manera directa o indirecta al alterar el establecimiento, crecimiento y supervivencia de ciertas especies y al mismo tiempo afectando las características bióticas del ecosistema (Papanikolaou et al., 2011).

Por lo tanto, la presencia de pastoreo en los diferentes estadios sucesionales puede provocar algunos de estos cambios que muy probable se verán reflejados sobre las respuestas de las plantas y sobre sus características funcionales. A la fecha, no existe variedad de estudios en selva seca, por lo que es de gran importancia evaluar el efecto del pastoreo sobre el proceso de sucesión secundaria.

## **1.6.- CRONOSECUENCIAS**

La sucesión ecológica se puede estudiar a través de una cronosecuencia. Una cronosecuencia es un conjunto de sitios que tienen características similares (condiciones abióticas y bióticas) y difieren únicamente en la edad-tiempo entre cada sitio (e.g. edad de abandono de actividad antropogénica) (Lawrence et al., 2010). El uso de cronosecuencias es ampliamente utilizado para el estudio de la reestructuración en las comunidades a través del tiempo en la sucesión ecológica (Chazdon, 2007). Actualmente, se han realizado críticas en la utilización de las cronosecuencias respecto a la mala selección de los sitios, cuestionando la limitada predictibilidad de la estructura y dinámica de las comunidades (Walker et al., 2010). De la misma manera, se ha reportado variaciones en las trayectorias sucesionales sugiriendo estar vinculadas a sitios mal seleccionados (Chazdon et al., 2014).

Por otro lado, se menciona que para tener una mejor comprensión de la sucesión se podría tener un seguimiento y monitoreo a través del tiempo (Lawrence et al., 2010); sin embargo, este monitoreo a largo plazo podría ser costoso y difícil. El estudio de la sucesión con cronosecuencias en periodos cortos de tiempo es eficaz y rápida; esto con la implementación y selección adecuada, el estudio con cronosecuencias es confiable (Walker et al., 2010).

## 1.7.- ATRIBUTOS FUNCIONALES

Las especies vegetales presentes en lugares perturbados tienen características específicas que les ha permitido adaptarse a las condiciones del ambiente (Grime, 1982). Estas modificaciones pueden ser morfológicas, fisiológicas y genéticas (Díaz y Cabido, 1997 y Reyes Matamoros et al., 2001).

El enfoque de ecología funcional está basado en caracteres comúnmente llamados rasgos o atributos funcionales que son caracteres morfológicos, fisiológicos o de historia de vida de los organismos. Estos desempeñan papeles ecológicos equivalentes entre las especies y pueden influir y responder a los procesos ecosistémicos (Petchey y Gaston, 2006; Cuadro 1). Cada uno de los atributos funcionales brinda información acerca del desempeño de las especies, las funciones que realizan en el ecosistema y la respuesta a los cambios ambientales (Lavorel y Garnier, 1998). Esta información acerca del funcionamiento de las especies es obtenida de una manera indirecta por los múltiples atributos funcionales presentes en las plantas y son medidos de manera relativamente fácil. Por ejemplo, atributos de las hojas como el área foliar, la arquitectura de los individuos y la tasa fotosintética son características relacionadas con la cantidad de luz absorbida y el crecimiento de la planta (Garnier et al., 2001).

Existe un fuerte vínculo entre los factores ambientales y los diferentes atributos funcionales. Esta relación tiene gran importancia ya que se pueden identificar los factores que actúan como un filtro en el ensamblaje de las comunidades, esto debido a que las condiciones generadas por un disturbio pueden llegar a ser tan adversas para ciertas especies que limitan su establecimiento y esto da como resultado distintas agrupaciones de especies dependiendo su respuesta a las nuevas condiciones (Lebrija - Trejos et al., 2010). Varios estudios han propuesto mediciones de diferentes rasgos morfo-fisiológicos, así como también se han desarrollado protocolos y bases de datos que ayudan en el conocimiento de la diversidad funcional (Grime, 1977; Cornelissen et al., 2003 y Pérez-Harguindeguy et al., 2013). En los últimos años ha incrementado el interés de conocer las plasticidad morfológica y fisiológica de las especies en las selvas secas y también durante

la sucesión secundaria (Eamus, 1999; Kammesheidt, 2000; Lebrija-Trejos, et al., 2010; Alvarez-Añorve et al., 2012; Méndez-Alonzo, et al., 2012; López-Martínez et al., 2013; Lohbeck et al., 2013; Becknell y Powers, 2014; Lohbeck et al., 2015; Buzzard, et al., 2016 y Sanaphre-Villanueva et al., 2017). La plasticidad morfológica y fisiológica de algunas especies son el resultado de procesos evolutivos a lo largo del tiempo, para poder establecerse y sobrevivir en los diferentes ambientes (Fattorini y Halle, 2004). En la sucesión secundaria se presentan ambientes cambiantes conforme el proceso avanza, la disponibilidad de agua en el suelo es limitada en las primeras etapas; en comparación con estadios más avanzados como el bosque maduro donde las condiciones son más favorables para el establecimiento de las especies (Lebrija-Trejos et al., 2010; Pineda-García et al., 2013 y Lohbeck et al., 2013). Las especies presentes en estos estadios jóvenes donde las condiciones son muy variables (disponibilidad de agua, nutrientes y las condiciones ambientales) presentan una alta capacidad de tolerar y sobrevivir (Lohbeck et al., 2013). Aunado a esto, se ha encontrado que las especies de las primeras etapas de la sucesión, tienen mecanismos en las hojas que ayudan a mantener el balance hídrico, presentan una mayor fijación de carbono y conducción de agua en el tallo (Markesteyn et al., 2007 y Alvarez-Añorve et al., 2012). Las plantas presentes en estas áreas jóvenes de la sucesión tienen mecanismos como en crecimiento del sistema radical, almacenamiento de agua en los tallos, hojas y un hábito caducifolio para evitar la pérdida de agua (Paz et al., 2015).

Los atributos funcionales foliares, de tallo y raíz son los que presentan una respuesta más clara de tolerancia a este factor limitante, debido a que estos son los que regulan en mayor proporción el transporte de agua (López-Iglesias et al., 2013). Los atributos de tallo presentan diversos cambios por estrés ambiental. La resistencia del xilema a la cavitación, la vulnerabilidad a embolismos en los árboles gracias a la tensión provocada dentro de la red hidráulica del sistema vascular por la pérdida de agua, pueden determinar la tolerancia de las especies a la sequía (Choat et al., 2012; Pineda-García et al., 2013). Existen mecanismos en el tallo donde las plantas amortiguan el efecto de la sequía. Uno de estos, es el almacenamiento de agua en la albura para evitar la tensión producida en el xilema (Scholz et al., 2011). Principalmente se ha descrito que los atributos foliares son los

que contribuyen en mayor medida a la pérdida del agua por la transpiración (López-Iglesias et al., 2013; Lohbeck et al., 2013). Algunos estudios se han centrado en evaluar específicamente la plasticidad de los atributos foliares en ambientes ricos en luz, sombra y estrés hídrico; también se ha tenido el interés de saber cómo es la variación de estos atributos entre especies e individuos, inclusive entre las hojas (expuestas al sol y sombreadas) de los individuos (Markesteyn, et al., 2007; Hulshof y Swenson, 2010). También han correlacionado estos atributos funcionales con variaciones climáticas, gradientes, altitud y latitud (Givnish, 1979; Givnish, 1987; Klich, 2000; Wright et al., 2004 y Ackerly y Cornwell, 2007).

En la sucesión secundaria, se ha encontrado que las especies pioneras tienen una mayor plasticidad que las especies tolerantes a la sombra (Bazzaz y Wayne, 1994), esto para evitar el sobrecalentamiento de la hoja gracias a la baja disponibilidad de agua (Lebrija-Trejos et al., 2010). De esta manera, para reducir la temperatura de la hoja, las especies de plantas modifican el área foliar (hojas pequeñas y alargadas) para regular la temperatura con una mejor convección (Givnish, 1984). Generalmente, las especies de plantas que crecen en ambientes ricos en luz han presentado una área foliar específica baja (Álvarez-Añorve et al., 2012 y Buzzard et al., 2016). Esto gracias a que el parénquima empalizada presenta células más grandes, con un mayor número de cloroplastos y cantidad de enzimas fotosintéticas, aumentando así la capacidad fotosintética (Björkman, 1981 y Hanson, 1917). También se describe que las hojas presentan una mayor densidad de vasos, mayor espesor en la pared celular y mayor proporción de parénquima esponjoso. Así, se ha encontrado que en ambientes con alta radiación solar, las hojas en general son más gruesas, pequeñas, con hojas compuestas, baja área foliar y área foliar específica. Además, también se ha descrito que las hojas de ambientes luminosos presentan mayores concentraciones de nitrógeno, carbono y fósforo ya que estos atributos se relacionan directamente con tejidos como el parénquima en empalizada que juegan un papel esencial en la eficiencia fotosintética (Markesteyn et al., 2007; Lohbeck et al., 2013 y Sanaphre-Villanueva et al., 2017).

En comparación, las especies presentes en el bosque maduro presentan respuestas para la limitación de luz gracias al dosel bien desarrollado; las especies deben de ser capaces de explotar los recursos, invertir en biomasa foliar para así aumentar sus tasas de crecimiento (Valladares y Niinemets, 2008). Así, las especies tolerantes a la sombra presentan en general una mayor AFE, hojas delgadas y grandes para tener la capacidad de absorber la mayor cantidad de luz en la lámina foliar. También, aumenta el tamaño de los frutos y semillas en estadios sucesionales avanzados (Álvarez- Añorve et al., 2012; Buzzard et al., 2016).

Las respuestas que presentan los atributos foliares bajo el filtro de diversas condiciones ambientales que se presentan en un área, generan una conexión con un rol funcional y así mismo un efecto hacia las propiedades del ecosistema (Casanoves, 2011; Tabla 1). Por ejemplo, el área foliar específica se relaciona con la longevidad foliar, capacidad fotosintética, captura de luz y tasa de asimilación neta, que a su vez participa en propiedades ecosistémicas como productividad primaria neta, acumulación de carbono en vegetación, suelo, descomposición y mineralización (Poorter y Garnier, 1999; Casanoves, 2011 y Lebrija-Trejos et al., 2010). Es importante mencionar que no necesariamente tienen una relación de uno a uno con las propiedades del ecosistema, en algunos casos una propiedad del ecosistema es producto de dos o más roles y atributos funcionales. Así mismo, cada uno de los atributos foliares provén información acerca del desempeño de las especies y la función que realizan de forma más directa hacia procesos y servicios ecosistémicos (Lavorel y Garnier, 2002; Lavorel et al., 2007; Casanoves, 2011; Lavorel, 2012). De tal manera, que los atributos funcionales foliares como el tamaño de la hoja, grosor, área foliar, área foliar específica, forma, tasa de crecimiento, concentración de nitrógeno, fósforo y carbono, longevidad, dureza, arquitectura de la copa, largo del peciolo y altura de la planta está asociado con la productividad primaria neta, acumulación de carbono, evotranspiración, balance de agua, intercambio de calor en vegetación, captura de luz, tasa fotosintética, productividad y tasa de crecimiento (Lebrija-Trejos et al., 2010; Cuadro 1).

Por otro lado, la biología reproductiva y la ecología de las semillas resultan elementos muy importantes para el desarrollo estructural y funcional de la selva seca y de la sucesión secundaria (Dalling, 2002). El estudio de atributos reproductivos (frutos y semillas) es importante y crítico debido a que estos atributos afectan de forma directa a la germinación, dispersión, colonización y establecimiento de las especies de plantas (Vandelook et al., 2012). Existen estudios que se han dedicado a evaluar el tamaño y tipo de la semilla, su forma, el tipo de embrión, el número de semillas y masa de la semilla para así conocer de qué manera afectan los diferentes filtros ambientales en los patrones de distribución de semillas, su germinación, supervivencia y desarrollo de las plántulas (Dalling, 2002; Daws et al., 2005; Vandelook et al., 2012; Romero-Saritama et al., 2016 ).

Se ha mencionado que las plantas pioneras, características de estadios sucesionales tempranos normalmente tienen semillas pequeñas. Sin embargo, existe una tendencia a que en la selva seca las especies producen semillas y frutos pequeños en comparación a otras selvas tropicales húmedas (Romero-Saritama et al., 2016). El tamaño de la semilla está relacionado con el tipo de dispersión que presentan. Las semillas pequeñas normalmente son dispersadas por el viento y eventualmente con el paso a estadios más maduros la dispersión es por zoocoria ya que los frutos son más grandes y carnosos (Seidler y Plotkin, 2006). El número de semillas por individuo se expresa como una estrategia reproductiva, ya que una mayor producción de semillas indica mayor dispersión y mayor éxito germinativo (Dalling, 2002). Se describe que las especies pioneras producen cantidades elevadas de semillas por individuo para garantizar mayor establecimiento de la especie en sitios con baja limitación de recursos (Smith y Fretwell, 1974).

Cuadro 1.- Ejemplos de atributos funcionales relacionados con un rol funcional y propiedad ecosistémica con base en (Niinemets 2001; Cornelissen et al., 2003 ; Lebrija- Trejos et al., 2010 y Lohbeck et al., 2013).

<b>ATRIBUTO FUNCIONAL</b>	<b>ROL FUNCIONAL</b>	<b>PROPIEDADES DEL ECOSISTEMA</b>
Área foliar específica	Captura de luz, tasa de crecimiento relativa, palatabilidad y vida útil de la hoja.	Productividad primaria neta, acumulación de carbono en el suelo, capacidad fotosintética, descomposición y mineralización.
Área foliar	Captura de luz, producción de materia seca y enfriamiento de la hoja.	Evapotranspiración y productividad primaria neta.
Largo de la hoja	Captura de luz, albedo y enfriamiento de la hoja.	Evapotranspiración.
Grosor de la hoja	Palatabilidad, vida útil de la hoja, equilibrio térmico de la hoja y defensa mecánica a herbívoros.	Tasa fotosintética por unidad de área, descomposición y productividad primaria neta.
Contenido de nitrógeno, fósforo y carbono	Tasa de crecimiento, palatabilidad y desempeño fotosintético.	Acumulación de carbono en el suelo, reciclado de nutrientes y transferencia trófica.
Largo del peciolo	Eficiencia en captura de luz.	Evapotranspiración y productividad primaria neta.
Largo y tamaño del fruto	Distancia de dispersión	Establecimiento
Tamaño y número de semillas	Distancia de dispersión, disponibilidad de recursos para plántulas y longevidad de la semilla.	Establecimiento y fecundidad

## **1.8.- USO DEL SUELO EN LA SELVA SECA DE ÁLAMOS, SONORA**

En la selva seca de la región de Álamos, el cambio de uso del suelo inicia generalmente a partir del proceso de roza-tumba-quema del bosque maduro para un uso agrícola. Este proceso elimina por completo la cobertura forestal del sitio para la producción de cultivos de subsistencia, principalmente maíz. Después de algunos años de uso agrícola y debido a la baja productividad, estos sitios se utilizan como praderas para uso pecuario. Principalmente el uso es para la cría de ganado vacuno de forma extensiva en el que el pasto buffel (*Pennisetum ciliare*) es la principal fuente de alimento para el ganado (Vásquez-Leon et al., 2004; Álvarez-Yepiz et al., 2008).

Como parte del mantenimiento de las praderas ganaderas, se utiliza recurrentemente el fuego para evitar la proliferación de malezas y especies leñosas. Después de algunos años, estos sitios son abandonados y se inicia el proceso sucesional generando parches de vegetación secundaria que pueden volver a ser tumbados e inician nuevamente el ciclo agropecuario (Álvarez-Yépiz et al., 2008). En el área de estudio, se pueden encontrar parches de vegetación secundaria desde 2-5 años hasta 50-60 años aproximadamente. La mayoría de la superficie dentro de la reserva APFF-SARC permanece como propiedad privada en donde se llevan a cabo actividades agrícolas y pecuarias. En la mayoría de estos ranchos, las actividades pecuarias implica la rotación del ganado entre praderas y vegetación secundaria en donde el ganado permanecen por periodos de 2-3 meses con una densidad de 0.5-1.5 cabezas/ha. Por otra parte, dentro del APFF-SARC se encuentra la Reserva Monte Mojino, principalmente dedicada a la conservación de la biodiversidad. Esta reserva cuenta con 5897 ha que fueron adquiridas de propietarios privados que llevaban a cabo actividades agropecuarias, pero que desde que se adquirieron (2008-2010) estas actividades han cesado y la ganadería fue totalmente excluida.

Por lo tanto, los cambios generados en el proceso sucesional en los atributos funcionales de las especies de plantas (foliares y reproductivos), está dado por las características ambientales presentes en cada uno de los estadios sucesionales y de la presencia de factores de disturbio crónicos, relacionados con la velocidad de la recuperación de la



biomasa y las interacciones en el ambiente (Lavorel y Garnier, 1998). Por lo tanto, conocer las respuestas de las plantas en un gradiente sucesional y especialmente bajo la presencia de un disturbio crónico, como el pastoreo de ganado. Es de suma importancia, ya que estas actividades en las selvas secas han incrementado. Así mismo, el conocer las características particulares de ciertas especies frente a condiciones adversas contribuye con información de ecología básica para la conservación, aceleración de la sucesión y restauración en las selvas secas, donde la información sobre estos temas es muy precaria.

## **2.-JUSTIFICACIÓN**

Con base en el anterior contexto, la presente tesis representa parte de un estudio más amplio que intenta contribuir con información básica sobre el proceso de sucesión secundaria en las selvas secas. Específicamente, se estudiaron los atributos funcionales de especies leñosas a lo largo de una cronosecuencia de sucesión secundaria en la selva seca de Álamos, Sonora. De la misma manera, se estudió el efecto que el pastoreo tiene sobre estos atributos funcionales a través de la comparación de plantas en sitios con perturbación crónica de ganado y sitios en los que ha habido una exclusión de pastoreo en los últimos ocho años. En general, existe poca información del efecto que el pastoreo de manera permanente genera sobre los diferentes atributos funcionales a lo largo de la sucesión de la selva seca del sur del Estado de Sonora.

## **3.- OBJETIVOS**

### **3.1.- OBJETIVO GENERAL**

Conocer si existen diferencias en los atributos funcionales de especies leñosas durante el proceso de sucesión secundaria y bajo el efecto de un factor de disturbio crónico en la selva seca del sur del Estado de Sonora.

### **3.2.- OBJETIVO PARTICULAR**

Explorar los cambios en atributos foliares y de reproducción en las plantas dominantes de estadios a lo largo de la sucesión secundaria de la selva seca, así como evaluar la variación de dichos atributos en sitios con y sin presencia de un factor de disturbio crónico, como el manejo ganadero.

### **4.-HIPÓTESIS**

1.- Las plantas responden a las condiciones ambientales a lo largo de la sucesión; este gradiente ambiental de caliente y seco a fresco, húmedo y sombreado, filtra las plantas en la comunidad favoreciendo en etapas tempranas atributos funcionales de las hojas que contribuyen a minimizar la pérdida de agua y maximizar la ganancia de carbono, en tanto que en las etapas avanzadas, favoreciendo atributos que maximizan la captura de luz. Por lo tanto, las especies de estadios jóvenes estarán caracterizadas con valores mayores en grosor, peso de la hoja, contenido de fósforo, carbono y nitrógeno foliar que disminuirán gradualmente hacia estadios más avanzados. Por el contrario, área foliar, área foliar específica, largo del peciolo, largo de la hoja, tendrán una relación positiva con la edad sucesional.

2.- El aumento en la estatura de las plantas y de la abundancia de dispersores vertebrados con la sucesión secundaria, pueden favorecer un aumento en las dimensiones de los frutos y semillas desde las etapas tempranas hacia las etapas tardías de la sucesión.

3.- El pastoreo influye en las características de las plantas y el suelo gracias al ramoneo, pisoteo y deposición de orina y heces fecales. Por lo tanto, se espera encontrar diferencias en los atributos funcionales como una respuesta para evitar o tolerar el estrés producido por este factor.

## **5.- MÉTODOS**

### **5.1 ÁREA DE ESTUDIO**

Este estudio se llevó a cabo en el Área de Protección de Flora y Fauna Sierra de Álamos - Río Cuchujaqui (APFF-SARC), que es una reserva Federal que comprende 92,890 ha protegidas y forma parte de la red UNESCO el Hombre y la Biosfera (MAB-UNESCO). En el área, la vegetación es muy variable y cuenta con diferentes tipos de vegetación que varían con la altitud yendo desde la selva baja caducifolia hasta bosques de pino-encino y pino en las partes más altas.

La selva seca del sur Sonora tiene una elevación de 300 a 900m sobre el nivel del mar, su macroclima es muy cálido y muy estacional; presenta una precipitación de 650 a 1120 mm y una media de 650mm, la temporada seca abarca siete u ocho meses del año (noviembre a junio) y la temperatura media anual oscila entre 10 y 41 °C y con una media de 21 a 22°C (Lopez-Toledo, et al. 2011).

Específicamente este estudio se lleva a cabo en sitios que presentan distinto manejo: i) conservación (exclusión de manejo ganadero) y ii) agropecuario (manejo ganadero crónico). El primero se refiere a la Reserva Monte Mojino (NCI) que es una propiedad privada a cargo de Naturaleza y Cultura Internacional, que es una organización no gubernamental dedicada a la conservación y a la investigación aplicada (<http://www.naturalezaycultura.org/>). El segundo, se encuentra en propiedades privadas en las que aún se llevan a cabo actividades agrícolas y pecuarias y que presentan parches de vegetación en distintos estadios sucesionales dentro de APFF-SARC.

### **5.2.- DISEÑO DE ESTUDIO**

Para conocer la variación de los atributos funcionales que dominan en los diferentes estadios sucesionales y cómo cambian debido a la presencia de pastoreo, se seleccionaron dos tipos de cronosecuencias sucesionales: i) manejo ganadero crónico y ii) exclusión de manejo ganadero. Para cada tipo de cronosecuencia se tuvieron tres réplicas. Los sitios

utilizados en cada réplica se seleccionaron en ranchos privados y en la Reserva Monte Mojino (REMM), respectivamente. Ambos tipos de cronosecuencia se localizaron dentro de la ANPFF Sierra de Álamos-Río Cuchujaqui. Para mayor detalle del diseño de estudio revisar Quiséhuatl, 2017, en el que se llevó a cabo un estudio de estructura y composición de especies.

El manejo ganadero se ha realizado de manera crónica en el área desde alrededor de 1960 (Carranza y Molina, 2003), aunque se intensificó en los últimos 10 años. Los ranchos privados permanecen con este manejo, mientras que en la REMM, este manejo se excluyó desde 2008, es decir, al momento de este estudio, los sitios tenían 8 años sin manejo ganadero. De esta forma, el diseño del muestreo permitirá describir los cambios en atributos funcionales de plantas dominantes a lo largo de un gradiente de sucesión secundaria bajo manejo ganadero y en exclusión de este.

Esta selección de sitios, se realizó con base en una visita de reconocimiento y entrevista a los propietarios de predios para determinar sitios con similares características ambientales, topográficas y edáficas (pendiente, tipo de suelo), historia de uso de suelo y manejo en los últimos años (uso del fuego, densidad y rotación de ganado) y que difieran únicamente en la edad de abandono después de uso agropecuario. La edad de abandono consiste en el tiempo transcurrido desde que cesaron actividades como la agricultura, quemas y tala, que puedan modificar considerablemente los sitios. Esta edad va desde los 2 hasta los 35 años de abandono, además del bosque maduro que nunca ha sido talado.

Con base en la información de estructura y composición de Quisehuatl-Medina, 2017 se identificaron las especies más dominantes por estadio. De cada estadio sucesional en sitios con manejo ganadero crónico y exclusión de manejo ganadero, se seleccionaron las cinco especies más dominantes por réplica con base en el valor de importancia relativo obtenido con base en frecuencia relativa, densidad relativa y dominancia relativa.

En octubre del 2015, posterior al fin de la época de lluvias, se seleccionaron cinco especies, tres individuos por especie en cada estadio sucesional de cada tipo cronosecuencia considerando que algunas de las especies están compartidas entre

estadios (Cuadro 4) y otras no se encuentran de forma frecuente a lo largo de la cronosecuencia. En total se tuvieron quince individuos por cada estadio sucesional y doscientos veinticinco individuos de cada tipo de cronosecuencia y un total de quinientos cincuenta individuos por las dos cronosecuencias.

La selección de los atributos funcionales se realizó con base en estudios previos que han encontrado que cambian durante el proceso sucesional y con presencia de manejo ganadero crónico (Sternberg et al., 2000; Díaz et al., 2001; Díaz et al., 2007; Lebrija-Trejos, et al 2010; Lohbeck, et al 2013; 2015; Chazdon, 2014; Cuadro 2). Para la medición de los atributos se usaron los protocolos establecidos por Cornelissen, et al (2003) y Pérez-Harguindeguy et al., (2013). A continuación, se detalla la forma en que fueron medidos los atributos seleccionados:

- a) Atributos foliares (Cuadro 2), fueron medidos en hojas expuestas a la luz, 5 hojas limpias, expandidas y sanas por individuo, utilizando para la medición un vernier y micrómetro (marca bluemetric).
  1. El área foliar (AF): es el área de la superficie proyectada de un solo lado y se relaciona con la eficiencia en captura de luz y balance de agua. Se utilizó la hoja completamente expandida con peciolo. Para este atributo foliar se usó el programa Sigma Scan Pro 5.0 (2015) (Cornelissen et al., 2003).
  2. El área foliar específica (AFE): es el área de un solo lado de la hoja dividida por su masa secada al horno. Esta medida de superficie participa en la eficiencia de captura de luz, potencial de crecimiento y tasas fotosintéticas (Wilson et al., 1999; Pérez-Harguindeguy et al., 2013)
  3. Largo de la hoja: para este atributo foliar se midió desde la base (sin el peciolo) hasta el ápice de la hoja. Este atributo foliar se relaciona con la captura de luz y balance de agua (Wright et al., 2004)
  4. Grosor de la hoja (GR): para este atributo se utilizó un micrómetro digital. Se realizó una medición por cada una de las 5 hojas por individuo. El grosor de

la hoja indica la fuerza o resistencia al daño mecánico y se relaciona con la cantidad de agua acumulada en la hoja y el nivel de defensa física ante herbívoros (Lohbeck et al., 2012).

5. Peso seco de la hoja: las hojas se dejaron secar en el horno durante 72hr a 70 °C. el peso seco se determinó utilizando una balanza analítica. Este atributo no tiene una relación directa con algún rol funcional, pero se correlaciona con el grosor y tamaño de la hoja.
  6. El contenido de nitrógeno, fósforo y carbono total se obtuvo mediante una muestra compuesta de los individuos por especie en cada una de las réplicas, para posteriormente ser mandada analizar al laboratorio del Instituto Especializado de Investigaciones Forestales, Agrícolas y Pecuarias (INIFAP). Este atributo foliar se asocia con la capacidad fotosintética y descomposición (Cornelissen et al., 2003 y Wright et al., 2004).
  7. Largo del peciolo: para su medición se utilizó un vernier y se hizo una medición por cada una de las 5 hojas medidas por individuo. Este atributo foliar se relaciona con la capacidad de evitar el auto sombreado y también la eficiencia para la captura de luz, depende del tamaño del peciolo (Markesteyn et al., 2007).
- b) Los atributos de reproducción fueron medidos en frutos maduros sanos y cerrados. A continuación, se detalla la forma en que fueron medidos los atributos seleccionados:

1. Peso y Largo del fruto: Para estos atributos de reproducción los frutos fueron pesados en una balanza analítica y fueron medidos con un vernier; utilizando siete frutos por individuo. Estos atributos reproductivos se relacionan con el síndrome de dispersión (Sánchez-Rojas et al., 2004).
2. Tamaño de la semilla: para este atributo se midieron treinta semillas por individuo utilizando un vernier. El tamaño de la semilla se relaciona con

el tamaño de la plántula; semillas grandes -plántulas grades con mayor tasa de supervivencia (Daws, 2002).

3. Número de semillas: para este atributo se contaron el número de semillas por cada uno de los siete frutos medidos. Una mayor cantidad se semillas por evento reproductivo se relaciona con una mayor probabilidad de establecimiento. (Daws, 2002)

Cuadro 2. Atributos funcionales seleccionados.

<b>Atributos foliares</b>	<b>Abreviación</b>	<b>unidades</b>
Área foliar	AF	Cm <sup>2</sup>
Área foliar específica	AFE	Cm <sup>2</sup> /gr
Grosor de la hoja	GR	mm
Contenido de nitrógeno	CN	%
Contenido de fósforo	CF	%
Contenido de carbono	CC	%
Largo de la hoja	LH	mm
Largo de peciolo	LP	mm
Peso de la hoja	PH	gr
<b>Atributos de reproducción</b>		
Peso del fruto	PF	gr
Largo del fruto	LF	mm
Número de semillas	NS	
Tamaño de la semilla	TS	mm

Cuadro 3. Sitios de estudio en la selva seca de Álamos Sonora

<b>Manejo Ganadero</b>	<b>Estadio sucesional</b>	<b>Nombre del Predio</b>	<b>Edad del sitio (años)</b>	<b>Latitud (N)</b>	<b>Longitud (W)</b>	<b>Altitud (msnm)</b>
Crónico	Reciente	El Carricito 2	3.5	27.0132	108.7998	392
Crónico	Reciente	Los Altos	3.5	27.0018	108.7781	374
Crónico	Reciente	Cajón chapote	3.5	27.0447	108.7411	413
Crónico	Joven	Fundición el Puerto	6.5	27.0148	108.7522	444
Crónico	Joven	Cajón Casa	7.5	27.0475	108.7363	426
Crónico	Joven	Guayabita	7.5	26.99952	108.78059	
Crónico	Intermedio	Guayabita-Carretera	15	27.0032	108.7773	394
Crónico	Intermedio	Fundición el Puerto 2	15	27.0151	108.7547	442
Crónico	Intermedio	Cajón Chapote 2	15	27.0449	108.7433	407
Crónico	Viejo	Las Praderas	35	27.051	108.7669	509
Crónico	Viejo	Fundición Lagunitas	35	27.0189	108.7546	459
Crónico	Viejo	Puerta al Palmarito	32.5	27.003	108.8011	368
Crónico	Bosque maduro	Fundición Igualamíta	--	27.0149	108.7499	465
Crónico	Bosque maduro	El brasilito	--	27.0074	108.8060	377
Crónico	Bosque maduro	Fundición Igualamíta 2	--	27.0145	108.7478	482
Exclusión	Reciente	Barrial	2	26.9993	108.7848	383
Exclusión	Joven	Palo injerto Casa	10	27.0428	108.7325	415
Exclusión	Joven	Las Estacas	6	26.9978	108.7858	367
Exclusión	Intermedio	Guayabo Pilas	25	27.0159	108.7651	442
Exclusión	Intermedio	La Torre	25	27.0080	108.7765	418
Exclusión	Intermedio	La puerta negra	25	27.0029	108.7908	372
Exclusión	Viejo	Palo injerto Frente a Casa	25	27.0425	108.7351	411
Exclusión	Viejo	Palo injerto- Conejos	35	27.0440	108.7372	440
Exclusión	Viejo	Palo injerto- Conejos 2	35	27.0431	108.7378	418
Exclusión	Bosque Maduro	Travesía Las Plumosas	--	27.0104	108.7637	424
Exclusión	Bosque Maduro	Palo injerto-Uriel	--	27.0400	108.7397	409
Exclusión	Bosque Maduro	Guayabo-Bacháca	--	27.0070	108.7856	371



Cuadro 4. Lista de especies dominantes seleccionadas y su presencia en sitios con exclusión de manejo ganadero y manejo ganadero crónico.

FAMILIA	ESPECIE	Exclusión de manejo ganadero					Manejo ganadero crónico							
		Edad de abandono de actividad antropogénica (años)												
		2-4	7-10	15-25	35	BM	2-4	7-10	15-25	35	BM			
Fabaceae	<i>Acacia farnesiana</i>	x												
Fabaceae	<i>Parkinsonia praecox</i>	x												
Sterculiaceae	<i>Guazuma ulmifolia</i>	x	x		x			x	x					
Fabaceae	<i>Desmanthus bicornutus</i>	x	x											
Rubiaceae	<i>Randia echinocarpa</i>		x			x						x	x	
Fabaceae	<i>Haematoxylum brasiletto</i>		x			x	x	x	x	x	x	x	x	
Fabaceae	<i>Acacia cochliacantha</i>		x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	
Fabaceae	<i>Lysiloma divaricatum</i>		x	x	x	x	x	x				x	x	
Euphorbiaceae	<i>Croton flavescens</i>			x	x	x		x	x	x	x	x	x	
Fabaceae	<i>Mimosa aculeaticarpa</i>			x	x		x	x						
Rhamnaceae	<i>Karwinskia humboldtiana</i>			x			x	x	x					
Fabaceae	<i>Mimosa palmeri</i>			x			x		x					
Fabaceae	<i>Chloroleucon mangense</i>				x									
Fabaceae	<i>Brongniartia alamosana</i>						x		x					
Rutaceae	<i>Zanthoxylum fagara</i>			x										x
Burseraceae	<i>Bursera laxiflora</i>													x

## 5.4 -ANÁLISIS DE DATOS

Para explorar la variación de cada uno de los atributos considerados a lo largo de la sucesión secundaria y el efecto de un factor de disturbio crónico como el manejo ganadero se realizaron dos tipos de análisis estadísticos dependiendo de la naturaleza de la variable de respuesta. Para variables continuas con distribución normal (AF, área foliar específica (AFE), grosor de la hoja (GH), LH, PH, LP, PF, LF, LS, NS, N, F, C) se utilizaron análisis de covarianza y para variables de conteo como el número de semillas con distribución Poisson se utilizaron modelos lineales generalizados (Crawley et al 2012). Las variables de respuesta fueron cada uno de los atributos funcionales, mientras que las variables explicativas fueron: I) la edad de abandono del sitio en años y utilizada como variable continua (EA); II) la condición de manejo (CM) como variable categórica con dos niveles: manejo ganadero crónico y exclusión de manejo ganadero y III) la interacción de ambos factores (E: CM). Para cada variable de respuesta se construyeron modelos saturados con cada uno de los términos (EA, CM y EA: CM). A partir de este modelo saturado se hizo una reducción basada en remover factores o interacciones no significativas. En caso de que la variable continua (EA) fuera significativa, se obtuvo un modelo de la forma  $y = mx + b$ , donde  $m$  es la pendiente y  $b$  la ordenada al origen. Las líneas de regresión presentadas en los resultados fueron obtenidas de estos modelos. Cuando la variable continua no fue significativa, los resultados hacen únicamente referencia a la condición de manejo ganadero. Todos los análisis se llevaron a cabo en el programa estadístico programa R versión 3.2.4 (R Development Core Team 2016). Los sitios de estadios maduros no se incluyeron en los análisis debido a que estos sitios no han sido deforestados y abandonados y solo fueron incluidos en los resultados como una referencia.

Finalmente, se realizó un análisis de escalamiento multidimensional no métrico (NMDS) para evaluar la variación de los atributos foliares y reproductivos entre los sitios con distinta edad sucesional y entre condiciones de manejo. Este análisis se realizó con promedios de la variable respuesta de cada sitio y la edad sucesional y se utilizó una

matriz de similitud de distancias euclidianas (McCune y Grace, 2002). Para este análisis se utilizó el programa Multivariate Analysis of Ecological Data (PC-ORD) versión 6 (McCune y Mefford, 2011). Posteriormente, para probar la diferencia de los grupos se realizó un análisis en PC-ORD, "Procedimientos de multirespuesta por permutación" (MRPP) (McCune y Grace, 2002). Este procedimiento prueba la hipótesis de que no hay diferencia entre dos o más grupos.

## **6.-RESULTADOS**

En general, los atributos funcionales estudiados de las especies leñosas de la selva seca de Sonora, respondieron ante el avance de la sucesión secundaria y entre las condiciones de manejo ganadero. Los atributos funcionales foliares no muestran un cambio muy pronunciado, mientras que los atributos reproductivos mostraron un incremento a lo largo de la edad sucesional y en general con valores mayores en sitios de los cuales se excluyó el manejo ganadero.

### **6.1.-ATRIBUTOS FOLIARES**

Específicamente, para los atributos foliares se observó una disminución del peso de las hojas con el avance de la sucesión. En particular, en sitios de reciente abandono se encontraron hojas significativamente de mayor peso (promedio  $\pm$  EE =  $0.22 \text{ g} \pm 0.004$ ) en comparación al bosque maduro en donde las hojas fueron en promedio 58% más ligeras (Figura 2, Cuadro 5). Este patrón fue similar para ambas condiciones de manejo, aunque la disminución del peso parece más evidente para la condición de manejo ganadero crónico que presentó una mayor pendiente ( $m = 0.12 \text{ gr/año}$ ) (Figura. 2a). En la condición de exclusión de manejo ganadero se observaron variaciones no tan pronunciadas de este atributo a lo largo de la sucesión. De manera similar, el largo de la hoja no presentó diferencias entre condiciones pero sí mostró significativamente una disminución a lo largo de la sucesión ( $m = -0.05 \text{ mm/año}$ ), con hojas más grandes en estadios recientes (Figura. 2b, Cuadro 5). Respecto, al grosor de la hoja, este fue en promedio de  $0.14 \pm 0.003 \text{ mm}$  y

al contrario de los atributos anteriores no existe un patrón claro que describa su variación entre el manejo, pero si fue posible observar un ligero incremento con la edad de abandono. En los resultados se muestra una interacción con la edad sucesional; mientras que los sitios con manejo ganadero crónico no muestran variación en la sucesión, los sitios con exclusión de manejo ganadero muestran valores más altos al inicio de la sucesión y más bajos al final (Figura. 2c, Cuadro 5). Por el contrario, en el área foliar específica (AFE) se encontró un aumento con la edad sucesional en ambas cronosecuencias, las cuales siguieron el mismo patrón. Sin embargo, los valores fueron mayores para la cronosecuencia de exclusión de manejo ganadero. En general, se observaron valores de AFE más pequeños (promedio  $\pm$  EE:  $81.9 \pm 7.5 \text{ cm}^2/\text{gr}$ ) en estadios recientes que incrementan ( $m=0.12 \text{ (cm}^2/\text{gr/año)}$ ) hasta alcanzar valores máximos en sitios maduros (promedio  $\pm$  EE:  $124.1 \pm 8.7; \text{ cm}^2/\text{gr/año}$  Figura 2d, Cuadro 5). Para el área foliar (AF) no se encontró una variación estadísticamente significativa a lo largo de la sucesión. Sin embargo, si se encontraron diferencias entre las condiciones de manejo, así el área foliar en sitios con manejo ganadero crónico alcanzó valores 1.2 veces mayores que sitios con exclusión de manejo ganadero (promedio  $\pm$  EE:  $19.5 \pm 0.08\text{cm}^2$ ) Figura. 3a, Cuadro 4). Finalmente el fósforo foliar no mostró ningún cambio conforme se avanzaba hacia los estadios maduros, pero existe una diferencia significativa entre las dos cronosecuencias con una mayor concentración de fósforo en la cronosecuencia con exclusión de manejo ganadero (Figura 3b, Cuadro 5).

Los atributos foliares como contenido de carbono y nitrógeno y largo del peciolo no fueron diferentes a la largo de la sucesión y tampoco en presencia de manejo ganadero crónico (Cuadro 5).

## **6.2.-ATRIBUTOS REPRODUCTIVOS**

En los atributos de reproducción (Figura 4) peso del fruto incrementa con la edad de abandono, aunque el incremento es mayor en la cronosecuencia con exclusión de manejo ganadero ( $m=0.42 \text{ gr/año}$ ) (Figura 4a, Cuadro 5). Para el largo del fruto se observa una relación positiva con el avance de la edad sucesional, esto solamente para la

cronosecuencia de manejo ganadero (Figura 4b, Cuadro 5). El número de semillas presenta una relación positiva con el incremento de la edad sucesional en ambas cronosecuencias, aunque la cronosecuencia con exclusión de manejo ganadero presenta valores mayores (Figura 4c, Cuadro 5).

El atributo reproductivo de largo de la semilla no tuvo cambios a lo largo de la sucesión secundaria y tampoco en presencia de manejo ganadero crónico (cuadro 5).

En el análisis de ordenación (NMDS) se encontró que los sitios con manejo ganadero crónico y con exclusión de manejo ganadero no fueron diferentes ( $p < 0.05$ ; Fig. 5). Se puede observar una variación muy importante en sitios con manejo ganadero crónico en comparación a sitios con exclusión de manejo ganadero. En total, los dos ejes explicaron el 82.2% de la variación total y un nivel de estrés de 8.4 (Fig.5).

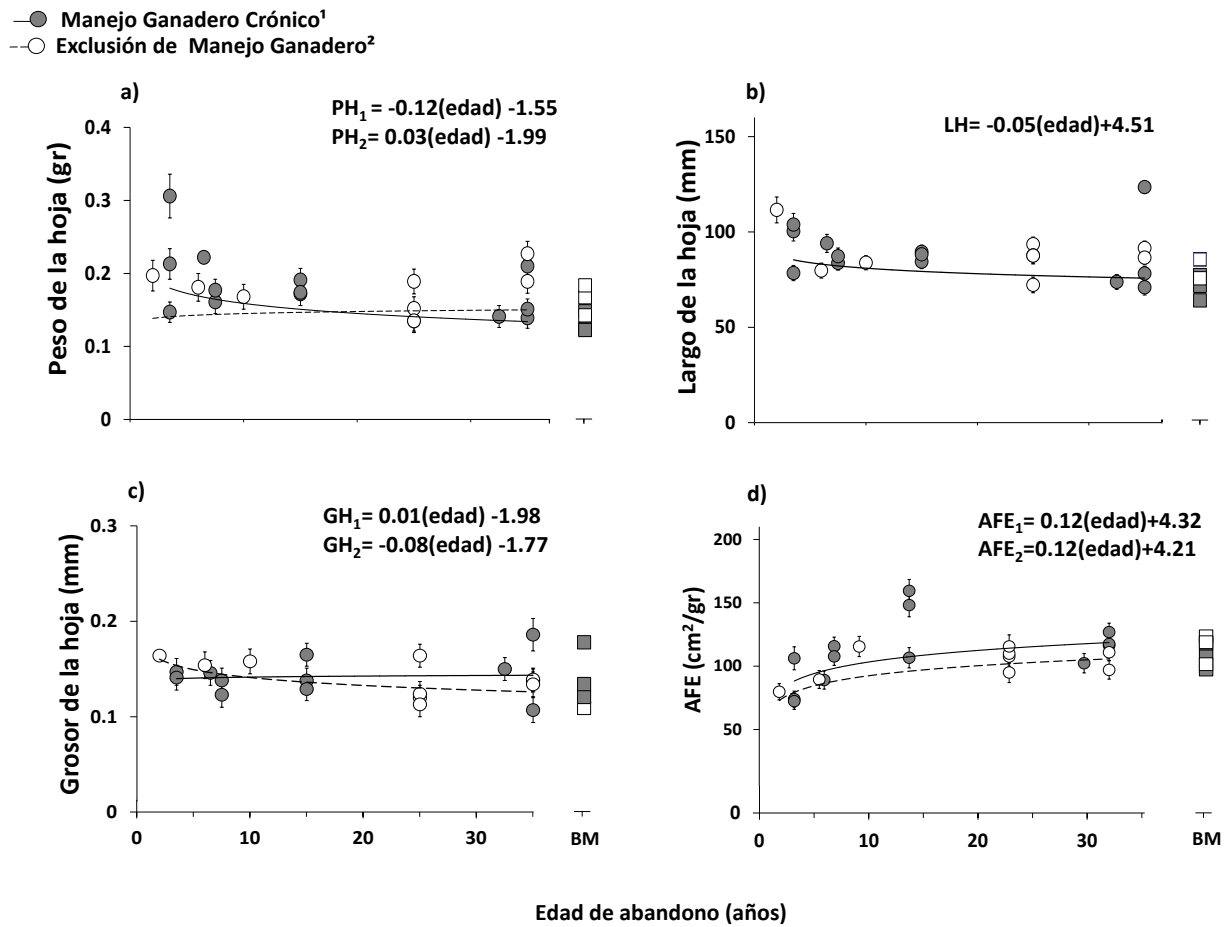
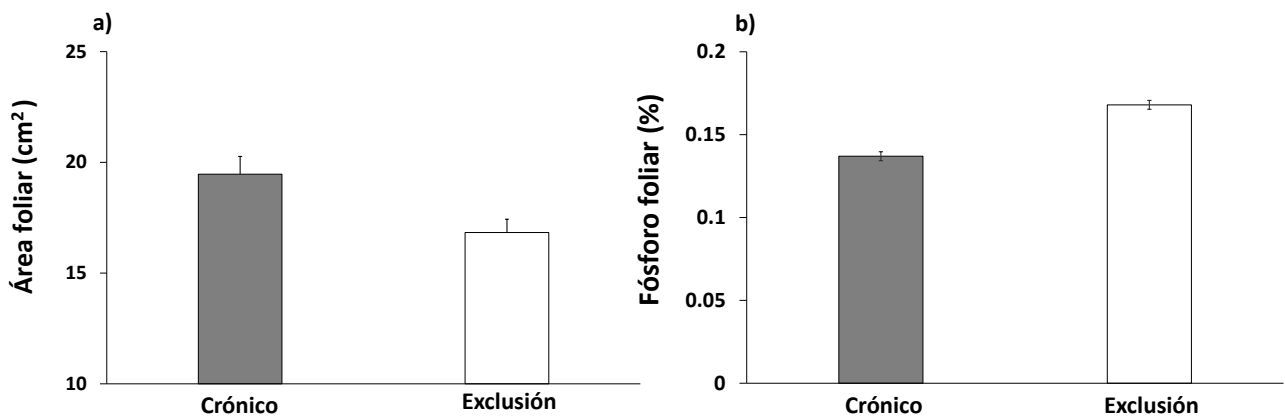


Figura 2. Variación de los atributos foliares a lo largo de la edad sucesional (años) en sitios con diferente condición de manejo ganadero en una selva seca del sur de Sonora. a) Peso de la hoja (PH), b) Largo de la hoja (LH), c) Grosor de la hoja (GH) y d) Área foliar específica (AFE). Las líneas de tendencia fueron obtenidas



del modelo estadístico. Símbolos cerrados representan sitios con manejo ganadero crónico, mientras que símbolos abiertos representan sitios con exclusión de manejo ganadero. Los cuadros indican los sitios de bosque maduro como referencia, los cuales no fueron incluidos en el análisis (Bosque maduro).

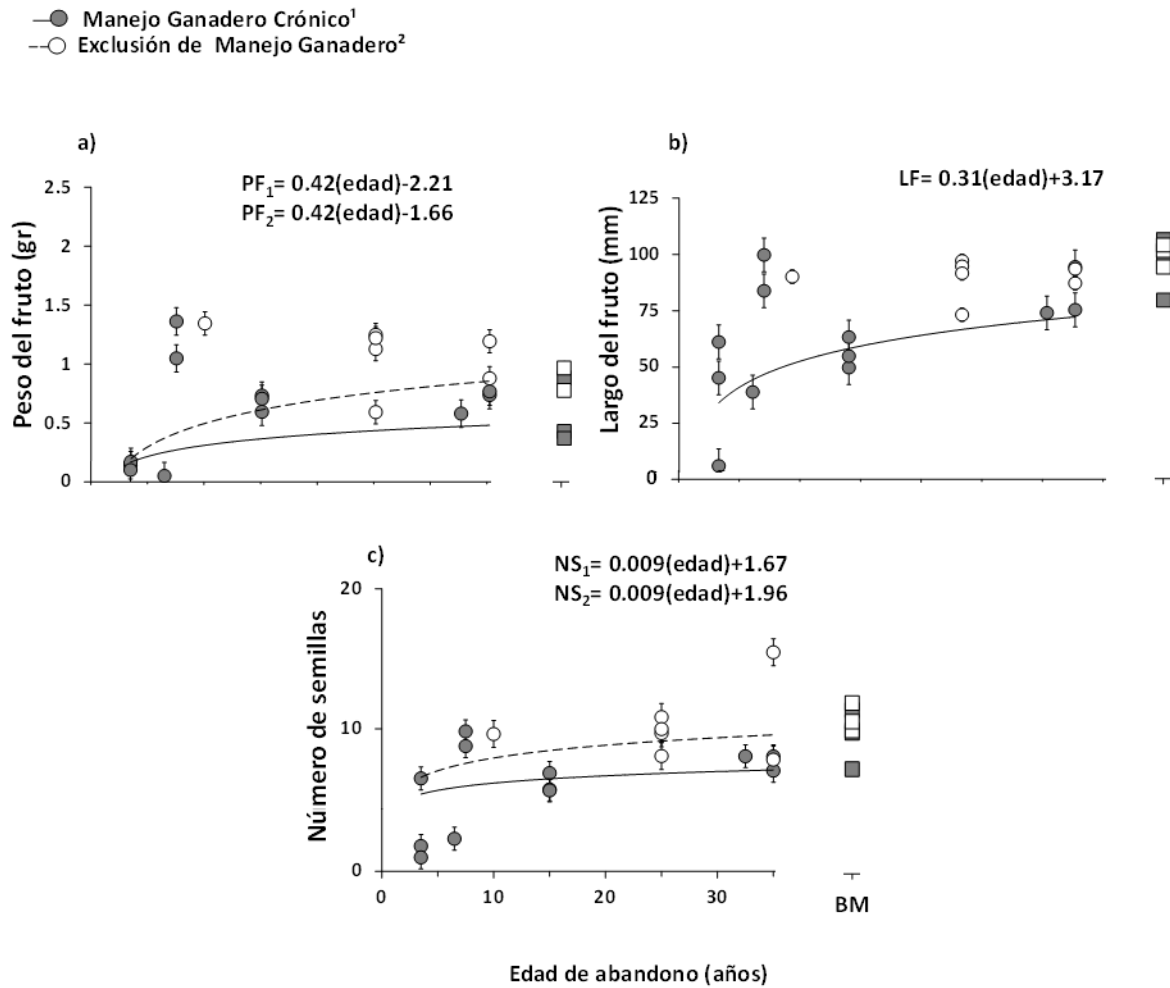


Figura 3. Promedios de atributos foliares a) Área foliar y b) fósforo foliar. Para estos atributos foliares la edad sucesional no fue significativa y únicamente se indican las diferencias entre condición de manejo. Barras cerradas: manejo ganadero crónico y barras abiertas: exclusión de manejo ganadero. Las líneas sobre las barras indican 1 error estándar.

Figura 4. Variación de los atributos de reproducción a lo largo de la edad sucesional (años) en sitios con diferente condición de manejo ganadero en una selva seca del sur de Sonora. a) Peso del fruto (PF), b) Largo del fruto (LF), c) Número de semillas (NS). Las líneas de tendencia fueron obtenidas con base en el modelo estadístico. Los cuadros indican los sitios de bosque maduro como referencia pero que no fueron incluidos en el análisis (Bosque maduro > 40 años). Símbolos abiertos representan sitios con exclusión de manejo ganadero y símbolos cerrados sitios con manejo ganadero crónico.

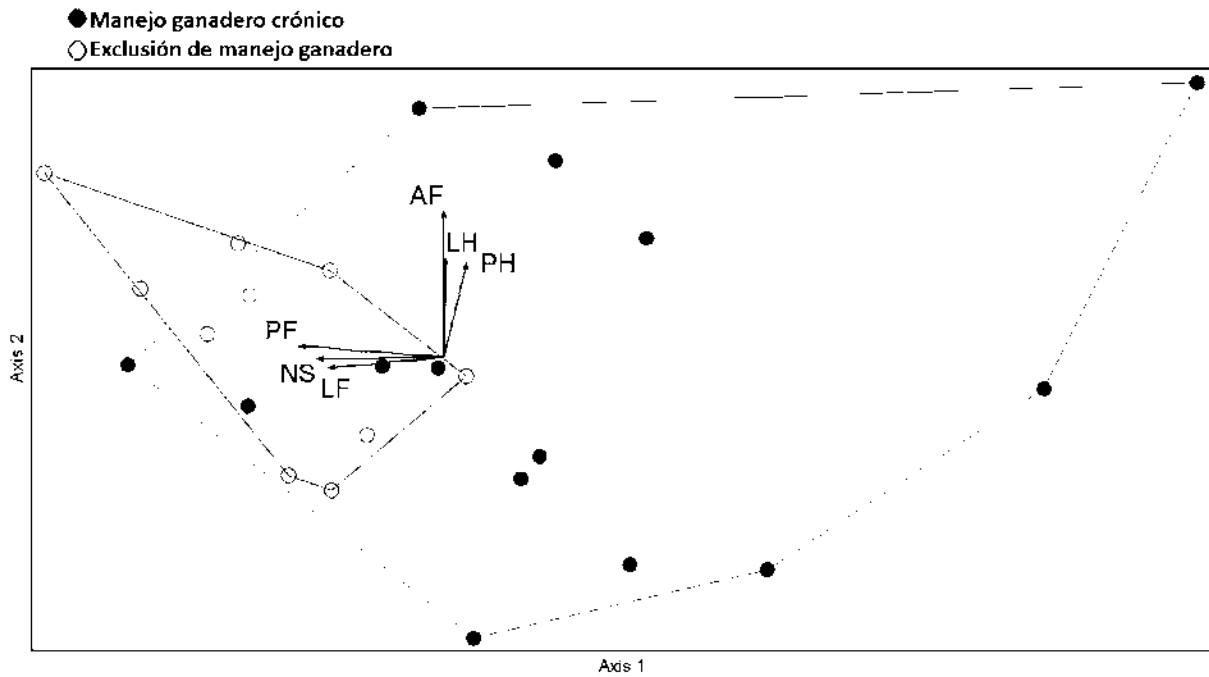


Figura 5. Escalamiento multidimensional no métrico (NMDS). Dos dimensiones. Los círculos indican promedios de cada sitio. Círculos cerrados: manejo ganadero crónico, círculos abiertos: exclusión de manejo ganadero. Las variables más importantes en el análisis fueron: Área foliar (AF), largo del fruto (LF), número de semilla (NS), peso del fruto (PF), largo de la hoja (LH), peso de la hoja (PH).



CUADRO 5. Resultados de los análisis estadísticos para evaluar el efecto de los estadios sucesionales y el manejo ganadero sobre atributos foliares y reproducción en la selva seca del sur del estado de Sonora. Se presentan los estadísticos F para los ANCOVAS y  $\chi^2$  para los GLMs. ns indica efecto no significativo.

ATRIBUTOS FOLIARES	FACTOR								
	MANEJO (M)			EDAD DEL SITIO (E)			M:E		
	F/ $\chi^2$	g.l	p	F/ $\chi^2$	g.l	p	F/ $\chi^2$	g.l	p
Peso (g)	0.27	1,314	ns	3.09	1,314	ns	4.07	1,314	<b>&lt;0.05</b>
Largo de la hoja (mm)	1.47	1,314	ns	2.78	1,314	<b>&lt;0.01</b>	2.68	1,314	ns
AF (cm <sup>2</sup> )	2.82	1,316	<b>&lt;0.01</b>	1.48	1,314	ns	0.46	1,314	ns
AFE (cm <sup>2</sup> /gr)	7.55	1,315	<b>&lt;0.01</b>	24.56	1,315	<b>&lt;0.001</b>	3.38	1,314	ns
Grosor (mm)	1,24	1,314	ns	3.70	1,314	<b>&lt;0.05</b>	6.01	1,314	<b>&lt;0.01</b>
Largo del peciolo (mm)	0.64	1,297	ns	0.63	1,297	ns	0.09	1,297	ns
Nitrógeno (%)	3.55	1,70	ns	1.16	1,70	ns	1.89	1,70	ns
Fosforo (%)	12.7	1,92	<b>&lt;0.001</b>	0.83	1,70	ns	0.41	1,70	ns
Carbono (%)	2.1	1,70	ns	2.35	1,70	ns	0.30	1,70	ns
ATRIBUTOS REPRODUCTIVOS									
Peso del fruto (g)	5.23	1,96	<b>&lt;0.01</b>	16.2	1,96	<b>&lt;0.001</b>	2.22	1,96	ns
Largo del fruto (mm)	2.82	1,97	ns	9.00	1,97	<b>&lt;0.001</b>	0.36	1,96	ns
Largo de la semilla (mm)	4.31	1,91	ns	2.48	1,93	ns	0.06	1,91	ns
Número de semillas	227.7	1,96	<b>&lt;0.01</b>	241.9	1,97	<b>&lt;0.01</b>	223.5	1,95	ns

## **7.- DISCUSIÓN**

Los resultados indican que los cambios en las condiciones ambientales derivados del avance de la sucesión secundaria tiene un efecto sobre algunos de los atributos funcionales de las plantas más importantes de la selva seca de Álamos. Así, aunque los atributos foliares presentaron cambios relativamente bajos a lo largo de la sucesión, los atributos reproductivos si mostraron incrementos graduales durante la sucesión y específicamente, se detectaron valores menores en peso del fruto y numero de semillas para aquellos sitios en los que se excluyó el manejo ganadero.

### **7.1.- ATRIBUTOS FUNCIONALES EN LA SUCESION SECUNDARIA**

#### **7.1.1.- ATRIBUTOS FOLIARES**

En general, los cambios detectados en los atributos estudiados fueron bajos, sin embargo sí fue posible detectar un cambio gradual a lo largo de la sucesión. Estos cambios graduales pueden ser el resultado de dos factores principalmente, que pueden estar interactuando y que es difícil de distinguir su efecto bajo el diseño utilizado en este estudio. Por una parte, se encuentra el remplazo de las especies a lo largo de la sucesión secundaria (Derroire et al., 2016) y por otro lado, la plasticidad de los atributos funcionales en las especies (Buzzard et al 2016). El recambio de especies en este estudio, fue evidente, con un recambio de hasta el 100% de las especies utilizadas, comparando estadios iniciales y tardíos. Este proceso ha sido descrito en muchos trabajos incluyendo el sitio de estudio (Martínez-Yrizar et al., 2000; Guariguata., 2001; Ruiz et al., 2005; Álvarez-Yépiz et al., 2008 y Quiséhuatl-Medina, 2017). Por otra parte, los atributos funcionales pueden tener una amplia plasticidad, ya que son el resultado de procesos evolutivos que permiten a los individuos establecerse y sobrevivir en diferentes condiciones ambientales (Díaz y Cabido, 1997; Fattorini y Halle, 2004). En el caso de esta tesis, se detectó que algunas especies (pe. *Acacia cochliacantha*, *Lysiloma divaricatum*, *Haematoxylum brasiletto*) se presentaron en varios estadios y los valores de los atributos fueron muy

diferentes entre estos, lo que apoya la idea de la plasticidad de los atributos de las especies. En estudios de sucesión secundaria en bosques secos de Costa Rica, se han documentado cambios en los atributos funcionales foliares, atribuyendo que se pueden deber a estos dos factores (Buzzard et al 2016).

El proceso sucesional, implica un cambio temporal en la composición de especies debido a disturbios naturales o antropogénicas (Morín, 2011). Para el caso de las selvas tropicales el desarrollo de la sucesión secundaria que inicia en campos recientemente abandonados hasta llegar a bosques maduros, genera un cambio importante en la estructura y composición de la vegetación debido a aumentos en el área basal, el número de tallos, número de individuos y número de especies (Pezzini, et al., 2014; Chazdon, 2014). Así, como consecuencia de este gradiente de vegetación se crean gradientes ambientales que van de microambientes con alta a baja radiación solar, de altas a bajas temperaturas y de ambientes en general secos a mas húmedos y alta a baja transpiración. Estos cambios derivan en respuestas de las plantas relacionadas con el uso eficiente del agua, eficiencia en la tasa fotosintética y disipación de calor en la hoja (Lebrija-Trejos 2010; Pineda-García, et al 2013; Chazdon 2014). Por ejemplo, Lebrija-Trejos, et al (2010) en una selva seca de Oaxaca, reporta reducción en la densidad del flujo de fotones y en la temperatura ambiental y del suelo, con el desarrollo de cobertura del dosel y del incremento del área basal. Respecto a la selva seca de Álamos, Sonora, también se han descrito cambios en la estructura de la vegetación a lo largo de la sucesión secundaria. Por ejemplo Quiséhuatl-Medina (2017) describieron un importante aumento en el número de tallo y de individuos, número de especies y área basal relacionada con la edad de abandono. En Álamos, no se ha desarrollado el monitoreo del microambiente de manera detalla, aunque si se conoce la variación en algunas propiedades del suelo (Álvarez-Yepíz et al., 2008). Específicamente Hernández-Cornejo (2017) en la misma cronosecuencia de sucesión secundaria de la selva seca en la que se desarrolló la presente tesis, encontró que las concentraciones de Nitrógeno y Carbono en el suelo aumentan hasta en 2 y 3 veces, respectivamente desde sitios de reciente abandonado hasta sitios de bosque maduro. Las plantas han respondido de manera positiva a las condiciones ambientales en estadios sucesionales, por ejemplo,

Álvarez- Añorve, 2012 en un gradiente sucesional encontró en sitios jóvenes, altas tasas de fotosíntesis neta, alta reflectancia vegetal y baja AFE. Con esto se asocia una mayor disipación de calor, alta transpiración para el enfriamiento de la hoja y ahorro de agua. Las cutículas y la epidermis reducen la pérdida de agua por evaporación, protegiendo al tejido fotosintético de daños a causa de alta radiación y temperatura a través de la reflectancia vegetal (Markesteyjn, et al., 2007). Muy probablemente estos cambios micro ambientales también contribuyen a los patrones observados en la presente tesis. Por ejemplo, el AFE aumentó significativamente con la edad de abandono, es decir valores de AFE bajos en sitios jóvenes que incrementan hasta llegar a los bosques maduros, tal y como ha sido descrito en varios estudios de selva seca neotropical (Álvarez- Añorve, 2012; Becknell y Powers, 2014 y Buzzard, et al 2016). Altos valores de AFE indican hojas delgadas o tejido foliar de baja densidad y están asociados con tiempos cortos de vida de las hojas y alta tasas metabólicas por unidad de masa, mientras que los valores bajos se encuentran en plantas con bajas tasas metabólicas, pero alta eficiencia de agua y nutrientes (Ackerly y Cornwell, 2007). También se menciona que valores bajos de AFE los individuos presentan hojas gruesas, duras con mayor proporción de fibras y ligninas asociadas a una menor palatabilidad y menor susceptibilidad a herbívoros y patógenos (Choong, et al 1992). Los aumentos en el grosor de la hoja están relacionados con las células del mesófilo, las cuales presentan un alargamiento en cada capa y también una mayor acumulación de proteínas fotosintéticas (Niinemets, 1999). En sitios con una mayor radiación solar y temperatura, se presenta una mayor tasa de asimilación de carbono y una lenta recuperación de biomasa donde normalmente las hojas son gruesas y de mayor peso (Niinemets, 2001). Este aumento del grosor de la hoja también se debe a la cantidad de agua acumulada en la lámina foliar, esto con el fin de resistir la sequía. Así, en la presente tesis también se encontró que en estadios jóvenes de la sucesión hay presencia de hojas más gruesas, en comparación a sitios sucesionales tardíos donde las hojas son más delgadas. Coincidiendo con Markesteyjn, et al (2007) donde menciona que las hojas con mayor luz son más gruesas en comparación con hojas sombreadas.

Estas características foliares obtenidas en sitios jóvenes tienden a presentar una menor eficiencia para explotar recursos aéreos (AF sin diferencias a lo largo del gradiente y AFE baja en sitios jóvenes) pero con una capacidad mayor de tolerar la sequía con inversiones mayores en la persistencia de tejidos y acumulación de agua (con hojas más gruesas) y mayor capacidad de almacenar carbono en los tejidos. Por lo tanto, existe la posibilidad de que la mayor asignación de biomasa sea para el sistema radicular. Ya que las raíces son las encargadas de obtener algunos de los recursos más limitantes como el agua y los nutrientes (Pineda- García et al., 2013). En bosque maduro se ha encontrado una mayor AFE y hojas más delgadas, donde principalmente las especies presentes en estos sitios tienden a tener una mayor eficiencia de aprovechamiento de recursos donde maximizan la captura de luz para el incremento en biomasa.

De forma general, las respuestas de resistencia al estrés hídrico son exitosas en ambientes secos y muy calientes; como por ejemplo en estadios sucesionales jóvenes y en bosques tropicales con estaciones secas prolongadas como la selva seca. El almacenar agua en las hojas, tallos y raíces, presentar tejidos densos, hojas pequeñas y una AFE baja son respuestas de las especies con una alta capacidad para tolerar y sobrevivir a la sequía (Vieira y Scariot, 2006).

### **7.1.2.- ATRIBUTOS REPRODUCTIVOS**

Las semillas y frutos constituyen un elemento importante para la distribución y abundancia de las especies de plantas (Daws, et al. 2002), también determinan su dispersión, establecimiento, reclutamiento y germinación en el medio donde se desarrolla (Venable y Brown, 1988; Vandellook, Janssens y Probert, 2012). En la presente tesis, se observó que el tamaño del fruto, peso y el número de semillas tienen un incremento con el avance de la edad sucesional. También, se pudo observar que los sitios con exclusión de manejo ganadero crónico, tiene valores más altos respecto a aquellos sitios con presencia de este factor de disturbio crónico. Los resultados en los atributos tamaño del fruto y peso del fruto coinciden con lo reportado en otros estudios (Hewitt, 1998; Vieira y Scariot, 2006; Del Castillo y Pérez-Ríos, 2008). Aunado a estos resultados, una de las estrategias

de las especies pioneras es tener semillas y frutos secos pequeños, esto para ser dispersados con una mayor facilidad por el viento (Vieira y Scariot, 2006); Conforme el proceso sucesional avanza, la presencia de frutos carnosos dispersados por animales se hace más frecuente (Del Castillo y Pérez-Ríos, 2008). Esto se debe, al recambio en la composición de especies a lo largo de la sucesión secundaria vinculada con el régimen de variación temporal de lluvias, disponibilidad de agua y condiciones ambientales (Chazdon, 2014). Así mismo, el tamaño del fruto es el resultado de la división celular y la expansión celular, que están relacionadas con los flujos de carbohidratos y agua, y el metabolismo del carbono dentro de la fruta; La disminución del suministro de agua da como resultado frutos pequeños (Ripoll et al., 2014). Así, la baja disponibilidad de agua también puede tener efectos positivos y negativos en el desarrollo de los frutos como en la cantidad de azúcares, textura, aromas, compuestos fenólicos, carotenoides y contenido de vitaminas dependiendo de la especie de planta (Ripoll et al., 2014). De la misma manera, el tamaño de la semilla puede verse influenciada por diversos factores ambientales (Leishman et al., 2000). Se ha demostrado que el tener semillas pequeñas puede ser ventajoso en climas secos, y en edades sucesionales jóvenes, ya que fácilmente pueden formar parte del banco de semillas del suelo (Narayan y Pandey, 2014). Así al tener semillas pequeñas, se evade el contacto con el exterior y se evita la deshidratación (Romero-Saritama y Pérez-Rúiz, 2016). Sin embargo, el tener semillas grandes, se asocia con un efecto en el tamaño de la plántula. Plántulas grandes tienen la capacidad de emerger a través de la hojarasca y cuentan con una mayor tasa de supervivencia y menores tasas de crecimiento (Daws, 2002; Chazdon, 2014). También se ha observado que las semillas que presentan un mayor tamaño tienen poca tolerancia a la sequía, que aquellas que presentan menor tamaño (Leishman et al., 2000; Daws, et al 2005). Para el caso de las plantas de Álamos no se encontró este patrón, pues los tamaños de las semillas fueron independiente de la sucesión. Así, es importante destacar que aunque se utilizaron las 5-6 especies de mayor importancia, no se consideraron muchas otras especies, por lo que este resultado tiene que tomarse con precaución.

También en los resultados de esta tesis, se encontró un menor número de semillas en estadios jóvenes y mayor número en estadios maduros, lo contrario a lo postulado por otros estudios (Jones, 1968 y Gómez-Pompa et al., 1974). Se ha documentado que en estadios jóvenes de la sucesión secundaria, la producción de semillas es más alta con el fin de garantizar el establecimiento de la especie a pesar de las condiciones ambientales, edáficas y de la baja disponibilidad de agua (Jones, 1968). Sin embargo, los resultados obtenidos hacen hincapié a que las especies presentan una estrategia reproductiva ante las condiciones ambientales adversas, con una producción más alta de semillas en estadios tardíos donde las condiciones son más propicias para la germinación y establecimiento (Ayala-Cordero et al., 2004). De esta manera, las plantas producen de una a diez semillas por fruto en estadios jóvenes, con el fin de que la mayor inversión de energía sea para evitar la sequía (Ayala-Cordero et al., 2004; Romero-Saritama y Pérez-Rúiz, 2016).

En general, las características que permiten tener éxito para la germinación, establecimiento y reproducción de las especies, en sitios con estrés hídrico es crucial para el desarrollo de la cubierta vegetal a lo largo de la sucesión secundaria (Romero-Saritama y Pérez-Rúiz, 2016). Una especie que no es capaz de responder a las condiciones abióticas y bióticas es remplazada por otra que si tenga las características morfo funcionales para poder establecerse y dejar descendencia. Así mismo, el tener amplia plasticidad resulta importante ya que de esta manera y con el paso del tiempo se puede recuperar la estructura, composición y funcionalidad del ecosistema, aunque algunos autores como Álvarez- Añorve (2012), afirman que la recuperación funcional es mucho más lenta, que la recuperación en estructura y composición.

## 7.2.-ATRIBUTOS FUNCIONALES ANTE EL MANEJO GANADERO

La presencia de manejo ganadero también puede afectar algunas características abióticas. Así, se ha descrito, que el ganado debido al ramoneo, el pisoteo y una menor cobertura vegetal, puede generar cambios en el suelo, tales como aumento en la temperatura y reducción de la humedad, lo que provoca una mayor demanda de agua, disminuye la infiltración y la captación hídrica (Castellanos et al., 2001; Burgos, 1999). También, se ha descrito que el manejo ganadero juega un papel importante en la distribución y disponibilidad de los nutrientes debido a la deposición de orina y heces fecales (Karl y Doescher, 1993; Hirata y Higashiyama, 1997; Dai, 2000; Franzluebbbers et al., 2000; Moe y Wegge, 2008). Así, el establecimiento de praderas ganaderas con sobrepastoreo promueve efectos negativos en las propiedades físicas y químicas del suelo (Giovannini et al. 1990; Cotler et al. 2007; Grunwald et al. 2001; Hamza y Anderson, 2003). También debido a la defoliación existe un continuo daño al tejido fotosintético de la planta, promoviendo cambios morfo funcionales para evadir o tolerar la presencia ganado (e.g. tasa de crecimiento, AFE, grosor de la hoja, tamaño de la hoja y altura) (Díaz et al., 1992; Díaz et al., 2001 y Dobarro et al., 2013).

Aún con la evidencia de que en los resultados de esta tesis, no se encontró diferencia en los atributos funcionales en sitios con manejo ganadero crónico y exclusión de manejo ganadero estos resultados pueden deberse a varios aspectos:

- i) al poco tiempo de exclusión de ganado de los estadios sucesionales, ya que probablemente ocho años no son suficientes para mostrar cambios morfo-fisiológicos en las especies respecto a los sitios que siguen presentando manejo ganadero.
- ii) la carga de ganado en los sitios incluidos en el diseño de esta tesis es baja. Probablemente, debido a la baja densidad y a las grandes extensiones de área de pastoreo, el estrés provocado del ganado hacia las especies y el medio físico no fue tan frecuente como para promover cambios en los atributos funcionales de las especies de plantas.



- iii) iii) el ganado puede ser selectivo en la ingesta de material vegetal de especies presentes en los sitios, dependiendo de la cantidad de alimento disponible.

## **8.-CONCLUSIÓN**

La variación de los atributos funcionales de las plantas dominantes de la selva seca de Álamos, cambian en función a la plasticidad de las especies ante las condiciones y recursos que se presentan a lo largo de la sucesión, así como a los cambios en el remplazo de especies en este mismo proceso. Los resultados obtenidos en esta tesis muestran que en estadios recientes en general, se encuentran hojas con mayor peso y longitud, de mayor grosor y con un área foliar específica baja, frutos livianos, pequeños y con pocas semillas. Estos cambios en las especies indican las estrategias funcionales para tolerar la sequía en la sucesión secundaria de selvas secas. En los resultados de esta tesis, no se pudo observar un cambio en los atributos foliares y reproductivos como respuesta a la presencia de manejo ganadero crónico. Sin embargo, es necesario continuar la exploración de la respuesta de los atributos funcionales en presencia de este manejo ya que la actividad antropogénica predominante en la selva seca es la ganadería extensiva. También es importante sugerir que se observe la variación de los atributos morfo-funcionales por especie, dado que el ganado puede ser selectivo. Es importante mencionar que el estudio de los atributos funcionales va en relación a la limitante principal de la zona. En selva seca la disponibilidad de agua, así como la alta temperatura, son un factor que limita el establecimiento de las plantas; por eso se sugiere estudiar, atributos relacionados con la disponibilidad de agua, tales como longitud de raíces, densidad del tallo, cantidad de agua en la hoja y cantidad de materia seca.

## 9.-LITERATURA CITADA

- Ackerly, D. D., y Cornwell, W. K. (2007). A trait-based approach to community assembly: partitioning of species trait values into within- and among-community components. *Ecology Letters*, 10: 135-145.
- Aide, T., Zimmerman, J., Herrera, L., Rosario, M., y Serrano, M. (1995). Forest recovery in abandoned tropical pastures in Puerto Rico. *Forest Ecology and Management*, 77:77-86.
- Alvarez-Añorve, M. Y., Quesada, M., Sánchez-Azofeifa, G. A., Avila-Cabadilla, L. D. y Gamon, J. A. (2012). Functional regeneration and spectral reflectance of trees during succession in a highly diverse tropical dry forest ecosystem. *American Journal of Botany* 99: 816–826
- Álvarez-Yépez, J. C., Martínez-Yrizar, A., Búrquez, A., y Lindquist, C. (2008). Variation in vegetation structure and soil properties related to land use history of old-growth and secondary tropical dry forest in northwestern Mexico. *Forest Ecology and Management*, 256: 355-366.
- Amissah, L., Mohren, G. M. J., Kyereh, B. y Poorter, L. (2015). The effects of drought and shade on the performance, morphology and physiology of Ghanaian tree species. *Plos One* 10.
- Anderson, V. J., y Briske, D. D. (1995). Herbivore-induced species replacement in grasslands: is it driven by herbivory tolerance or avoidance? *Ecological Applications*, 5: 1014-1024.
- Ayala Cordero, G., Terrazas, T., López Mata, L., y Trejo, C. (2004). Variación en el tamaño y peso de la semilla y su relación con la germinación en una población de *Stenocereus beneckeii*. *Interciencia*, 29.
- Balvanera, P. C., y Martínez - Harms, J. (2011). Ecosystem services in seasonally dry tropical forest. *Ecology and Conservation*. Island Press, 259-278.
- Baraloto, C., Timothy Paine, C. E., Poorter, L., Beauchene, J., Bonal, D., Domenach, A. M., y Chave, J (2010). Decoupled leaf and stem economics in rain forest trees. *Ecology Letters* 13: 1338–1347.
- Bargett, R. D., Bowman, W. D., Kaufmann, R., y Schmidt, S. K. (2005). A temporal approach to linking aboveground and belowground ecology. *Trends in Ecology and Evolution*, 20,634-641.
- Bazzaz, F. A., y Wayne, P. M. (1994). Coping with environmental heterogeneity: the physiological ecology of tree seedling regeneration across the gap-understory continuum. Exploitation of environmental heterogeneity by plants: ecophysiological processes above- and belowground. Academic Press, San Diego, California, USA, 349-390.

- Becknell, J. M., y Powers, J. S. (2014). Stand age and soils as drivers of plant functional traits and aboveground biomass in secondary tropical dry forest. *Canadian Journal of Forest Research*, 44: 604-613.
- Begon, M., Townsend, C. R., y Harper, J. L. (2006). *Ecology: From individual, to ecosystems*. USA: 4th Ed. Blackwell Publishing.
- Benavides, M. A. (2002). *Ecofisiología y química del estrés en plantas*. Departamento de agricultura/UAAAN.
- Bernard-Verdier, M., Navas, M. L., Vellend, M., Violle, C., Fayolle, A., y Garnier, E. (2012). Community assembly along a soil depth gradient: Contrasting patterns of plant trait convergence and divergence in a mediterranean rangeland. *Journal of Ecology* 100: 1422–1433.
- Björkman, O. (1981). Responses to different quantum flux densities. En *physiological plant ecology in springer*, Berlin, Heidelberg. 57-107.
- Brotherson, J. D., y Brotherson, W. T. (1981). Grazing impacts on the sagebrush communities of central Utah. *The Great Basin Naturalist*, 335-340.
- Budowski, G. (1965). Forest Species in Successional Process. *Mag. Turrialba*, 15, 40-2.
- Burgos, A. (1999). *Dinámica hidrológica del bosque tropical seco en Chamela, Jalisco, México*. MS diss., Universidad Nacional Autónoma de México.
- Bustamante, R., y Grez, A. (1995). Consecuencias Ecológicas De La Fragmentación De Los Bosques Nativos. *Ambiente Y Desarrollo*, 11,58-63.
- Buzzard, V., Hulshof, C. M., Birt, T., Violle, C., y Enquist, B. J. (2016). Re-growing a tropical dry forest: functional plant trait composition and community assembly during succession. *Functional Ecology*, 30: 1006-1013.
- Casanoves, F., Pla, P., y Rienzo, J. (2011). Valoración y análisis de la diversidad funcional y su relación con los servicios ecosistémicos. *Centro agronómico tropical de investigación y enseñanza, Catie, Costa Rica*, 1-119.
- Cascante, A., Quesada, M., Lobo, J., y Fuchs, E. (2002). Effects of dry tropical forest fragmentation on the reproductive success and genetic structure of the tree *Samanea Saman*. *Conservation Biology*, 16,137-147.
- Castillo, A., Dominguez, P., García, A. A., Quesada, M., y Vega, R. H. (2007). Proyectos de desarrollos turísticos “La Huerta” Y “Tambora” En áreas vecinas a la reserva de la biosfera Chamela- Cuixmala. *Unam*, 5-33.
- Castro, C. C. y Newton, A. C. (2015). Leaf and stem trait variation and plant functional types in 113 woody species of a seasonally dry tropical forest. *Colombia Forestal* 18: 117–138.

- Carranza, S. J., y Molina, I. C. (2003). Estimación de la tasa de transformación del habitat en la Reserva de la Biosfera “El Triunfo” periodo 1975–2002. Informe Final, Comisión Nacional de Areas Naturales Protegidas, CONANP-FMCN, México, DF.
- Ceballos, G. (1992). La Conservación de las selvas bajas en latinoamérica. Boletín de divulgación del centro de ecología UNAM.
- Ceballos, G., y García, A. (1997). La Selva Baja: Biodiversidad única en peligro. *Ocelote*, 5: 4-9.
- Ceccon, E. I., Olmsted, C., Vázquez-Yañes, J., y Campo-Alves. (2002). Vegetation and soil properties in two tropical dry forests of differing regeneration status in Yucatan. *Agrociencias*, 36: 621-631.
- Chazdon, R. L. (2008). Beyond deforestation: Restoring forests and ecosystem services on degraded lands. *Science* 320: 1458–1460.
- Chazdon, R. L. (2014). *Second growth: The promise of tropical forest regeneration in an age of deforestation*. University of Chicago Press.
- Chazdon, R. L., Finegan, B., Capers, R. S., Salgado-Negret, B., Casanoves, F., Boukili, V., y Norden, N. (2010). Composition and dynamics of functional groups of trees during tropical forest succession in northeastern Costa Rica. *Biotropica*, 42: 31-40.
- Chazdon, R. L., Letcher, S. G., Van Breugel, M., Martínez-Ramos, M., Bongers, F., y Finegan, B. (2007). Rates of change in tree communities of secondary neotropical forest following major disturbances. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London B: Biological Science*, 273-289.
- Choat, B., Jansen, S., Brodribb, T. J., Cochard, H., Delzon, S., Bhaskar, R., y Jacobsen, A. L. (2012). Global convergence in the vulnerability of forests to drought. *Nature* 491: 752–755.
- Choong, M. F., Lucas, P. W., Ong, J. S. Y., Pereira, B., Tan, H. T. W., & Turner, I. M. (1992). Leaf fracture toughness and sclerophylly: Their correlations and ecological implications. *New Phytologist* 121: 597–610.
- Clements, F. E. (1916). *Plant succession: An analysis of the development of vegetation*. Carnegie Institution of Washington Publication 242, Washington, D.C USA.
- Cotler, H., Sotelo, E., Domínguez, J., Zorrilla, M., Cortina, S., y Quiñones, L. (2007). Conservación de suelos: un asunto de interés público. *Gaceta Ecológica*, 83: 5-71.
- Córdova-Tapia, F. y Zambrano, L. (2015). La diversidad funcional en la ecología de comunidades. *Revista Ecosistemas* 24: 78–87.
- Cornelissen, J. H., Lavorel, S., Garnier, E., Díaz, S., Buchmann, N., Gurvich, D. E., Poorter, H. (2003). A handbook of protocols for standardized and easy measurement of plant functional traits worldwide. *Australian Journal of Botany*, 51: 335- 3380.

- Crews, T. E., Kitayama, K., Fownes, D., Herbert, D., Mueller-Dombois, D., Riley, R. H., y Vitousek, P. (1995). Changes in soil phosphorus and ecosystem dynamics along a Long term chronosequence in Hawaii. *Ecology*, 76: 1407-1424.
- Dai, X. (2000). Impact of cattle dung deposition on the distribution pattern of plant species in an alvar limestone grassland. *Journal of Vegetation Science*, 11: 715-724.
- Daws, M. I., Burslem, D. F. R. P., Crabtree, L. M., Kirkman, P., Mullins, C. E., y Dalling, J. W. (2002). Differences in seed germination responses may promote coexistence of four sympatric Piper species. *Functional Ecology*, 16: 258-267.
- Dalling, J. W. (2002). Ecología de semillas. *Ecología y conservación de bosques neotropicales*, 345-375.
- Daws, M. I., Garwood, N. C., y Pritchard, H. W. (2005). Traits of recalcitrant seeds in a semi-deciduous tropical forest in Panamá: some ecological implications. *Functional Ecology*, 19: 874-885.
- Del Castillo, R. F., y Ríos, M. P. (2008). Changes in seed rain during secondary succession in a tropical montane cloud forest region in Oaxaca, Mexico. *Journal of Tropical Ecology*, 24: 433-444.
- Derroire, G., Balvanera, P., Castellanos-Castro, C., Decocq, G., Kennard, D. K., Lebrija-Trejos, E. y Tigabu, M. (2016). Resilience of tropical dry forests—a meta-analysis of changes in species diversity and composition during secondary succession. *Oikos*, 125: 1386-1397.
- Díaz, S., Noy-Meir, I. y Cabido, M. (2001). Can grazing response of herbaceous plants be predicted from simple vegetative traits? *Journal of Applied Ecology* 38: 497–508.
- Díaz, S., y Cabido, M. (1997). Plant Functional Types And Ecosystem Function In Relation To Global Change. *Vegetation Science*, 8: 463 - 474.
- Díaz, S., Lavorel, S., McIntyre, S. U. E., Falczuk, V., Casanoves, F., Milchunas, D. G., y Landsberg, J. (2007). Plant trait responses to grazing—a global synthesis. *Global Change Biology*, 13: 313-341.
- Díaz, S., Acosta, A., y Cabido, M. (1992). Morphological analysis of herbaceous communities under different grazing regimes. *Journal of Vegetation Science*, 3: 689-696.
- Dobarro, I., Carmona, C. P., y Peco, B. (2013). Dissecting the effects of simulated cattle activity on floristic composition and functional traits in Mediterranean grasslands. *PLoS one*, 8.
- Eamus, D. (1999). Ecophysiological traits of deciduous and evergreen woody species in the seasonally dry tropics. *Trends in Ecology y Evolution* 14: 11–16.
- Engelbrecht, B. M., Comita, L. S., Condit, R., Kursar, T. A., Tyree, M. T., Turner, B. L., y Hubbell, S. P. (2007). Drought sensitivity shapes species distribution patterns in tropical forests. *Nature*, 447: 80.

- Fattorini, M. y Halle, S. (2004). The dynamic environmental filter model: How do filtering effects change in assembling communities after disturbance. *Assembly rules and restoration ecology: Bridging the gap between theory and practice*, 96-114.
- Finegan, B. (1992). El Potencial de manejo de los bosques húmedos secundarios neotropicales de las tierras bajas. *Catie, Costa Rica. Colección Silvicultura Y Manejo De Bosques Naturales*, 29.
- Fleischner, T. L. (1994). Ecological costs of livestock grazing in western north America. *Conservation Biology* 8: 629–644.
- Flores, V., y Gerez, P. (1994). Biodiversidad Y Conservación En México: Vertebrados, Vegetación Y Uso Del Suelo. Mexico: Conabio - UNAM. *Forest Science*, 39: 405–418.
- Franzluebbers A. J., Stuedemann J. A. and Schomberg H. H. (2000). Spatial distribution of soil carbon and nitrogen pools under grazed tall fescue. *Soil Science Society of America Journal*, 64: 635–639.
- Freschet, G. T., Cornelissen, J. H. C., Van Logtestijn, R. S. P. y Aerts, R. (2010). Evidence of the 'Plant Economics Spectrum' In A Subarctic Flora. *Journal of Ecology* 98: 362–373
- Fukami, T., y Wardle, D. A. (2005). Long-term ecological dynamics: reciprocal insights from natural and anthropogenic gradients. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, 272.
- Garnier, E., Shipley, B., Roumet, C., y Laurent, G. (2001). A Standardized protocol for the determination of specific leaf area and leaf dry matter content. *Functional Ecology*, 15: 688- 695.
- Greenwood, K. L., y McKenzie, B. M. (2001). Grazing effects on soil physical properties and the consequences for pastures: A review. *Australian Journal of Experimental Agriculture*, 41: 1231- 1250.
- Giovannini, G., S. Lucchesi, and S. Giachetti. (1990). Beneficial and detrimental effects of heating on soil quality. In: Goldammer, J. G., and M. J. Jenkins (eds). *Fire in ecosystem dynamics. Mediterranean and Northern Perspective*. SPB Academic Publishing. Hague, Holland, 95-10.
- Givnish, T. (1979). On the adaptive significance of leaf form. *En topics in plant population biology*. Palgrave, London. 375-407
- Givnish, T. J. (1987). Comparative studies of leaf form: Assessing the relative roles of selective pressures and phylogenetic constraints. *New Phytologist* 106: 131–160.
- Gleason, H. A. (1926). The individualistic concept of the plant association. *Bulletin of the Torrey Botanical Club*, 53:7-26.
- Gómez-Pompa, A., y Vázquez-Yanes, C. (1985). Estudios Sobre La Regeneración De Selvas En Regiones Cálidas Húmedas De México. *Investigaciones Sobre La Regeneración De Selvas Altas En Veracruz, México*, 2:1-25.

- Gómez-Pompa, A., y Vazquez-Yanes, C. (1974, September). Studies on the secondary succession of tropical lowlands: the life cycle of secondary species. In Proceedings of the first international congress of ecology, 336-342.
- Gotsch, S. G., Powers, J. S. y Lerdau, M. T. (2010). Leaf traits and water relations of 12 evergreen species in Costa Rican wet and dry forests: Patterns of intra-specific variation across forests and seasons. *Plant Ecology* 211: 133–146.
- Guariguata, M. R., y Ostertag, R. (2001). Neotropical secondary forest succession: changes in structural and functional characteristics. *Forest ecology and management*, 148: 185-206.
- Grime, J. (1977). Evidence for the existence of three primary strategies in plants and its relevance to ecological and evolutionary theory. *The american naturalist*, 111:1169- 1194.
- Grime, J. P. (1982). Estrategias de adaptación de las plantas y procesos que controlan la vegetación. *Limusa*, 291.
- Grubb, P. J. (1997). The maintenance of species - richness in plant communities: The importance of the regeneration niche. *Biological Review*, 52: 107-154.
- Grunwald, S., Rooney, D. J., McSweeney, K., Lowery, B., (2001). Development of pedotransfer functions for a profile cone penetrometer. *Geoderma*, 100: 25–47.
- Hamza, M. A., Anderson, W. K., (2003). Responses of soil properties and grain yields to yields to deep ripping and gypsum application in a compacted loamy sand soil contrasted with a Sandy clay loam soil in Western Australia. *Australian Journal of Agricultural Research*, 54: 273–282.
- Hanson, H. C. (1917). Leaf-structure as related to environment. *American Journal of Botany*, 533-560.
- Harper, J. L. (1977). *Population biology of plants*. Academic Press. Academic Press. London, UK.
- Hayes, G. F., y Holl, K. D. (2003). Cattle grazing impacts on annual forbs and vegetation composition of mesic grasslands in California. *Conservation Biology*: 17, 1694 - 1702.
- Hernández-Cornejo, N; López-Toledo, L. (2017). Establecimiento temprano de especies arbóreas en la sucesión secundaria de selvas secas con pastoreo. Tesis de maestría. Instituto de Investigaciones sobre los Recursos Naturales. Universidad Michoacana de San Nicolás de Hidalgo. Morelia, Michoacán.
- Hewitt, N. (1998). Seed size and shade-tolerance: a comparative analysis of North American temperate trees. *Oecologia*, 114, 432-440.
- Hirata, M., Hasegawa, N., Nomura M., Ito, H., Nogami, K., y Sonoda, T. (2009). Deposition and decomposition of cattle dung in forest grazing in southern Kyushu, Japan. *Ecological Research*, 24: 119–125.

- Houghton, J., G. J., y Skole, D. (1991). Changes in the landscape of latin America between 1850 and 1985. Progressive Loss of Forest. *Forest Ecology and Management*, 38: 143-172.
- Hulshof, C. M. y Swenson, N. G. (2010). Variation in leaf functional trait values within and across individuals and species: an example from a Costa Rican dry forest. *Functional Ecology*, 24: 217-223.
- Jaramillo, V. J., Kauffman, J. B., Rodríguez, L. R., Cummings, D. L., y Ellingson, L. (2003). Biomass, carbon, nitrogen pools in mexican tropical dry forest landscapes. *Ecosystems*, 6:609-629.
- Johnson, E. (1979). Succession an unfinished revolution. *Ecology*, 60:238-240.
- Johnson, E. A., y Miyanishi, K. (2008). Testing the assumptions of chronosequences in succession. *Ecology Letters*, 11: 419-431.
- Jones, R. M. (1968). Seed production of species in the highveld secondary succession. *The Journal of Ecology*, 661-666.
- Kammesheidt, L. (2000). Some autecological characteristics of early to late successional tree species in Venezuela. *Acta Oecologica*, 21: 37-48.
- Karl, M. G., Doescher, P.S. (1993). Regulating competition on conifer plantations with preregulating competition on conifer lantations with prescribed cattle grazing. *Forest Science*, 39: 405–418.
- Klich, M. G. (2000). Leaf variations in *Elaeagnus angustifolia* related to environmental heterogeneity. *Environmental and Experimental Botany*, 44, 171-183.
- Knox, K. J., y Clarke, P. J. (2005). Nutrient availability induces contrasting allocation and starch formation in resprouting and obligate seeding shrubs. *Fuctional Ecology*, 19:690-698.
- Kriiher, J. (2010). *Un Compañero Neotropical: Una introducción a los animales, plantas y ecosistemas del trópico del nuevo mundo*. United States of America, Colorado: American Birding Association, Inc.
- Lavorel, S., y Garnier, E. (2002). Predicting changes in community composition and ecosystem functioning from plant traits: revisiting the Holy Grail. *Functional Ecology*, 16: 545-556
- Lavorel, S., Díaz, S., Cornelissen, J. H. C., Garnier, E., Harrison, S. P., McIntyre, S. y Urcelay, C. (2007). Plant functional types: are we getting any closer to the Holy Grail? In *Terrestrial ecosystems in a changing world*, 149-164.
- Lavorel, S., y Garnier, E. (1998). Predicting changes in community composition and ecosystem functioning from plant traits: Revisiting the holy grail. *Functional Ecology*, 16: 545-556.



- Lawrence, R. W., Wardle, D. A., Bardgett, R. D., y Clarkson, B. D. (2010). The use of chronosequences in studies of ecological succession and soil development. *Journal of Ecology*, 98: 75-736.
- Lawton, R. O., y Putz, F. E. (1988). Natural disturbance and gap phase regeneration in a wind exposed tropical cloud forest. *Ecology*, 764-777.
- Lebrija-Trejos, E., Bongers, F., Pérez-García, E., y Meave, J. A. (2008). Successional change and resilience of a very dry tropical deciduous forest following shifting agriculture. *Biotropica*, 40:422-431.
- Lebrija-Trejos, E., Pérez-García, E. A., Meave, J. A., Poorter, L., y Bongers, F. (2011). Environmental changes during secondary succession in a tropical dry forest in México. *Journal Tropical Ecology*, 27:477-489.
- Lebrija-Trejos, E., Pérez-García, E. A., Meave, J. A., Bongers, F. y Poorter, L. (2010) Functional traits and environmental filtering drive community assembly in a species-rich tropical system. *Ecology* 91: 386–398.
- Leishman, M. R., Wright, I. J., Moles, A. T., y Westoby, M. (2000). The evolutionary ecology of seed size. *Seeds: the ecology of regeneration in plant communities*, 2: 31-57.
- Lohbeck, M., Poorter, L., Paz, H., Pla, L., van Breugel, M., Martínez-Ramos, M., y Bongers, F. (2012). Functional diversity changes during tropical forest succession. *Perspectives in plant ecology, Evolution and Systematics* 14: 89–96.
- Lohbeck, M., Poorter, L., Lebrija-Trejos, E., Martínez-Ramos, M., Meave, J. A., Paz, H. y Bongers, F. (2013). Successional changes in functional composition contrast for dry and wet tropical forest. *Ecology* 94: 1211–1216.
- Lohbeck, M., Poorter, L., Martínez-Ramos, M., Rodríguez-Velázquez, J., Breugel, M., y Bongers, F. (2014). Changing drivers of species dominance during tropical forest succession. *Functional Ecology* 28: 1052–1058.
- Lohbeck, M., Lebrija-Trejos, E., Martínez-Ramos, M., Meave, J. A., Poorter, L., y Bongers (2015). Functional Trait Strategies Of Trees In Dry And Wet Tropical Forests Are Similar But Differ In Their Consequences For Succession. *Plos One* 10.
- López-Iglesias, B., Villar, R., y Poorter, L. (2013). Rasgos funcionales como indicadores de la respuesta a la sequía en plántulas de 10 especies leñosas mediterráneas. In *Congresos Forestales*.
- López-Martínez, J. O., Sanaphre-Villanueva, L., Dupuy, J. M., Hernández-Stefanoni, J. L., Meave, J. A., y Gallardo-Cruz, J. A. (2013).  $\beta$ -Diversity of functional groups of woody plants in a tropical dry forest in yucatan. *Plos One* 8.
- López-Toledo, L., Horn, C., y A. Endress, B. (2011). Distribution and Population Patterns of the Threatened Palm *Brahea Aculeata* in A. *Forest Ecology and Management*, 261: 1901–1910.

- Maass, J. M., Balvanera, P., Castillo, A., Daily, G. C., Mooney, H. A., Ehrlich, P., Jaramillo, V. J. (2005). Ecosystem Services of Tropical Dry Forests: Insights from Long-Term Ecological and Social Research on the Pacific. *Ecology And Society*, 10(1)17.
- Maass, J. M., Balvanera, P., Castillo, A., Daily, G. C., Mooney, H. A., Ehrlich, P. y Martínez-Yrizar, A. (2005). Ecosystem services of tropical dry forests: insights from longterm ecological and social research on the Pacific Coast of Mexico. *Ecology and society: a journal of integrative science for resilience and sustainability*, 10(1), 1-23.
- Markesteijn, L., Poorter, L., & Bongers, F. (2007). Light-dependent leaf trait variation in 43 tropical dry forest tree species. *American Journal of Botany*, 94(4), 515-525.
- Martínez, E., Ramos, C., y Chiang, F. (1994). Listado Florístico De Lacandona. Chiapas. *Boletín De La Sociedad Botánica De México*, 54, 99-177.
- Martínez-Garza, C., Bongers, F., y Poorter, L. (2013). Are functional traits good predictors of species performance in restoration plantings in tropical abandoned pastures? *Forest Ecology and Management*, 303, 35-45.
- Martínez-Ramos, M. (1985). Claros, Ciclos Vitales De Los Árboles Tropicales Y La Regeneración Natural De Las Selvas Altas Perennifolias. *Investigaciones Sobre La Regeneración De Las Selvas Altas En Veracruz, México*, 191-239.
- Martínez-Ramos, M. y Soto-Castro (1993), A. Seed Rain and Advanced Regeneration in a Tropical Rain Forest. *Vegetation* 107-108, 299–318.
- Martínez-Ramos, M., Alvarez-Buylla, E., Sarukhan, J., y Pinero, D. (1988). Treefall Age Determination and Gap Dynamics in A Tropical Forest. *Journal of Ecology*, 700-716.
- Martínez-Ramos, M., y García-Orth, X. (2007). Sucesión Ecológica Y Restauración De Las Selvas Húmedas. *Boletín De La Sociedad Botánica De México*, 80, 69-84.
- Martínez-Ramos, M., y Segura, S. (1994). La Introducción De Especies A Comunidades Naturales: El Caso de *Eucalyptus Resinifera smith*. (Myrtaceae) En La Reserva “El Pedregal” De San Ángel. En *Reserva Ecológica “El Pedregal De San Ángel”*. *Ecología, Historia Natural Y Manejo Unam México*, 177-186.
- Martínez-Yrizar, A., A. Búrquez, and J.M. Maass. 2000. Structure and functioning of tropical deciduous forest in western Mexico. In *The Tropical Deciduous Forest of Alamos: Biodiversity of a Threatened Ecosystem in Mexico*, ed. R.H. Robichaux and D.A. Yetman. Tucson: University of Arizona. 19–35.
- Masera, O. R., Ordoñez, M. J., y Dirzo, R. (1997). Carbon Emissions from Mexican Forests: Current Situation and Longterm Scenarios. *Climatic Change*, 35:,265-295.
- Maza-Villalobos, S., Lemus-Herrera, C., y Martínez-Ramos, M. (2011). Successional Trends in Soil Seed Banks of Abandoned Pastures of A Neotropical Dry Region. *Journal of Tropical Ecology*, 27,35-49.

- McCune, B. y Mefford, M. J. (2011). PC-ORD v. 6.255 beta. MjM Software. Gleneden Beach, Lincoln.
- McCune, B., Grace, J. B., y Urban, D. L. (2002). Analysis of ecological communities (Vol. 28). Gleneden Beach, OR: MjM software design.
- Méndez-Alonzo, R., Paz, H., Zuluaga, R. C., Rosell, J. A., & Olson, M. E. (2012). Coordinated evolution of leaf and stem economics in tropical dry forest trees. *Ecology*, 93(11), 2397-2406.
- Miranda, F., y Hernández, X. E. (1963). Fisiografía y vegetación. Las zonas áridas del centro y noreste de México. Ed. IMRNR. México, DF, 1-27.
- Moe S. R., and Wegge P. (2008). Effects of deposition of deer dung on nutrient redistribution and on soil and plant nutrients on intensively grazed grasslands in
- Morin, E. (2011) La vía. Para el futuro de la humanidad. Colección Estado y sociedad. Ed. Paidós. Barcelona, 304.
- Narayan, D. P. y Pandey, N. P. (2014). Tropical dry forest restoration. Science and practice of direct seeding in a Nutshell. Climate change and CDM cell.
- Niinemets, Ü. (1999). Research review. Components of leaf dry mass per area–thickness and density–alter leaf photosynthetic capacity in reverse directions in woody plants. *The New Phytologist*, 144(1), 35-47.
- Niinemets, Ü. (2001). Global-scale climatic controls of leaf dry mass per area, density, and thickness in trees and shrubs. *Ecology*, 82(2), 453-469.
- Noble, I. R., Connell, J. H. y Slatyer, R. O. (1987) On The Mechanisms Producing Successional Change. *Oikos* 50, 136–137.
- Odum, P. E., y Elizondo Mata, R. (1985). En Fundamentos De Ecología (Pág. 422). México: Interamericana.
- Papanikolaou, A. D., Fyllas, N. M., Mazaris, A. D., Dimitrakopoulos, P. G., Kallimanis, A. S., y Pantis, J. D. (2011). Grazing effects on plant functional group diversity in Mediterranean shrublands. *Biodiversity and Conservation*, 20(12), 2831.
- Paz, H., Pineda-García, F. y Pinzón-Pérez, L. F. (2015). Root Depth and Morphology in Response to Soil Drought: Comparing Ecological Groups Along the Secondary Succession in a Tropical Dry Forest. *Research gate* 179.
- Penhalver, E. F., y Matovani, W. (1997). Floração E Chuva De Sementes Em Mata Secundaria Em São Paulo, Sp. *Revista Brasileira De Botânica*, 20,205-220.
- Peña - Becerril, J. C., Monroy - Ata, A., Álvarez - Sánchez, F. J., & Orozco - Almanza, M. S. (2005). Uso Del Efecto Bordede La Vegetación Para La Restauración Ecológica Del Bosque Tropical. *Revista Especializada En Ciencias Químico-Biológicas*, 8(2)91-98.

- Perez-Fernandez, M., y Gomez-Gutierrez, J. (2000). Cycles of Dormancy and Germination in Seeds of Six Leguminous Mediterranean Shrubs. *Journal of Mediterranean Ecology*, 227-236.
- Pérez-Harguindeguy, N., Díaz, S., Garnier, E., Lavorel, S., Poorter, H., Jaureguiberry, P., Cornelissen, J. H. C. (2013). New handbook for standardised measurement of plant functional traits worldwide. *Australian Journal of Botany*, 61(3), 167-234.
- Petchey, O., y Gaston, K. (2006). Functional Diversity: Back to Basics and Looking Forward. *Ecology Letters*. 9,741-758.
- Pezzini, F. F., Ranieri, B. D., Brandão, D. O., Fernandes, G. W., Quesada, M., Espírito-Santo, M. M., y Jacobi, C. M. (2014). Changes in tree phenology along natural regeneration in a seasonally dry tropical forest. *Plant Biosystems-An International Journal Dealing with all Aspects of Plant Biology*, 148(5), 965-974.
- Pickett, S. T. A. y Mcdonnell, M. J. (1989) Changing Perspectives in Community Dynamics: A Theory of Successional Forces. *Trends in Ecology y Evolution* 4, 241–245.
- Pineda-García, F., Paz, H. y Meinzer, F. C. (2013) Drought Resistance In Early And Late Secondary Successional Species From A Tropical Dry Forest: The Interplay Between Xylem Resistance To Embolism, Sapwood Water Storage And Leaf Shedding. *Plant Cell Environ.* 36, 405–418.
- Plana Bach, E. (2000). Introducción A La Ecología Y Dinamica Del Bosque Tropical. Curso Sobre Gestión Y Conservación De Bosques Trópicos. Bloque li Gestión Forestal Y Agroforestería En Los Trópicos, 2-3.
- Poorter, H., y Garnier, E. (1999). Ecological significance of inherent variation in relative growth rate and its components. *Handbook of functional plant ecology*, 20, 81-120.
- Poorter, L. y Bongers, F. (2006). Leaf Traits Are Good Predictors of Plant Performance across 53 Rain Forest Species. *Ecology* 87, 1733–1743
- Poorter, L., y Bongers, F. (1993). *Ecology of Tropical Forest*. Department Of Forestry, Agriculture University of Wageningen.
- Proulx, M., y Mazumder, A. (1998). Reversal of grazing impact on plant species richness in nutrient-poor vs. nutrient-rich ecosystems. *Ecology*, 79(8), 2581-2592.
- Quijas, S., y Perez-Jimenes, A. (2011). Distribution Patterns of Tropical Dry Forest Trees along a Mesoscale Water Availability Gradient. *Biotropica*, 43,414-422.
- Quisehuatl-Medina, A. (2016). Estructura y composición de la comunidad de leñosas en la sucesión secundaria de la selva seca del sur de Sonora. Tesis de licenciatura.
- Ravel, V., Violle, C. y Munoz, and F (2012). Mechanisms of Ecological Succession: Insights from Plant Functional Strategies. *Oikos* 121, 1761–1770.
- Reyes Matamoros, J., y Martínez Moreno, D. (2001). La Plasticidad De Las Plantas. 8,31.

- Ripoll, J., Urban, L., Staudt, M., Lopez-Lauri, F., Bidel, L. P., y Bertin, N. (2014). Water shortage and quality of fleshy fruits—making the most of the unavoidable. *Journal of experimental botany*, 65(15), 4097-4117.
- Rijkers, T., Pons, T. L. y Bongers, F. (2000). The Effect of Tree Height and Light Availability on Photosynthetic Leaf Traits of Four Neotropical Species Differing In Shade Tolerance. *Functional Ecology* 14, 77–86.
- Romero-Saritama, J. M., y Pérez-Ruíz, C. (2016). Rasgos morfológicos regenerativos en una comunidad de especies leñosas en un bosque seco tropical tumbesino. *Revista de Biología Tropical*, 64(2).
- Ruiz, J., Fandino, M. C., & Chazdon, R. L. (2005). Vegetation structure, composition, and species richness across a 56-year chronosequence of dry tropical forest on Providencia Island, Colombia. *Biotropica*, 37(4), 520-530.
- Saldaña, A. (2013) Relación Entre Riqueza De Especies Y Diversidad Funcional De Atributos Foliares En Dos Ensamblajes De Especies Siempre verdes De Un Bosque Templado Lluvioso. *Gayana. Botánica* 70, 177–187.
- Sanaphre-Villanueva, L., Dupuy, J. M., Andrade, J. L., Reyes-García, C., Jackson, P. C., y Paz, H. (2017). Patterns of plant functional variation and specialization along secondary succession and topography in a tropical dry forest. *Environmental Research Letters*, 12(5).
- Santos, T. y Tellería, J. L. (2006). Pérdida Y Fragmentación Del Hábitat: Efecto Sobre La Conservación De Las Especies. *Revista Ecosistemas* 15.
- Sarmiento, G. (1975). The Dry Plant Formations of South America and Their Floristic Connections. *Journal of Biogeography*, 2: 233-251.
- Seidler, T. G., y Plotkin, J. B. (2006). Seed dispersal and spatial pattern in tropical trees. *PLoS biology*, 4(11), e344.
- Scholz, F. G., Phillips, N. G., Bucci, S. J., Meinzer, F. C. y Goldstein, G. (2011). In Size- And Age-Related Changes in Tree Structure and Function (Eds. Meinzer, F. C., Lachenbruch, B. y Dawson, T. E.) 341–361.
- Simpson, R., y Parker, M. L. (1989). Seed Banks: General Concepts and Methodological Issues. 171-174.
- Smith, C. C., y Fretwell, S. D. (1974). The optimal balance between size and number of offspring. *The American Naturalist*, 108(962), 499-506.
- Stern, M., Quesada, M., y Stoner, K. E. (2002). Changes in composition and structure of a tropical dry forest following intermittent cattle grazing. *Revista de Biología Tropical*, 50(3-4), 1021-1034.
- Sternberg, M., Gutman, M., Perevolotsky, A., Ungar, E. D., y Kigel, J. (2000). Vegetation response to grazing management in a Mediterranean herbaceous community: a functional group approach. *Journal of Applied Ecology*, 37(2), 224-237.

- Toledo, V. M. (1994). En La Conversión De Bosques Tropicales En Pastizales. Costo Bioeconómico.
- Toledo, V., y Ordóñez, M. (1983). The Biodiversity Scenario Of Mexico: A Review Of Terrestrial Habitats, En T.P. Ramamoorthy, R. Bye, A. Lot Y J. Fa (Eds.). Biological Diversity of Mexico: Origins and Distribution. , 757-777.
- Trejo, I. y Dirzo, R. (2002). Floristic diversity of Mexican seasonally dry tropical forests. *Biodiversity and Conservation* 11, 2063–2084.
- Trejo, I., y Dirzo, R. (2000). Deforestation in Seasonally Dry Tropical Forests: Anational and Local Analysis in Mexico. *Biological Conservation*, 94:133-142.
- Tyree, M. T., Engelbrecht, B. M. J., Vargas, G., y Kursar, T. A. (2003). Desiccation Tolerance of Five Tropical Seedlings in Panama. Relationship to a Field Assessment of Drought Performance. *Plant Physiology*, 132(3), 1439-1447.
- Uhl, C., R, B., y Serrão, E. (1988). Abandoned Pastures In Eastern Amazonia. I. Patterns of Plant Succession. *Journal of Ecology*, 76, 663-681.
- Vandeloos, F., Janssens, S. B., y Probert, R. J., (2012b) Relative embryo length as an adaptation to habitat and life cycle in Apiaceae. *New Phytologist*, 195(2), 479-487.
- Vásquez-León, y Liverman, D. (2004). The Political Ecology of Land - Use Change: Affluent Ranchers and Destitute Farmers in the Mexican Municipio of Alamos. *Human Organization* 63, 1-21.
- Valladares F. y Niinemets Ü. (2008) Shade tolerance, a key plant feature of complex nature and consequences. *Annual Review of Ecology, Evolution*.
- Venable, D. L., y Brown, J. S. (1988). The selective interactions of dispersal, dormancy, and seed size as adaptations for reducing risk in variable environments. *The American Naturalist*, 131(3), 360-384.
- Vieira, D. L. M. y Scariot, A. (2006). Principles of Natural Regeneration of Tropical Dry Forests for Restoration. *Restoration Ecology* 14, 11–20.
- Villagran, A. J., y Arroyo, M. (1996). *Ecología De Los Bosques Nativos De Chile*. Editorial Universitaria, Santiago, Chile, 470.
- Walker, B., Kinzing, A., y Langridge, J. (1999). Plant Attribute Diversity, Resilience, and Ecosystem Function: The Nature and Significance of Dominant and Minor Species. *Ecosystems*, 2, 95-113.
- Walker, L. (2005). Margalef y La Sucesión Ecológica. *Ecosistemas*, (1)66-78.
- Walker, L. R. y Chapin, F. S. (1986). Physiological Controls over Seedling Growth in Primary Succession on an Alaskan Floodplain. *Ecology* 67, 1508–1523

- Walker, L. R., Wardle, D. A., Bardgett, R. D. y Clarkson, B. D. (2010). The Use of Chronosequences in Studies of Ecological Succession and Soil Development. *Journal of Ecology* 98, 725–736
- Walker, L. R., y Del Moral, R. (2003). *Primary Succession and Ecosystem Rehabilitation*. Cambridge University Press.
- Westoby, M., Warton, D. I., Reich, P. B., y Wright, I. J. (2000). The Time Value of Leaf Area. *Am. Nat.* 155, 649–656).
- Westoby, M., A. R. K., Eldridge, D., y Freudenberger, D. (1999, July). The LHS strategy scheme in relation to grazing and fire. In *Proceedings of the VIth International Rangeland Congress (Vol. 2, pp. 893-896)*. Townsville, AU: International Rangeland Congress.
- Wilson, P. J., Thompson, K. y Hodgson, J. G. (1999). Specific Leaf Area And Leaf Dry Matter Content As Alternative Predictors Of Plant Strategies. *New Phytologist* 143, 155–162
- Wright, I. J. Et Al. (2004). The Worldwide Leaf Economics Spectrum. *Nature* 428, 821–827.
- Wright, I. J. y Cannon, K. (2001). Relationships between Leaf Lifespan and Structural Defences In A Low-Nutrient, Sclerophyll Flora. *Functional Ecology* 15, 351–359.